

# ДИНАМИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ

*под редакцией*

*Р. А. ПОЛУЭКТОВА*



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

ГЛАВНАЯ РЕДАКЦИЯ

ФИЗИКО-МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

МОСКВА 1974

АВТОРЫ:

А. А. ГИМЕЛЬФАРБ, Л. Р. ГИНЗБУРГ, Р. А. ПОЛУЭКТОВ,  
Ю. А. ПЫХ, В. А. РАТНЕР

**Динамическая теория биологических популяций**, под редакцией Р. А. Полуэктова, Издательство «Наука», Главная редакция физико-математической литературы, М., 1974, 456 стр.

Книга посвящена одному из интенсивно развивающихся разделов современной математической биологии — динамической теории биологических популяций, т. е. сообществ живых организмов одного вида, связанных участием в общих процессах самовоспроизведения и выживания. В ней рассмотрены вопросы динамики численности, возрастной и половой структуры популяции при различных типах ее взаимодействия с внешней средой; исследована динамика генетического состава популяций, находящихся под воздействием различных факторов эволюции; изложен ряд постановок задач управления численностью и структурой эксплуатируемых и подавляемых популяций.

Цель книги — дать последовательное и систематическое изложение математических методов и результатов, имеющихся в динамической теории популяций. Развиваемый в ней подход к популяционным задачам с позиций общей теории динамических систем позволил придать новую окраску ряду традиционных биологических трактовок.

Книга представляет интерес для широкого круга исследователей, работающих в области теоретической биологии, математической экономики, теоретической и прикладной кибернетики.

Рис. 29. Библ. 146 назв.

© Издательство «Наука», 1974.

# ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие . . . . .	6
<b>Введение . . . . .</b>	<b>11</b>
§ В.1. Понятие о биологических популяциях . . . . .	11
§ В.2. Основные черты теории . . . . .	14
§ В.3. Понятие приспособленности биологических популяций . . . . .	21
§ В.4. Исторические замечания . . . . .	27
§ В.5. Обозначения . . . . .	29
<b>Глава 1. Динамика численности популяций . . . . .</b>	<b>31</b>
§ 1.1. Вывод уравнений. Классификация типов зависимости приспособленности от численности . . . . .	31
§ 1.2. Нейтральная и лимитированная популяции . . . . .	38
§ 1.3. Некоторые частные модели . . . . .	46
<b>Глава 2. Динамика структуры и численности популяций . . . . .</b>	<b>50</b>
§ 2.1. Основные предположения . . . . .	51
§ 2.2. Классификация типов взаимодействия . . . . .	55
§ 2.3. Структура и численность . . . . .	62
§ 2.4. Основная система уравнений . . . . .	73
§ 2.5. Вид функций приспособленности . . . . .	80
§ 2.6. Дискретная модель динамики популяции . . . . .	91
<b>Глава 3. Динамика возрастной и половой структуры популяций . . . . .</b>	<b>97</b>
§ 3.1. Половая структура . . . . .	98
§ 3.2. Уравнения динамики возрастного состава . . . . .	104
§ 3.3. Динамика возрастного состава популяции в стационарной среде . . . . .	110
§ 3.4. Динамика возрастного состава популяции в стационарной и нестационарной средах . . . . .	117
<b>Глава 4. Уравнения динамики генетической структуры менделевских популяций . . . . .</b>	<b>123</b>
§ 4.1. Общая модельная схема популяционной генетики . . . . .	124
§ 4.2. Уравнения динамики однолокусных менделевских популяций . . . . .	129
§ 4.3. Взаимодействие отбора с другими факторами эволюции . . . . .	138
§ 4.4. Общие свойства уравнений популяционной генетики . . . . .	165

<b>Глава 5. Динамика генетической структуры двухаллельных популяций . . . . .</b>	<b>176</b>
§ 5.1. Постоянный отбор в панмиктических популяциях . . . . .	177
§ 5.2. Переменный отбор в панмиктических популяциях . . . . .	197
§ 5.3. Отбор, зависящий от генетической структуры популяции . . . . .	203
§ 5.4. Взаимодействие отбора и инбридинга . . . . .	214
§ 5.5. Взаимодействие отбора и мутационного процесса . . . . .	220
§ 5.6. Взаимодействие отбора и миграций . . . . .	225
§ 5.7. Отбор в популяциях с половой структурой . . . . .	231
<b>Глава 6. Динамика однолокусных полиаллельных популяций . . . . .</b>	<b>241</b>
§ 6.1. Исследование равновесных генетических структур . . . . .	242
§ 6.2. Устойчивость равновесных генетических структур при отборе зигот . . . . .	252
§ 6.3. Устойчивость в малом равновесных генетических структур при отборе зигот и гамет . . . . .	262
§ 6.4. Устойчивость равновесных генетических структур в большом . . . . .	279
<b>Глава 7. Динамика нейтральных популяций . . . . .</b>	<b>292</b>
§ 7.1. Равновесные структуры популяций . . . . .	293
§ 7.2. Устойчивость равновесных структур популяций в малом . . . . .	299
§ 7.3. Устойчивость равновесных структур популяций в большом . . . . .	306
§ 7.4. Основная теорема естественного отбора . . . . .	314
§ 7.5. Исследование устойчивости менделевских популяций при взаимодействии отбора и рекомбинационного процесса . . . . .	321
§ 7.6. Исследование устойчивости менделевских популяций при наличии половой структуры . . . . .	331
§ 7.7. Положения равновесия и их устойчивость в модели, учитывающей взаимодействие отбора и миграций . . . . .	337
<b>Глава 8. Непрерывная модель динамики структуры популяций . . . . .</b>	<b>350</b>
§ 8.1. Вывод системы уравнений динамики возрастного состава популяции . . . . .	351
§ 8.2. Динамика возрастного состава популяции в стационарной среде . . . . .	356
§ 8.3. Колебания численности и возрастного состава популяции . . . . .	362
§ 8.4. Некоторые свойства величины равновесной приспособленности популяции . . . . .	366
§ 8.5. Моменты возрастного распределения . . . . .	371
§ 8.6. Динамика возрастного состава лимитированной популяции . . . . .	374

§ 8.7.	Динамика возрастного состава популяции в нестационарной среде . . . . .	377
§ 8.8.	Уравнения, учитывающие миграцию и разделение по полу . . . . .	383
<b>Глава 9.</b>	<b>Некоторые задачи управления численностью и структурой популяций . . . . .</b>	<b>387</b>
§ 9.1.	Определение параметров размножения и гибели . . . . .	388
§ 9.2.	Управление численностью эксплуатируемых популяций . . . . .	394
§ 9.3.	Управление численностью подавляемой популяции . . . . .	399
§ 9.4.	Управление возрастным составом эксплуатируемой популяции . . . . .	404
<b>Приложение 1.</b>	<b>Об устойчивости неподвижных точек уравнений динамики нейтральных популяций . . . . .</b>	<b>409</b>
§ П.1.1.	О точках покоя . . . . .	409
§ П.1.2.	Об устойчивости точек покоя в малом . . . . .	414
§ П.1.3.	Об устойчивости точек покоя в большом . . . . .	425
<b>Приложение 2.</b>	<b>Краткие сведения из генетики . . . . .</b>	<b>432</b>
§ П.2.1.	Генетика индивидуумов . . . . .	432
§ П.2.2.	Хромосомная теория наследственности . . . . .	436
§ П.2.3.	Элементарные эволюционирующие единицы — популяции . . . . .	439
§ П.2.4.	Факторы эволюции менделевских популяций . . . . .	440
Литература . . . . .		445
Предметный указатель . . . . .		452

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Последние годы характеризуются чрезвычайно интенсивным развитием научных направлений, связанных с применением математических методов в различных областях биологии. Этот процесс математизации биологии имеет две стороны. Одна из них заключается в том, что биологи, все более глубоко изучая и обобщая фактические данные, сталкиваются подчас с явлениями такой сложности, что проанализировать их, пользуясь традиционными способами, уже невозможно. С другой стороны, построение и исследование математических моделей в биологии открывает для математиков новое обширное поле деятельности, позволяющее им продемонстрировать эффективность весьма тонких и изящных методов современного анализа. Не является исключением в этом плане и раздел биологии, посвященный изучению взаимодействия биологических особей в процессе развития и смены поколений как с другими особями, так и с окружающей средой. Этот раздел биологии носит название «Теория биологических популяций», а изучаемые в нем вопросы связаны с исследованием динамики численности, возрастной и половой структуры популяции при различных типах ее взаимосвязи с окружающей средой, исследованием динамики генетического состава популяций, находящихся под воздействием различных факторов эволюции и т. д.

К настоящему времени в разных странах и в разных изданиях опубликовано большое количество работ, авторы которых рассматривают те или иные конкретные задачи теории биологических популяций и решают их различными методами. Наибольшее распространение получили методы, основанные на теории дифференциальных и разностных уравнений. Из этих работ следует, что динамическая теория биологических популяций фактически уже оформилась в самостоятельную научную дисциплину. Однако в мировой литературе отсутствуют ра-

боты, в которых различные задачи теории популяций рассматривались бы с единых позиций, объединенных общим математическим подходом. Настоящая монография, как надеются авторы, восполнит этот пробел.

Содержание книги скорее связано с изложением имеющих в теории популяций математических формулировок и фактов, нежели с подробным рассмотрением всей совокупности биологических закономерностей развития популяций, хотя авторы по мере своих сил везде, где это возможно, пытались описать существо биологических механизмов, положенных в основу моделей и дать биологическую трактовку полученным результатам. Упомянутое обстоятельство отчасти связано с научными интересами авторов, а объективно диктуется необходимостью дать теоретическую «путеводную нить» экспериментаторам, изучающим динамику биологических популяций и всегда подвергающихся опасности утонуть в море биологических фактов.

Книга состоит из введения, девяти глав и двух приложений. Во введении изложены основные понятия общей теории биологических популяций. Аксиоматически вводится фундаментальное для всей теории понятие приспособленности популяции и приспособленностей групп особей, составляющих популяцию, устанавливается связь между этими величинами. Приводятся соображения о задачах, возникающих при изучении биологических популяций, введены терминология и основные обозначения.

Глава 1 посвящена исследованию динамики численности популяций в том простейшем случае, когда все составляющие популяцию особи по отношению к изучаемому признаку однотипны. Дается классификация типов зависимости приспособленности популяции от численности и доказывается полнота введенной классификации. Исследуется поведение популяций в стационарной и периодической среде при различных типах взаимодействия.

В главе 2 излагаются общие положения теории неоднородных популяций, т. е. таких популяций, особи которых обладают различными значениями признака, определяющего ее динамику. Введенная в главе 1 классификация типов влияния численности на приспособленность дополняется в этой главе классификацией внутривидовых взаимодействий, для которой также доказывается

свойство полноты. На основании ряда аксиом выводится общая система дифференциальных (или разностных) уравнений теории биологических популяций.

Исследованию динамики возрастной и половой структуры посвящена глава 3. В ней рассматриваются особенности динамического поведения популяций, обитающих в различных средах и состоящих из возрастных, половых или половозрастных групп.

В главе 4 содержится вывод уравнений, описывающих изменение генетической структуры менделевских популяций, находящихся под воздействием ряда факторов эволюции. Описана формальная схема, положенная в основу моделирования, и построены математические модели, учитывающие:

- взаимодействие отбора гамет и зигот;
- взаимодействие отбора и схемы скрещивания;
- взаимодействие отбора и мутационного процесса;
- взаимодействие отбора и миграций;
- отбор при наличии рекомбинаций;
- отбор при наличии половой структуры.

В этой главе содержится также общий анализ всех полученных уравнений с позиций изложенной в главе 3 общей теории биологических популяций.

Глава 5 по стилю изложения несколько отличается от других. Ее цель — продемонстрировать на основе анализа сравнительно простых частных случаев специфику микроэволюции менделевских популяций. В соответствии с этим основной упор в главе сделан не на формальной математической стороне дела, а на трактовке биологического смысла исследуемых явлений.

Общая модель однолокусной полиаллельной менделевской популяции, находящейся под действием отбора на уровне гамет и зигот, исследована в главе 6. Рассматриваются возможные равновесные состояния популяции и их устойчивость. Большой интерес представляет исследование такого устойчивого равновесного состояния, в котором присутствуют несколько аллелей — так называемого сбалансированного полиморфизма. В данной главе задача анализа устойчивости таких состояний решается с применением двух методов — линеаризации уравнений динамики и построения функции Ляпунова. Сочетание двух методов позволяет получить весьма эффективные необходи-



мые и достаточные условия устойчивости, выраженные через параметры модели, и оценить область притяжения полиморфных состояний. В качестве примера в главе подробно разобран случай однолокусной популяции при наличии трех аллелей.

Уравнения популяционной динамики имеют ряд особенностей. Наличие таких особенностей позволяет разработать для них специальные методы исследования, изложению которых посвящена глава 7. Общая задача здесь остается той же, что и ранее — исследовать все возможные равновесные состояния популяции и их устойчивость, а в идеале дать характеристику траекторий, описывающих возможные пути поведения популяции при всех возможных ее начальных состояниях. В главе развиваются методы, позволяющие решить эту задачу. Применение этих методов иллюстрируется на ряде частных примеров, использующих выведенные в главе 4 уравнения популяционной генетики.

В главе 8 мы вновь возвращаемся к анализу моделей динамики популяции, в которой особи непрерывно распределены по возрасту. Здесь получены обобщения результатов главы 3, а также некоторые новые свойства, которые принципиально невозможно исследовать на основе дискретной модели.

Динамическая теория популяций имеет весьма четко очерченный круг приложений. Это — совокупность задач, связанных с управлением как эксплуатируемых человеком, так и подавляемых популяций. Проблемы такого рода возникают при планировании улова рыбы, отстрела животных или оборота стада, при борьбе с вредителями сельского хозяйства или прогнозировании эффективности селекционно-генетического процесса. Некоторые из этих задач рассмотрены в главе 9.

Книга предназначена для исследователей, работающих в области теоретической биологии, теоретической кибернетики, математической экономики. Результаты по исследованию уравнений популяционной генетики могут представлять интерес также для математиков, занимающихся проблемами устойчивости решений систем нелинейных дифференциальных уравнений. Для понимания математических результатов книги достаточно знакомства с курсом теории дифференциальных уравнений в объеме курса

лекций, читаемого во втузе, и методами исследования устойчивости решений нелинейных уравнений (например, по книге И. Г. Малкина «Теория устойчивости движения», М., «Наука», 1966 или Б. П. Демидовича «Лекции по математической теории устойчивости», М., «Наука», 1967). Содержательная биологическая трактовка результатов доступна читателю, знакомому с основами генетики (см., например, книгу А. Мюнтцинга «Генетика», «Мир», М., 1967 или книгу М. Е. Лобашова «Генетика», Издательство Ленинградского университета, 1967).

В монографию включены два приложения. Приложение 1 посвящено доказательству ряда результатов по устойчивости нелинейных систем дифференциальных уравнений, описывающих поведение биологических популяций. Приложение 2 содержит основные сведения из генетики.

Предисловие и введение книги написаны Р. А. Полуэктовым и Л. Р. Гинзбургом, главы 1, 2, 3 и 8, 9 — Л. Р. Гинзбургом. В написании остальных глав принимали участие В. А. Ратнер, Р. А. Полуэктов, А. А. Гимельфарб, (главы 4, 5), Ю. А. Пых, Р. А. Полуэктов (главы 6, 7). Приложение 1 написано Ю. А. Пыхом, а приложение 2 — Р. А. Полуэктовым и В. А. Ратнером. Общее редактирование рукописи выполнено Р. А. Полуэктовым.

Авторы отдают себе отчет в том, что, несмотря на многочисленные переделки, книга в ее настоящем виде не свободна от недостатков, и поэтому заранее выражают благодарность всем, кто найдет возможность и время сообщить им свои замечания.

Авторы выражают глубокую признательность С. В. Фомину, Г. С. Эпельману и Р. Т. Янушевскому за полезные замечания по рукописи, способствовавшие ее значительному улучшению, и Ю. М. Свиричеву за обсуждение ряда результатов.

Авторы навсегда сохраняют память о выдающемся советском ученом, одном из создателей современной математической биологии А. А. Ляпунове, чье постоянное внимание сделало возможным написание этой книги.

## ВВЕДЕНИЕ

### § В.1. Понятие о биологических популяциях

Применение математических методов уже дало ощутимые результаты при моделировании процессов, лежащих в основе физиологии высшей нервной деятельности, кровообращения и дыхания, управления биосинтезом белков в клетке и в других областях биологии. Биология — эта древнейшая отрасль человеческих знаний — постепенно превращается из описательной науки в науку точную, покоящуюся на прочном теоретическом фундаменте общих законов, выраженных в количественной форме. В то же время следует отметить, что развитие математических методов лишь в области моделирования физиологических процессов не позволяет ответить на ряд ключевых вопросов биологии. Причина этого кроется в том, что все живые системы, встречающиеся в природе, обладают чрезвычайно сложной иерархической организацией.

Одним из основных положений современной биологии является утверждение, что жизненные процессы свойственны только лишь организмам, особенностью которых является специфическая системная организация вещества. Живущий организм следует рассматривать как дискретную структурно и функционально целостную единицу, состоящую из более простых субъединиц и содержащую целый ряд подчиненных уровней организации (клеточный и органо-тканевый уровень, уровень системы органов и организма в целом [1, 6, 10]). Но организмы (особи, биологические индивидуумы) не являются последней ступенью иерархической лестницы. Особи объединяются в системы более высокого порядка (семьи, колонии, стада), составляя далее основные эволюционирующие единицы — популяции особей и биоценозы [6, 7]. Последним звеном этой цепи является биосфера Земли в целом.

В настоящее время не существует единого представления о том, какие именно уровни следует выделять в биологической системе — разные исследователи выделяют разные уровни. Для нас, однако, это несущественно.

Важно лишь, то, что при любом таком разбиении существует грань, отделяющая процессы, протекающие внутри организмов, и процессы, в которых участвуют совокупности особей. Именно биологические индивидуумы обладают основной характеристикой жизни — способностью к воспроизведению себе подобных, или, как говорят, способностью к *конвариантной редупликации*. И если весь комплекс физико-химических процессов внутри организма направлен на поддержание данного организма как целостной системы, функционирующей в течение длительного, но конечного отрезка времени, то при переходе к следующему, популяционному уровню обеспечивается непрерывность существования во времени биологической системы как таковой, обеспечивается преемственность жизни и эволюция. Исследованию этого последнего уровня и посвящена настоящая книга.

*Биологическая популяция*, грубо говоря, — это совокупность особей одного вида, проживающих на некоторой ограниченной территории \*). Уточним смысл этого понятия. Вновь появляющаяся особь в момент своего рождения сразу же попадает в среду, характеризующуюся весьма сложно переплетающимися взаимодействиями многих факторов биологической и иной природы. Сочетание этих факторов может оказаться благоприятным или неблагоприятным для развития особи, достижения ею половозрелого возраста и оставления потомства. В зависимости от интенсивности влияния положительных и отрицательных воздействий в процессе смены поколений будет изменяться численность как самой популяции, так и отдельных групп, ее составляющих. Именно законы воспроизведения особей, их рождаемость, выживаемость или смертность и являются теми основными «силами», которые при-

---

\*) Происхождение термина «популяция» связано с английским словом «population», что означает (народо-) население. Это может навести на мысль о том, что добавление к слову «популяция» определения «биологическая» излишне. Однако в ряде книг, например в монографии Т. Харриса по теории ветвящихся процессов, понятие популяции применяется к более широкому классу объектов, чем только размножающиеся биологические индивидуумы. Говорится о популяции нейтронов в реакторе, популяции электронов в фотоэлектронном умножителе, о популяциях других физических частиц. Это обстоятельство заставило авторов использовать термин «биологическая популяция».

водят как к перестройке структуры популяции, так и к изменению ее общей численности. Поэтому, изучая процессы такого рода, мы должны под термином «популяция» понимать совокупность биологических индивидов, населяющих определенную территорию или акваторию и связанных общностью процессов самовоспроизведения и выживания.

Количественные характеристики воспроизведения и выживания определяются взаимодействием индивидуумов данной популяции как с особями других видов, так и с абиотическими факторами. При этом, вообще говоря, в реальных условиях трудно установить, что в каждом конкретном случае является определяющим — внутрипопуляционные или межпопуляционные взаимодействия. В то же время, изучая динамические свойства одной какой-либо популяции, выделенной из биоценоза, мы абстрагируемся от этой сложной картины. Мы полагаем, что сами механизмы рождения и выживания особей определяются внутривидовыми взаимодействиями, а их количественные характеристики (параметры популяционной модели) определяются всем биотическим и абиотическим окружением. Именно такая точка зрения последовательно проводится в дальнейшем.

Остановимся на вопросе о том, какие именно характеристики популяции должны приниматься во внимание при изучении динамики ее развития. Очевидно, что одной из важнейших характеристик такого рода должна быть общая численность популяции, т. е. количество образующих ее индивидуумов. Действительно, популяция в целом может находиться в различных отношениях с окружающей средой. Ее численность во времени может уменьшаться, увеличиваться, колебаться около какого-либо уровня или изменяться иным, более сложным образом. Очевидно, что характер изменения числа индивидуумов во времени и зависимость его от факторов среды представляют большой интерес. Они характеризуют свойства данной популяции, важные для ее использования в тех целях, которые могут быть поставлены человеком. Во многих случаях, однако, общая численность не является исчерпывающей характеристикой популяции. Действительно, в реальных условиях особи, составляющие определенную популяцию, неоднородны с точки зрения изучаемых

здесь процессов самовоспроизведения. Одна из таких неоднородностей связана с фактором возраста или стадии развития организмов. Не существует биологических индивидуумов, способных производить себе подобных сразу же с момента рождения, а для достижения половозрелого возраста особь должна пройти ряд стадий своего развития. Это относится к особям всех без исключения видов—от одноклеточных до человека. Поэтому при моделировании динамических процессов в популяциях часто необходимо учитывать процессы динамического запаздывания, связанные с индивидуальным развитием особей. Формально это можно сделать, полагая, что популяции состоят из нескольких групп особей, каждая из которых характеризуется своим, отличным от особей других групп, отношением к процессу самовоспроизведения.

Другая сторона обсуждаемого вопроса заключается в учете генетической неоднородности особей. В природе нет генетически однородных популяций. При этом генотип особи существенно влияет как на ее выживаемость в данных условиях, так и на плодовитость, т. е. в конечном счете на те же процессы самовоспроизведения. Очевидно, что и здесь можно считать, что популяция состоит из различных групп, каждая из которых характеризуется определенными параметрами воспроизводимости.

Все сказанное приводит нас к выводу о том, что, говоря о популяции, мы всегда должны иметь дело с такими ее характеристиками, как общая численность и структура, понимая под последней относительные численности образующих ее групп.

## § В.2. Основные черты теории

**Задачи динамической теории популяций.** Приступая к изучению определенного класса явлений, мы должны сформулировать те цели, которые при этом преследуются. Первый вопрос, который возникает в этой связи,— нужно ли вообще изучать данные явления? Частичный ответ на этот вопрос был получен уже в предыдущем параграфе. Здесь же мы остановимся подробнее на современном состоянии динамической теории популяции и охарактеризуем те задачи, при решении которых результаты теории имеют определяющее значение.

Построение теории либо может преследовать чисто прикладные, практические цели, либо может быть направлено на выявление некоторых общих закономерностей (а по возможности максимально общих), приложимых к анализу как изучаемого явления, так и достаточно широкого класса аналогичных. Именно в этом смысле мы и будем в дальнейшем рассматривать динамическую теорию биологических популяций.

Анализ состояния этой теории показывает, что в настоящее время она состоит из ряда не связанных между собой разделов, к которым относятся: математическая генетика, модели динамики численности популяций, модели возрастной и половой структуры, территориального размещения популяций и т. п. Уравнения динамики в каждом из этих разделов выводятся совершенно независимо друг от друга на основании изучения специфики процесса и биологического смысла задачи. Такая совокупность моделей еще не может образовать теорию, если не существует некоторой единой точки зрения, единой модели, объединяющей все частные случаи. Наличие общей системы уравнений динамической теории популяций должно позволить выделить в явном виде все основные постулаты, очертить границы применимости как всей теории, так и отдельных ее частей, построить классификацию моделей, выработать ряд общих понятий, специфичных для теории в целом и, наконец, в идеале, изучить общую картину динамического поведения популяций. Именно такая цель и была поставлена авторами при написании этой книги.

«Идеальный» первоначальный план, разумеется, выполнен лишь частично. Но и то, что сделано, позволяет, по-видимому, считать, что основы общей теории динамического поведения популяций уже имеются.

Наличие общей системы уравнений не исключает обычной процедуры построения частных моделей, исходя из биологического смысла описываемых явлений. Действительно, только при таком вводе выясняется конкретный биологический смысл входящих в уравнение констант, которые характеризуют интенсивность протекающих в популяции процессов. Поэтому все изучаемые в книге модели выводятся дважды — как «сверху», из общей системы уравнений динамики популяций, так

и «снизу», на основе рассмотрения специфики того или иного явления.

Остановимся вкратце на прикладном значении развиваемой здесь теории. Область практических приложений в основном составляют задачи, возникающие при эксплуатации полезных для человека популяций и подавлении популяций вредителей (вредных грызунов, насекомых и т. д.). Очевидно, что разработка рациональных методов получения продуктов жизнедеятельности эксплуатируемых или искусственно культивируемых популяций, постановка и решение задачи оптимального (в каком-то смысле) управления развитием популяции невозможны без математического описания самого объекта управления. То же самое справедливо и для популяций вредителей лесного и сельского хозяйства. Только адекватная модель может позволить решить как задачу прогноза численности таких вредителей, так и задачу выработки экономически целесообразных мер борьбы с ними. Некоторые из таких задач будут рассмотрены в последних главах.

**Модели и методы.** Внимательный читатель обратит внимание на то, что до сих пор мы занимались расшифровкой слов, составляющих название данной книги. Вначале мы говорили о том, что такое «биологическая популяция», затем остановились на том, какой смысл мы будем вкладывать в понятие теории популяций. Теперь осталось пояснить термин «динамическая теория», после чего, по-видимому, будут более ясны содержание и целенаправленность книги.

Употребляя термин «динамическая теория», мы подчеркиваем свое намерение заниматься такими процессами в популяциях, которые развиваются во времени, а именно, процессами изменения во времени численности популяции и ее структуры. Основные элементарные акты, которые необходимо при этом учитывать — это рождение особей, их выживание (или гибель) и оставление потомства. Ясно, что именно по признаку, характеризующему участие в процессе самовоспроизводства, и должны быть сформированы в изучаемой популяции те или иные группы особей.

Следует сразу же подчеркнуть одно обстоятельство: число индивидуумов в популяциях конечно. Поэтому при



описании процессов в популяциях мы формально должны иметь дело с целочисленными величинами, характеризующими число соответствующих особей. Однако в рассматриваемых ниже ситуациях количество индивидуумов как в самой популяции, так и в тех возрастных, половых, генетических и иных группах, на которые она может быть разбита, будет настолько велико, что отказ от требования целочисленности не приведет к сколько-нибудь заметной ошибке. Поэтому мы заранее отказываемся от учета целочисленности переменных, что существенно облегчит задачу исследования, так как позволит при описании динамических процессов воспользоваться языком разностных или дифференциальных уравнений. Это одно из допущений, принятых при построении всех моделей. Другие, более специфичные (и более существенные) допущения будут приведены ниже.

По сути мы не будем исследовать поведение реальных популяций, обитающих в реальных условиях, а сосредоточимся на изучении их некоторых моделей. Что мы под этим понимаем? Модель — это надлежащая абстракция реального явления, сохраняющая его существенную структуру. Эта абстракция должна быть выполнена таким образом, чтобы анализ модели давал возможность проникнуть в сущность как первоначальной конкретной ситуации, так и других ситуаций, аналогичных ей по своей формальной структуре. На протяжении всей книги мы будем иметь дело только с моделями. Поэтому такие выражения, как «популяция стремится к положению равновесия, характеризующемуся некоторыми параметрами», следует относить не к какой-либо конкретной популяции, а к соответствующей модели.

Имеются два основных подхода к описанию динамических процессов в популяциях — детерминистический и стохастический. При детерминистическом описании все элементарные акты считаются заранее известными, так что модель в целом принимает вид нелинейных (как правило) дифференциальных или разностных уравнений. Стохастическое описание связано с допущением о вероятностной природе одного или нескольких элементарных процессов, из которых в конце концов складывается поведение популяции. Очевидно, что при детерминистическом подходе мы учитываем лишь основные черты моделируе-

мых явлений, тенденцию их развития, в то время как стохастическое описание позволяет исследовать случайные флуктуации, накладывающиеся на эту тенденцию. Возникает вопрос, не может ли учет стохастичности принципиально изменить картину, полученную при детерминистическом подходе? Другими словами, насколько допущение о «канализованности» развития справедливо при описании биологических явлений? Ответ на этот вопрос зависит от того, какие именно стороны биологических явлений изучаются в каждом конкретном случае. В этой книге нас будет интересовать в основном характер траекторий систем уравнений, описывающих изменение структуры популяций и их численности — расположение особых точек этой системы, их устойчивость, характер поведения траекторий вблизи особых точек и т. д. Поэтому общий ответ на поставленный вопрос надо искать в теоремах об устойчивости решений систем дифференциальных уравнений со случайными параметрами. Из этих теорем, в частности, следует, что при не очень обременительных ограничениях выполнение условий экспоненциальной устойчивости влечет за собой устойчивость в вероятностном смысле соответствующей стохастической модели. Стохастические модели могут давать, однако, эффекты, принципиально не подлежащие описанию в рамках детерминированных гипотез. К такого рода результатам относится явление «вырождения» случайного процесса развития популяции, т. е. в данном случае обращение в нуль численности некоторых ее групп или всей популяции в силу случайных причин. Более тонкий анализ применительно к биологическим популяциям показывает, что для интерпретации результатов детерминистической теории на основе исследования стохастической модели последнюю надо рассматривать при условии невырождения популяции. Таким образом, оказывается, что основные результаты книги в области детерминистической теории при соответствующей интерпретации сохраняют свою силу и при учете случайного характера ряда элементарных явлений.

Разумеется, нет правил без исключения. Так, например, при изучении популяционно-генетических моделей мы столкнемся со случаем безразличного (т. е. неасимптотически устойчивого) положения равновесия детерминистических уравнений. Ясно, что здесь уже учет стоха-

стичности приведет к принципиально новому результату. Впрочем, случаи, подобные этому, в книге немногочисленны и всегда сопровождаются соответствующими разъяснениями.

Еще одна сторона вопроса связана с биологической интерпретацией полученных результатов. Роль случайности в биологии известна. Достаточно сказать, что мутационный процесс — основной поставщик нового генетического материала — по природе своей случаен. Каким образом учесть в модели появление непредсказуемых генов и генных комбинаций, которым предназначена роль лидера в отдаленном будущем? Ответ на этот вопрос авторам неизвестен. Однако для излагаемого далее материала знание его и не требуется, поскольку ни одна из изучаемых в книге моделей не претендует на объяснение или предсказание процессов макроэволюции.

Итак, все рассмотренные ниже системы будут относиться к классу детерминистических конечномерных (исключение составляет изученная в главе 8 непрерывная модель динамики возрастного состава популяции, в которой возраст считается непрерывной переменной). Это означает, что для них выполнены все аксиомы динамических систем, пространство состояний является конечномерным, а параметр (время) совпадает либо с множеством всех вещественных, либо с множеством целых чисел. Из дальнейшего станет очевидным, что составляющими вектора состояния исследуемой нами системы являются количества индивидуумов в группах, на которые разбита исходная популяция. Поскольку эти величины неотрицательны, то все траектории системы должны находиться в неотрицательном ортанте пространства состояний. Это требование накладывает дополнительные ограничения на вид изучаемых моделей.

В заключение этого параграфа отметим следующее. Мы уже упоминали о том, что как общая динамическая модель популяции, исследуемая в книге, так и все конкретные модели реализованы в виде систем дифференциальных или разностных уравнений. Параметры (коэффициенты) моделей в каждом случае имеют конкретный биологический смысл. Если модель отражает с достаточной полнотой процессы, происходящие в реальных биологических популяциях, то эти параметры могут быть оце-

нены количественно либо на основании наблюдения за динамикой популяций в естественных условиях, либо путем постановки специальных экспериментов. В то же время биологам хорошо известно, что точность оценки параметров модели, как правило, невелика. Поэтому при анализе не имеет смысла изучать эффекты, связанные с тонкой структурой моделей. Модели должны быть «грубыми», т. е. их динамические свойства не должны скачкообразно изменяться при малых вариациях параметров, и поскольку во всех конкретных моделях нелинейности имеют явный параметрический вид, то речь идет именно о параметрической грубости. Другими словами, под грубостью модели мы будем понимать здесь инвариантность ее качественного поведения относительно малых изменений параметров. Например, если мы имеем дело с полиномом общего вида, то считаем, что он не имеет кратных корней, так как кратность корня — негрубое свойство. Малым изменением коэффициентов можно всегда добиться отсутствия кратных корней. Далее, используя теорему Ляпунова об устойчивости по первому приближению, мы будем считать, что асимптотическая устойчивость системы первого приближения не только достаточна но и необходима и достаточна для устойчивости нелинейной системы. Тем самым мы исключаем из рассмотрения случай нулевых и чисто мнимых корней характеристического уравнения, как негрубый. Из примеров видно, что накладываемые нами по биологическому смыслу требования грубости во многих случаях облегчают анализ моделей.

Как правило, во всех моделях параметры не могут изменяться произвольно, а связаны определенными соотношениями. Варьируя параметры, мы, конечно, не имеем права нарушать эти соотношения. Поэтому в каждой конкретной модели мы имеем дело не с произвольным полиномом и не с произвольной матрицей, а с некоторыми их подклассами. Например, параметры многих моделей, рассматриваемых ниже, таковы, что дифференциальные уравнения для частот  $p_i$  всегда имеют первый интеграл:

$$\sum_{i=1}^n p_i = 1 \quad (\text{условие нормировки}).$$

Это приводит к тому, что матрица системы первого приближения имеет нулевое

собственное значение, которого нельзя избежать варьированием параметров модели. Однако, изменяя параметры и не нарушая при этом условия нормировки, можно всегда добиться того, что остальные ( $n - 1$ ) собственных значений будут ненулевыми. Поэтому рассуждения о грубости, подобные приведенным выше, следует применять с большой осторожностью и в каждом конкретном случае они требуют, вообще говоря, специального доказательства. В достаточно очевидных ситуациях мы будем, однако, опускать доказательства и там, где это потребуется, просто ссылаться на свойства грубости модели.

### § В.3. Понятие приспособленности биологических популяций

Выше мы достаточно подробно обсудили смысл, вкладываемый в слова «динамическая теория биологических популяций», вынесенные в название книги. Следует еще остановиться на одном специфическом понятии, которое имеет существенное значение для дальнейших построений — понятии *приспособленности*. Часто употребляемое биологами слово «приспособленность» несет различную смысловую нагрузку, когда оно относится к объектам, принадлежащим различным уровням организации живых систем.

Так, например, понятие приспособленности популяции не сводится непосредственно к понятию приспособленности составляющих ее особей. Популяция, состоящая из «более приспособленных» особей, в целом может оказаться менее приспособленной. Поэтому понятие приспособленности требует при его обсуждении четкого определения того объекта, к которому оно относится. В этой книге речь будет идти только о приспособленности популяции как целого и о возможной количественной мере величины приспособленности.

Даже в пределах популяционной проблематики вопрос о количественном определении величины приспособленности остается дискуссионным. В большой степени это связано с некоторой нечеткостью постановки вопроса. Именно, спор часто идет не об определении понятия, а о том, от чего зависит величина приспособленности. Или, другими словами, нужно ли при ее определении

учитывать, например, возрастную, половую, генетическую структуру популяции и т. д. На самом деле необходимо выделить два вопроса:

1. Какая величина может служить количественной мерой приспособленности популяции?

2. От чего эта величина зависит?

Величина приспособленности при ее разумном определении должна, по-видимому, зависеть и от возрастной, и от половой, и от генетической, и от других мыслимых внутривидовых структур. Характер этой зависимости будет специфичным для различных популяций и будет определяться как биологическими особенностями самой популяции, так и средой, в которой она обитает. В этом параграфе мы рассмотрим в основном лишь первый из двух вопросов, т. е. обсудим проблему выбора количественной меры приспособленности популяции. Определим приспособленность популяции  $w$  как удельную скорость роста ее численности  $N$ :

$$w(t) = \frac{1}{N} \frac{dN}{dt}. \quad (\text{В.1})$$

Биологический смысл этой величины — среднее число потомков, произведенных одним родителем в единицу времени. В соответствии с этим определением более приспособленной считается популяция, для которой эта величина больше. Приспособленность популяции зависит, конечно, и от характеристик среды, в которой эта популяция обитает, и от внутривидовой структуры. Характер этих зависимостей будет рассмотрен в двух последующих главах. Здесь же мы остановимся только на свойствах величины приспособленности, следующих непосредственно из определения (В.1). Это обсуждение необходимо по двум причинам. Во-первых, хотя данное определение и употреблялось уже в некоторых случаях, тем не менее оно не является общепринятым. Во-вторых, совокупность перечисляемых ниже свойств оказывается достаточной для того, чтобы определение (В.1) было единственным из всех возможных. Поэтому приводимые далее свойства (1) — (6) можно рассматривать также как независимые постулаты, приняв которые мы с необходимостью придем к определению (В.1) [3].

1. Величина приспособленности определяется лишь динамикой численности популяции. Если для двух популяций кривые динамики численности совпадают, то мы считаем их равно приспособленными, не обращая внимания на все другие параметры, которыми эти популяции могут и различаться. Другими словами, приспособленность определяется некоторым преобразованием (оператором  $\Xi$ ), который, будучи примененным к кривой  $N(t)$ , и дает нам  $w$ :

$$w(t) = \Xi [N(t)]. \quad (\text{В.2})$$

Назовем  $\Xi$  оператором приспособленности, и все дальнейшие свойства будем формулировать в терминах этого оператора.

2. Оператор приспособленности — оператор локального действия. Иначе говоря, приспособленность популяции в момент времени  $t$  определяется лишь ее динамикой в момент  $t$ .

3. Оператор приспособленности — стационарный оператор, т. е. приспособленность популяции зависит только от ее состояния и не зависит от того, в какой именно момент времени популяция пришла в это состояние.

4. Оператор приспособленности непрерывен в том смысле, что близким состояниям популяции соответствуют близкие значения приспособленности.

5. Приспособленность популяции равна нулю тогда и только тогда, когда ее численность постоянна.

6. Для того чтобы сформулировать шестое свойство, рассмотрим следующий мысленный эксперимент. Пусть две популяции развиваются независимо друг от друга, и пусть кривые динамики их численности описываются функциями  $N_1(t)$  и  $N_2(t)$ , а приспособленности соответственно равны  $w_1(t)$  и  $w_2(t)$ . Предположим, что мы хотим рассматривать эти две популяции как одну единую. Кривая динамики численности такой суммарной популяции будет, очевидно, суммой  $N_1(t) + N_2(t)$ . Какова же будет величина ее приспособленности? Содержание этого свойства и заключается в том, что мы постулируем соотношение

$$w(t) = \frac{N_1(t)}{N_1(t) + N_2(t)} w_1(t) + \frac{N_2(t)}{N_1(t) + N_2(t)} w_2(t). \quad (\text{В.3})$$

Другими словами, приспособленность суммарной популяции есть средневзвешенная приспособленность ее частей.

Опираясь на свойства (1) — (6), можно показать [3], что их одновременное выполнение влечет за собой

$$w(t) = c \frac{1}{N(t)} \frac{dN(t)}{dt},$$

т. е. приспособленность определяется этими свойствами с точностью до выбора единицы измерения. Определение (В.1) соответствует коэффициенту  $c$ , равному единице.

Очевидно, что приспособленность  $w$  положительна, когда популяция растет, отрицательна, когда численность популяции убывает и равна нулю при постоянной численности. Следовательно, величина  $w$  измеряет одно из наиболее важных свойств популяции — ее способность к размножению.

В некоторых случаях удобно рассматривать динамику популяции не в непрерывном, а в дискретном времени. Тогда вместо кривой изменения численности  $N(t)$  мы имеем последовательность  $N(k)$ , где  $k = 1, 2, \dots$ . В этом случае определим приспособленность популяции  $g$  как отношение ее размера в последовательные моменты времени:

$$g(k) = \frac{N(k+1)}{N(k)}. \quad (\text{В.4})$$

Покажем, как связаны между собой определения (В.1) и (В.4). Для этого будем считать, что последовательность  $N(k)$  есть  $N(t_k)$ , где моменты времени  $t_k$  отстоят друг от друга на интервалы  $T = t_{k+1} - t_k$ . Интегрируя (В.1) по времени от  $t_k$  до  $t_{k+1}$ , получим

$$\int_{t_k}^{t_{k+1}} w(t) dt = \int_{t_k}^{t_{k+1}} \frac{\dot{N}(t)}{N(t)} dt = \ln \frac{N(t_{k+1})}{N(t_k)}.$$

Таким образом,

$$\frac{1}{T} \int_{t_k}^{t_{k+1}} w(t) dt = \frac{1}{T} \ln g(k). \quad (\text{В.5})$$

Следовательно, с точностью до выбора нелинейной логарифмической шкалы приспособленность при дискрет-



ном описании совпадает с осредненной приспособленностью при непрерывном описании. Осреднение, конечно, проводится по промежутку времени между двумя последовательными измерениями численности. Легко видеть, что приспособленность  $g$  больше единицы для растущей популяции, меньше единицы — для популяции с убывающей численностью и равна единице, если численность популяции постоянна.

Вернемся теперь опять к непрерывному случаю. Определим меру приспособленности для некоторой группы особей, входящей в популяцию. Для этого предположим, что популяция состоит из  $n$  групп с численностями

$x_1, x_2, \dots, x_n$  так, что  $N = \sum_{i=1}^n x_i$ . Введем здесь важное

для дальнейшего понятие *структуры популяции*. Под структурой будем понимать вектор  $p$ , составляющие которого определены равенствами

$$p_i = \frac{x_i}{N}. \quad (\text{B.6})$$

Компоненты вектора структуры есть частоты соответствующих групп в популяции  $\left(p_i \geq 0; \sum_{i=1}^n p_i = 1\right)$ . Для того чтобы определить требуемую меру, запишем очевидное тождество:

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = \sum_{i=1}^n p_i \left( \frac{1}{x_i} \frac{dx_i}{dt} \right). \quad (\text{B.7})$$

Исходя из этого тождества, естественно определить приспособленность  $i$ -й группы популяции как относительную скорость роста численности этой группы

$$w_i = \frac{1}{x_i} \frac{dx_i}{dt}. \quad (\text{B.8})$$

Тогда приспособленность популяции в целом есть не что иное, как средняя приспособленность составляющих ее групп

$$w = \sum_{i=1}^n p_i w_i. \quad (\text{B.9})$$

Обратим внимание на то, что величина  $w_i$  не во всех случаях имеет смысл среднего числа потомков, произведенных одним родителем  $i$ -й группы в единицу времени. Дело в том, что потомок, произведенный родителем той или иной группы, может принадлежать к совершенно другой группе. В генетических моделях, например, причиной этого могут быть мутации, рекомбинации и т. д. Несмотря на это, в рамках динамической теории нам будет удобно принять именно такое определение, т. е. считать более приспособленной ту группу, чья удельная скорость роста больше.

При дискретном описании определение приспособленности группы вводится аналогично:

$$g_i(k) = \frac{x_i(k+1)}{x_i(k)}. \quad (\text{B.10})$$

При этом соотношение типа (B.9) также справедливо:

$$g = \sum_{i=1}^n p_i g_i. \quad (\text{B.11})$$

Несмотря на то, что приспособленность популяции и приспособленности групп определены нами только через динамику численности, в каждой конкретной модели, рассматриваемой в настоящей книге, приспособленности будут тем или иным образом зависеть от параметров среды и численностей, вообще говоря, всех групп. Здесь может быть полезным сравнение с механикой. Сила, согласно закону Ньютона, определяется через вторую производную от изменения координат. В то же время в каждой конкретной механической системе она зависит от координат и скоростей, вообще говоря, всех точек системы и от внешних параметров.

Конкретная зависимость приспособленностей от численностей всех групп популяции, а также параметров среды и есть то, что можно было бы назвать «законом природы». С учетом этого мы будем далее использовать термин «приспособленность» двояко: как число, характеризующее темп роста, и как функцию, определяющую зависимость этого темпа роста от всех влияющих на него факторов. Из контекста всегда ясно, в каком смысле этот термин употребляется в каждом частном случае.

### § В.4. Исторические замечания

Математическая теория популяций, уходит своими корнями в средневековье. В книге Liber abacci, написанной в 1202 г., итальянский математик Леонардо из Пизы (известный нам больше по своему прозвищу Фибоначчи) приводит следующую задачу (цитируется по книге Н. Н. Воробьева [2]): «Сколько пар кроликов в год от одной пары рождается?»

<i>Пара</i>	«Некто поместил пару кроликов в некоем
<i>1</i>	месте, отгороженном со всех сторон стеной,
<i>Пара</i>	чтобы узнать, сколько пар кроликов родится
<i>2</i>	при этом в течение года, если природа кро-
<i>Второй</i>	ликов такова, что через месяц пара кроликов
<i>3</i>	производит на свет другую пару, а рожают
<i>Третий</i>	кролики со второго месяца после своего
<i>5</i>	рождения. Так как первая пара в первом
<i>Четвертый</i>	месяце дает потомство, удвой, и в этом ме-
<i>8</i>	сяце окажутся 2 пары; их них одна пара,
<i>Пятый</i>	а именно, первая, рождает и в последующем
<i>13</i>	месяце, так что во втором месяце оказывае-
<i>Шестой</i>	тся 3 пары; из них в следующем месяце 2 пары
<i>21</i>	будут давать потомство, так что в третьем
<i>Седьмой</i>	месяце родятся еще 2 пары кроликов, и чис-
<i>34</i>	ло пар кроликов в этом месяце достигнет 5;
<i>Восьмой</i>	из них в этом же месяце будут давать потом-
<i>55</i>	ство 3 пары, и число пар кроликов в четвер-
<i>Девятый</i>	том месяце достигнет 8; из них 5 пар произ-
<i>89</i>	ведут другие 5 пар, которые, сложенные
<i>Десятый</i>	с 8 парами, дадут в пятом месяце 13 пар;
<i>144</i>	из них 5 пар, рожденных в этом месяце, не
<i>Одиннадца-</i>	дают в том же месяце потомства, а остальные
<i>тый</i>	8 пар рожают, так что в шестом месяце
<i>233</i>	оказывается 21 пара; сложенные с 13 пара-
<i>Двенадца-</i>	ми, которые родятся в седьмом месяце, они
<i>тый</i>	дают 34 пары; сложенные с 21 парой, рожден-
<i>377</i>	ной в восьмом месяце, они дают в этом меся-
	це 55 пар; сложенные с 34 парами, рожден-
	ными в девятом месяце, они дают 89 пар, сложенные
	вновь с 55 парами, которые рождаются в десятом меся-
	це, они дают в этом месяце 144 пары; снова сложенные

с 89 парами, которые рождаются в одиннадцатом месяце, они дают в этом месяце 233 пары; сложенные вновь с 144 парами, рожденными в последнем месяце, они дают 377 пар; столько пар произвела первая пара в данном месте к концу одного года. Действительно, на этих полях ты можешь увидеть, как мы это делаем; именно, мы складываем первое число со вторым, т. е. 1 и 2; и второе с третьим; и третье с четвертым; и четвертое с пятым; и так одно за другим, пока мы не сложим десятое с одиннадцатым, т. е. 144 с 233; и мы получим общее число упомянутых кроликов, т. е. 377; и так можно делать по порядку до бесконечного числа месяцев». Это действительно первая известная нам модель популяции, обладающей возрастной структурой, в которой особи никогда не умирают и ежемесячно приносят постоянное потомство, начиная со второго месяца после рождения. Остается только удивляться тому, что следующий шаг в направлении развития модели возрастной структуры — учет смертности особей — был сделан, по-видимому, лишь в 1945 г. [15].

Первыми моделями динамики общей численности популяции следует считать модель экспоненциального изменения численности (модель Мальтуса), которая относится к концу XVIII века и уравнение Ферхюльста — Пирла (так называемое «логистическое» уравнение), которое относится к середине XIX века [17]. Следующий шаг в этом направлении был сделан уже в XX веке в работах Лотка, Вольтерра, Костицина, а также в работе А. Н. Колмогорова [5, 13, 14, 16, 18]. Однако эта серия работ касается в основном моделей взаимодействия популяций, которые выходят за рамки настоящей книги.

Дискретная модель динамики возрастной структуры популяции построена, по-видимому, впервые в работах Лесли, а непрерывная модель — в работах фон Ферстера [20]. Обе эти модели, а также занимающая промежуточное положение дискретно-непрерывная модель многократно изобретались заново различными авторами, приобретая иногда новые детали. В главах 3 и 8 будет изложено состояние, которого достигла теория возрастного состава популяции к настоящему времени.

Основы математической генетики были заложены в начале XX века работами Фишера, Райта, Холдена, Чет-

верикова и др. [9, 11, 12, 19] \*). Эти исследователи впервые объединили принципы теории естественного отбора с принципами генетики, выбрав в качестве элементарной эволюционирующей единицы популяцию, в которой выполняются менделевские закономерности наследования, осуществляется отбор генотипов, а также действуют другие факторы эволюции. Такой синтез позволил в дальнейшем достаточно подробно разработать математическую генетику и подойти к пониманию ряда проблем микроэволюции.

Сейчас исследования во всех указанных направлениях бурно развиваются как в нашей стране, так и за рубежом.

### § В.5. Обозначения

При написании книги авторы старались по мере возможности придерживаться следующих обозначений:

1. Прописные буквы без индексов и с индексами вверх — матрицы ( $A, Q, F^1, R^2, \dots$ ).

2. Строчные латинские буквы без индексов и с индексами вверх — векторы ( $x, p, y^0, a, b, \dots$ ).

3. Греческие буквы — вещественные скаляры ( $\beta, \gamma, \delta, \dots$ ).

4. Элементы матрицы — строчные буквы с двумя индексами внизу ( $q_{ij}$  — элементы матрицы  $Q$ ,  $f_{ij}^1$  — элементы матрицы  $F^1$ ).

5. Компоненты вектора — строчные буквы с одним индексом внизу ( $y_1^0, y_2^0, \dots$  — компоненты вектора  $y^0$ ).

6. Единичная матрица обозначается  $I$ , а нулевая —  $0$ . Для вектора, все компоненты которого равны единице, принято обозначение  $e$ .

7. Квадратичная форма с матрицей  $Q$  обозначается  $(x, Qx)$ , а скалярное произведение двух векторов —  $(x, y)$ .

8. Определитель квадратной матрицы обозначается через  $|A|$  или  $\det A$ .

9. Для произвольного вектора  $a$  неравенство  $a > 0$  означает, что все  $a_i$  строго положительны,  $a \geq 0$  озна-

---

\* ) Подробный обзор работ по математической популяционной генетике можно найти в [8].

чает, что  $a_i$  неотрицательны и при этом хотя бы для одного  $i$  выполнено  $a_i > 0$ .

10. Для произвольной матрицы  $G$  через  $g_i$  обозначена  $i$ -я строка, через  $g_j$  —  $j$ -й столбец.

11. Специальное обозначение принято для стандартного симплекса в  $n$ -мерном пространстве

$$\sigma = \left\{ x \mid x_i \geq 0, \sum_{i=1}^n x_i = 1 \right\}.$$

Будем выделить также совокупность внутренних точек симплекса  $\sigma^0 = \left\{ x \mid x_i > 0, \sum_{i=1}^n x_i = 1 \right\}$  и точек его границ любой размерности

$$\sigma^L = \left\{ x \mid x_l = 0, l \in L; x_i > 0, i \in \bar{L}, \sum_{i \in \bar{L}} x_i = 1 \right\},$$

где  $L$  — подмножество множества натуральных чисел  $\{1, 2, \dots, n\}$ , а  $\bar{L}$  — дополнение  $L$  до этого множества.

Исключение составляют:

$i, j, k, l, m, n$  — натуральные числа,

$N$  — численность популяции,

$w, g$  — приспособленность,

$c$  — произвольная постоянная величина,

$T$  — период (для периодических функций), интервал времени,

$\delta_{ij}$  — символ Кронекера,

индекс  $T$  вверху — знак транспонирования.

При обозначении зависимости от времени  $t$  мы будем обычно опускать аргумент  $t$ , за исключением тех случаев, когда нам хочется подчеркнуть факт зависимости от времени.

## ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

Исследуемые в этой главе простейшие модели популяционной динамики описывают изменение во времени только общей численности популяции  $N$ . При их построении все особи, составляющие популяцию, считаются совершенно идентичными, а величина численности принимается исчерпывающей характеристикой популяции как динамического объекта. Оказывается, что даже такое сравнительно простое описание, в котором разнообразие свойств особей не учитывается, позволяет построить модели, хорошо отражающие ряд экспериментальных фактов, касающихся роста популяции.

Рассматриваемые в этой главе уравнения служат основой построения классификации типов зависимости приспособленности от численности популяции. Эта классификация необходима для выяснения в следующих главах вопросов подобного рода, но уже относящихся к популяциям, не однородным по своей структуре. Кроме того, некоторые из рассмотренных в главе 1 моделей, используются далее для решения ряда прикладных задач, связанных с управлением численностью эксплуатируемых популяций. Эти задачи будут рассмотрены в главе 9.

### § 1.1. Вывод уравнений. Классификация типов зависимости приспособленности от численности

Численность популяции изменяется во времени вследствие двух процессов — размножения и гибели, интенсивность которых зависит от всей совокупности факторов внешней среды. Поскольку далее мы не будем конкретизировать характер этой зависимости, то введем формальный параметр  $\Theta(t)$ , символизирующий состояние среды, в которой обитает популяция. Если в момент времени  $t$  численность популяции равна  $N(t)$ , то вся кривая изменения численности при  $\tau > t$  полностью определяется состоянием популяции в момент времени  $t$  и изменением

параметров среды на промежутке времени от  $t$  до  $\tau$ . Такая однозначная предопределенность всей кривой динамики численности ее начальным значением и динамикой среды есть следствие предполагаемого детерминизма, с одной стороны, и представления о полноте описания состояния популяции как динамической системы величиной ее численности — с другой. Детерминистический характер описания естественно принять при изучении больших популяций на не очень больших интервалах времени. Что же касается предположения об одномерности пространства состояния, то это является заведомым упрощением. Забегая вперед, можно сказать, что подобное предположение может в точности выполняться только в тех случаях, когда либо структура популяции находится в равновесии, либо все особи, составляющие популяцию, совершенно идентичны. Итак, вследствие указанных двух обстоятельств при всех  $\Delta t > 0$  имеем

$$N(t + \Delta t) = u(N(t), \Theta(\tau)), \quad t \leq \tau \leq t + \Delta t, \quad (1.1)$$

где через  $u$  обозначена некоторая функция, аргументами которой являются величина  $N$  в момент времени  $t$  и параметры среды  $\Theta$  на интервале времени  $t \leq \tau \leq t + \Delta t$ . Переходя в (1.1) к пределу при  $\Delta t \rightarrow 0$ , можно прийти к дифференциальному уравнению, описывающему динамику численности популяции. В соответствии с введенным ранее понятием приспособленности нам будет удобно записать это уравнение в виде

$$\frac{1}{N} \dot{N} = w(N, \Theta). \quad (1.2)$$

Введенная здесь функция  $w(N, \Theta)$  описывает зависимость приспособленности популяции (относительной скорости роста) от ее численности и состояния среды. Именно характер этой зависимости и определяет все свойства динамики численности популяции в данной среде  $\Theta$ .

Величина относительной скорости роста по биологическому смыслу ограничена максимально возможным числом потомков, приходящихся на одного родителя. Поэтому очевидно, что приспособленность  $w$  принимает всегда конечные значения, т. е. при  $N \rightarrow 0$  должно выполняться условие  $\dot{N} \rightarrow 0$ , причем

$$\lim_{N \rightarrow 0} w(N, \Theta) = w(0, \Theta) < \infty.$$



Принятая запись уравнения (1.2) сразу же приводит нас к естественному ограничению — неотрицательности величины численности популяции во все моменты времени. Действительно, из (1.2) сразу следует

$$N(t) = N(t_0)e^{\int_{t_0}^t w dt}$$

Рассмотрим теперь величину приспособленности популяции как функцию от ее численности. Вид этой функции определяется типом среды, в которой обитает популяция. В экологии принято разделять факторы среды на «факторы, зависящие от плотности» и «факторы, не зависящие от плотности» [2, 3] \*). Здесь под плотностью понимают территориальную плотность численности популяции, густоту заселения. Поскольку мы на протяжении всей настоящей главы будем изучать изолированные популяции, населяющие некоторый фиксированный ареал, то для удобства терминологии откажемся от термина «плотность» и будем говорить о факторах среды, зависящих и не зависящих от численности популяции. К факторам среды, не зависящим от численности, относятся, например, метеорологические факторы: температура, давление, влажность и т. д. К факторам, интенсивность действия которых зависит от численности, относятся, например, размер и форма ареала, обеспеченность пищей, светом и т. п.

Рассмотрим зависящие от численности факторы среды более подробно. Это позволит нам ввести некоторые важные понятия и построить классификацию типов зависимости приспособленности популяции от ее численности. Проведем следующий мысленный эксперимент. Пусть численность популяции, развивающейся в некоторой среде  $\Theta$ , увеличена в  $s$  раз. Что произойдет с приспособленностью популяции? Разумеется, это зависит от целого ряда обстоятельств: от обеспеченности популяции пищей, территорией и т. п. Если все компоненты среды присутствуют в достаточном количестве, то увеличение численности не изменит величины приспособленности. Такой тип зави-

\*) Точнее было бы, видимо, говорить о факторах среды, интенсивность действия которых зависит или не зависит от плотности популяции. Однако мы далее, для краткости, сохраним хотя и не совсем удачную, но широко употребляемую терминологию.

симости приспособленности от численности будем называть *нейтральным*, а популяцию соответственно — *нейтральной популяцией*. Более строго, популяция называется нейтральной, если ее приспособленность не меняется при увеличении численности, т. е. если при всех значениях  $N$  и при любом  $c > 0$  выполнено условие

$$w(cN, \Theta) = w(N, \Theta). \quad (1.3)$$

Если в среде отсутствует в достаточном количестве хотя бы одна необходимая для жизнедеятельности популяции компонента, то ее недостаток будет лимитировать рост численности популяции. Следовательно, в этом случае увеличение численности популяции понизит ее приспособленность. Такой тип зависимости будем называть *лимитирующим*, а популяцию — *лимитированной*. Более строго, популяция называется лимитированной, если увеличение численности понижает ее приспособленность, т. е. если при всех  $N$  и при любом  $c > 1$  для функции  $w$  справедливо неравенство

$$w(cN, \Theta) \leq w(N, \Theta). \quad (1.4)$$

Поясним биологический смысл этого понятия. Функция, определяющая приспособленность популяции, состоит из двух слагаемых, одно из которых определяется процессом рождаемости особей, а другое — процессом смертности. Смертность обычно не убывает с ростом численности популяции. Обратимся к поведению величины рождаемости в зависимости от численности. Характерный пример зависимости рождаемости от численности родительской популяции представлен на рис. 1.1. Из рисунка видно, что величина рождаемости популяции плодовой мушки *Drosophila* монотонно убывает с ростом численности родительской популяции, т. е. имеет место неравенство (1.4) [3]. Лимитирование обычно связано с ограниченностью запаса пищи, ареала обитания популяции

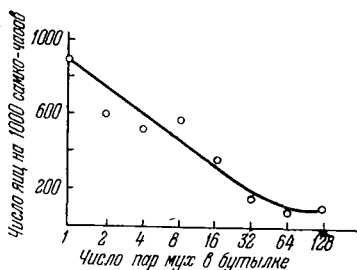


Рис. 1.1.

или иного внешнего ресурса, жизненно необходимого для естественного развития составляющих популяцию особей.

Помимо рассмотренных случаев, возможна ситуация, когда увеличение численности может повышать приспособленность популяции. То, что это принципиально возможно, доказано экспериментально [3]. Явления такого рода имеют место, когда вступают в действие так называемые факторы «сотрудничества» особей, составляющих популяцию при освоении среды обитания [2]. В этом случае величина рождаемости может увеличиваться с ростом численности популяции.

Пример зависимости такого типа изображен на рис. 1.2. Видно, что при малой численности популяции жуков *Rhizopertha* их плодовитость возрастает с ростом численности  $N$ . Если при этом смертность слабо зависит от размера популяции, то суммарная величина приспособленности при увеличении численности может возрасть.

В этом случае будем называть среду стимулирующей. Точнее говоря, среда называется стимулирующей, если при всех  $N$  и при любом  $c > 1$  для функции  $w$  справедливо неравенство

$$w(cN, \Theta) \geq w(N, \Theta). \quad (1.5)$$

Отметим, что кривая, приведенная на рис. 1.2, не соответствует стимулирующей среде, так как неравенство (1.5) выполняется лишь при малых, а не при всех  $N$ , как это требуется в определении. Таким образом, существуют ситуации, когда увеличение численности в некоторых интервалах повышает приспособленность популяции, в некоторых интервалах понижает ее, а иногда оставляет ее неизменной. Покажем, однако, что построенные нами три типа зависимостей  $w(N, \Theta)$  являются базисными в том смысле, что любую функцию приспособленности можно представить в виде их суперпозиции. Другими словами, для всякой кривой  $w(N, \Theta)$  можно выделить нейтральную, лимитирующую и стимулирующую составляющие. Действительно, функция, удовлетворяющая условию (1.3), есть просто константа. Функция, удовлетворяющая

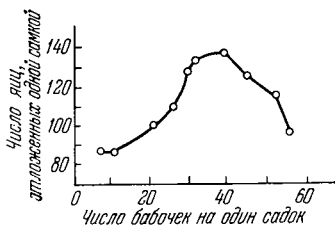


Рис. 1.2.

условию (1.4), является монотонно убывающей, а функция, удовлетворяющая условию (1.5), монотонно возрастает с ростом численности. Таким образом, доказательство сводится к хорошо известному факту, заключающемуся в том, что любую функцию одной переменной можно

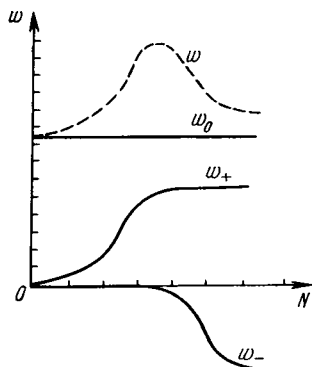


Рис. 1.3.

представить в виде суммы монотонно убывающей, монотонно возрастающей и постоянной. Рис. 1.3 иллюстрирует такое разложение на примере функции  $w(N, \Theta)$ , представленной на рис. 1.2. Кривые  $w_0$ ,  $w_-$ ,  $w_+$  соответствуют нейтральной лимитирующей и стимулирующей составляющим. Видно, что при малых численностях лимитирующая составляющая обращается в нуль, но отлична от нуля стимулирующая составляющая. Разложение, указанное на рис. 1.3, является лишь

одним из возможных, т. е. представление  $w(N, \Theta)$  в виде суммы

$$w(N, \Theta) = w_0(N, \Theta) + w_-(N, \Theta) + w_+(N, \Theta)$$

не единственно. Это свидетельствует о грубости построенной классификации, отражающей лишь весьма общие свойства зависимости приспособленности от численности.

Заметим, что все рассуждения проводились при некоторой «замороженной» среде  $\Theta$ . Нестационарная среда  $\Theta(t)$  может в различные моменты времени в принципе приводить к тому, что  $w(N, \Theta)$  будет попадать в различные классы построенной классификации. Так, например, популяцию, заселяющую некоторый ограниченный ареал в течение некоторого времени, можно считать нейтральной. Затем вступают в действие лимитирующие факторы и среда станет лимитированной.

Для того чтобы выделить важное с биологической точки зрения понятия нейтральной популяции было формально оправдано, будем считать, что нестрогие неравенства (1.4) и (1.5) становятся строгими хотя бы для одного

значения  $N$  и  $s$ . В противном случае не имело бы смысла выделять случай нейтральной популяции в отдельное понятие, так как он был бы просто граничным между понятиями лимитированной и стимулированной популяций, принадлежащим обоим этим типам одновременно.

Для получения дальнейших результатов следует попытаться установить явный вид функции приспособленности  $w(N, \Theta)$ , стараясь, чтоб это было по возможности наиболее простое выражение, включающее минимальное число параметров, но в то же время позволяющее получить зависимости, принадлежащие любому из трех построенных классов. Мы будем рассматривать только случаи нейтральной и лимитирующей составляющих, поскольку стимулирующая составляющая обычно бывает отличной от нуля только при малых численностях популяции. Рассмотрение достаточно больших популяций (а этого требует детерминистический характер моделей) позволяет в первом приближении исключить из рассмотрения случаи стимулированной популяции.

Простейшим представлением, удовлетворяющим указанным требованиям, является линейное:

$$w(N, \Theta) = \varepsilon(\Theta) - \gamma(\Theta)N, \quad (1.6)$$

где  $\varepsilon(\Theta)$  — удельная скорость роста в отсутствие лимитирования,  $\gamma(\Theta)$  — коэффициент лимитирования.

Параметр  $\gamma(\Theta)$  естественно считать неотрицательным. При  $\gamma = 0$ , очевидно, имеем нейтральную популяцию, при  $\gamma > 0$  — лимитированную популяцию. Формально ничто не мешает нам охватить и случаи стимулированной популяции, допустив для параметра  $\gamma$  отрицательные значения. Однако мы не будем этого делать как по приведенным выше соображениям, так и потому, что при  $\gamma < 0$  величина приспособленности становится неограниченной сверху, что, как уже указывалось, противоречит биологическому смыслу.

Окончательное уравнение динамики численности нейтральной и лимитированной популяций имеет вид

$$\frac{1}{N} \dot{N} = \varepsilon(\Theta) - \gamma(\Theta)N. \quad (1.7)$$

Входящие в это уравнение параметры  $\varepsilon$  и  $\gamma$  определяются уже факторами среды  $\Theta$ , не зависящими от численности популяции. Подробному исследованию этого уравнения посвящен следующий параграф.

## § 1.2. Нейтральная и лимитированная популяции

Содержание этого параграфа довольно элементарно, однако подробное рассмотрение свойств решения уравнения (1.7) понадобится нам в дальнейшем при исследовании некоторых задач управления, которые формулируются на основе указанного уравнения. Кроме того, материал этого раздела можно рассматривать как дополнительное введение к основному содержанию книги, изложение которого начнется в следующей главе.

Как было указано во введении, изучение каждой частной модели будет сопровождаться ее выводом «снизу», т. е. пояснением всех гипотез, положенных в основу модели и указанием области ее применимости. Не делая исключений из правила, проведем такой вывод уравнений динамики нейтральной и лимитированной популяции. Изменение численности популяции во времени складывается из прироста вследствие рождаемости и убыли вследствие смертности. Примем величины рождаемости и смертности пропорциональными численности популяции. При этом коэффициенты пропорциональности (коэффициенты рождаемости  $\beta$  и смертности  $\delta$ ) зависят от состояния среды, в которой обитает популяция. Для изменения численности  $\Delta N$  за время  $\Delta t$  имеем приближенное соотношение

$$\Delta N = \beta(\Theta)N\Delta t - \delta(\Theta)N\Delta t.$$

Разделив обе части равенства на  $N\Delta t$  и переходя к пределу при  $\Delta t \rightarrow 0$ , получим уравнение динамики численности нейтральной популяции

$$\frac{1}{N} \dot{N} = \varepsilon(\Theta), \quad (1.8)$$

где  $\varepsilon(\Theta) = \beta(\Theta) - \delta(\Theta)$ .

---

\*) Величину  $\varepsilon$  часто называют мальтузианским параметром популяции.

Применимость уравнения (1.8) для описания реальной динамики численности популяции ограничена основным предположением модели — пропорциональностью прироста численности  $\Delta N$  величине численности популяции  $N$ . Такое предположение можно считать приближенно выполненным только в так называемой логарифмической фазе роста популяции, когда численность не очень велика и отсутствуют разного рода лимитирующие факторы, тормозящие рост популяции.

Практически численность популяции никогда не растет бесконечно, а устанавливается с течением времени на некотором конечном уровне. Величина этого уровня определяется как интенсивностью процесса размножения, так и интенсивностью действия лимитирующих факторов, таких, как недостаток пищи, территории, света и т. п. Недостаток тех или иных компонент среды, необходимых для жизнедеятельности особей, составляющих популяцию, вызывает внутрипопуляционную конкуренцию за обладание этими компонентами. Эта конкуренция приводит к увеличению смертности, падению рождаемости и в конечном счете — к уменьшению величины прироста численности популяций. Поскольку интенсивность внутрипопуляционной конкуренции зависит от размера популяции, то учет влияния лимитирующих факторов сводится к введению зависимости приспособленности от численности. Если принять эту зависимость линейной, то мы придем к уравнению лимитированной популяции

$$\frac{1}{N} \dot{N} = \varepsilon(\Theta) - \gamma(\Theta) N. \quad (1.9)$$

Это и есть уравнение Ферхюльста — Пирла, называемое часто логистическим уравнением [6, 7].

По-видимому, не существует более обоснованного вывода уравнения (1.9). Его широкое использование связано с тем, что оно хорошо отражает начальный экспоненциальный рост популяции и асимптотическое установление численности к некоторому конечному значению. Вторым чисто техническим преимуществом этого уравнения является простота решения и отчетливая интерпретация двух его параметров  $\varepsilon$  и  $\gamma$ . К вопросу о возможных обобщениях уравнения (1.9) мы еще вернемся в § 3 настоящей главы.

Рассмотрим теперь некоторые свойства решения уравнения (1.8) и (1.9), т. е. свойства кривых роста численности нейтральной и лимитированной популяций. Начнем с уравнения нейтральной популяции. Пусть при  $t = 0$  численность популяции равна некоторой величине  $N_0$ . Как известно, решение уравнения (1.8) имеет вид

$$N(t) = N_0 e^{\int_0^t \varepsilon(\tau) d\tau}. \quad (1.10)$$

Здесь учтено, что параметр  $\varepsilon$  может зависеть от времени; это связано с возможной нестационарностью среды  $\Theta = \Theta(t)$ ,

$$\varepsilon(t) = \varepsilon(\Theta(t)).$$

С практической точки зрения наиболее интересны два частных случая — случаи стационарной и периодической среды обитания популяций. В случае стационарной среды  $\varepsilon = \text{const}$  и (1.10) принимает вид экспоненты

$$N(t) = N_0 e^{\varepsilon t}. \quad (1.11)$$

Единственный входящий в это соотношение параметр  $\varepsilon$  может принимать различные значения, так что размер популяции может либо экспоненциально расти ( $\varepsilon > 0$ ), либо оставаться постоянным ( $\varepsilon = 0$ ), либо уменьшаться ( $\varepsilon < 0$ ).

Рассмотрим теперь динамику численности популяции в периодической среде. Периодический характер изменения условий обитания необходимо учитывать при описании динамики численности популяций самых различных видов. Так, в динамике популяций млекопитающих большое значение имеют сезонные колебания погодных условий; для популяций насекомых большую роль могут играть суточные изменения температуры, для популяций прибрежных видов это могут быть, кроме того, изменения уровня воды, вызванные сменой приливов и отливов. В каждом конкретном случае характерный период изменения параметров среды выделяется, исходя из биологических особенностей популяции. Скажем, суточные ритмы при описании динамики численности млекопитающих учитывать не имеет смысла, так как их влияние усредняется за время жизни отдельной особи, которое значи-



тельно превышает двадцатичетырехчасовой период. В то же время годовые изменения (условия перезимовки, обеспеченность кормами весной и т. п.) имеют часто решающее значение.

Если обозначить период колебаний среды через  $T$ , то

$$\varepsilon(t + T) = \varepsilon(t)$$

при всех значениях  $t$ . Введем величину  $\bar{\varepsilon}$ , имеющую смысл средней относительной скорости изменения численности за период

$$\bar{\varepsilon} = \frac{1}{T} \int_t^{t+T} \varepsilon(\tau) d\tau. \quad (1.12)$$

Определим вспомогательную функцию  $\varphi(t)$  равенством

$$\varphi(t) = e^{\int_0^t [\varepsilon(\tau) - \bar{\varepsilon}] d\tau} > 0.$$

Покажем, что в силу определения величины  $\bar{\varepsilon}$  функция  $\varphi(t)$  также периодична с периодом  $T$ . Для этого вычислим величину  $\varphi(t + T)$ :

$$\begin{aligned} \varphi(t + T) &= e^{\int_0^{t+T} [\varepsilon(\tau) - \bar{\varepsilon}] d\tau} = \\ &= \varphi(t) e^{\bar{\varepsilon}T - \int_t^{t+T} \varepsilon(\tau) d\tau} = \varphi(t) e^{(\bar{\varepsilon} - \bar{\varepsilon})T} = \varphi(t). \end{aligned}$$

Представим теперь общее решение (1.10) в виде

$$N(t) = N_0 e^{\int_0^t [\varepsilon(\tau) - \bar{\varepsilon}] d\tau} = N_0 e^{\bar{\varepsilon}t} \varphi(t). \quad (1.13)$$

Мы получили кривую роста численности популяции в периодической среде в виде произведения экспоненты с показателем  $\varepsilon$  и некоторой положительной периодической функции  $\varphi(t)$ . Если  $\bar{\varepsilon} > 0$  (средняя рождаемость превышает среднюю смертность), то численность популяции растет бесконечно, колеблясь около экспоненты с показателем  $\bar{\varepsilon}$ ; если  $\bar{\varepsilon} = 0$  (средняя рождаемость уравнивается средней смертностью), то численность популяции

периодически меняется около некоторого постоянного уровня; если  $\bar{\varepsilon} < 0$  (средняя рождаемость ниже, чем средняя смертность), то численность популяции стремится к нулю с ростом времени, колеблясь около убывающей экспоненты.

Отметим, что в случае  $\bar{\varepsilon} = 0$  среднее значение численности популяции за период, вообще говоря, не равно  $N_0$ . Действительно, в этом случае

$$\bar{N} = \frac{1}{T} \int_t^{t+T} N_0 \varphi(\tau) d\tau = \frac{N_0}{T} \int_t^{t+T} \varphi(\tau) d\tau.$$

Среднее же значение функции  $\varphi(\tau)$  за период зависит от всей формы колебаний среды и может быть как больше, так и меньше единицы. Следовательно, периодичность среды приводит не только к очевидным колебаниям численности, но (в зависимости от формы этой периодичности) может сдвигать и средний уровень численности как в меньшую, так и в большую сторону от ее начального значения.

Как отмечалось ранее, бесконечный рост численности популяции не имеет непосредственного биологического смысла, а является лишь идеализированной моделью реальных процессов, протекающих в популяции.

Рассмотрим теперь уравнение динамики лимитированной популяции (1.9). Получим его общее решение в предположении, что  $\varepsilon$  и  $\gamma$  — произвольные функции времени, т. е. в предположении произвольной нестационарной среды:

$$\varepsilon(t) = \varepsilon(\Theta(t)), \quad \gamma(t) = \gamma(\Theta(t)).$$

Введем вспомогательную переменную  $\zeta = \frac{1}{N}$ .

Тогда

$$\dot{\zeta} = -\frac{1}{N^2} \dot{N}.$$

Домножив обе части уравнения (1.9) на  $\zeta = \frac{1}{N}$ , получим

$$-\frac{\dot{N}}{N^2} = -\varepsilon(t) \frac{1}{N} + \gamma(t)$$

или

$$\dot{\zeta} = -\varepsilon(t) \zeta + \gamma(t). \quad (1.14)$$

Как хорошо известно, решение этого дифференциального уравнения имеет вид

$$\zeta(t) = e^{-\int_0^t \varepsilon(\tau) d\tau} \left[ \zeta_0 + \int_0^t \gamma(\tau) e^{\int_0^\tau \varepsilon(\theta) d\theta} d\tau \right]. \quad (1.15)$$

Величина  $\zeta_0$ , естественно, равна  $N_0^{-1}$ . В силу предположения лимитированности  $\gamma(t) \geq 0$ . Поэтому выражение в квадратных скобках не обращается в нуль при всех  $t$ . Следовательно, решение исходного уравнения имеет вид

$$N(t) = \zeta^{-1}(t) = e^{\int_0^t \varepsilon(\tau) d\tau} \left[ \frac{1}{N_0} + \int_0^t \gamma(\tau) e^{\int_0^\tau \varepsilon(\theta) d\theta} d\tau \right]^{-1}$$

или после приведения к общему знаменателю

$$N(t) = N_0 e^{\int_0^t \varepsilon(\tau) d\tau} \frac{1}{1 + N_0 \int_0^t \gamma(\tau) e^{\int_0^\tau \varepsilon(\theta) d\theta} d\tau}. \quad (1.16)$$

Остановимся теперь, так же как и ранее, на двух частных случаях стационарной и периодической среды. В стационарной среде  $\varepsilon = \text{const}$ ,  $\gamma = \text{const}$ ,  $\varepsilon > 0$ ,  $\gamma > 0$ .

Общее решение (1.16) принимает вид

$$N(t) = \frac{N_0 e^{\varepsilon t}}{1 + N_0 \frac{\gamma}{\varepsilon} (e^{\varepsilon t} - 1)}.$$

Отметим некоторые свойства этого решения. Во-первых, нетрудно показать, что

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = \frac{\varepsilon}{\gamma},$$

т. е. численность популяции стремится к постоянной величине, которая прямо пропорциональна  $\varepsilon$  (разности между рождаемостью и смертностью в свободной среде) и обратно пропорциональна интенсивности лимитирования  $\gamma$ .

Во-вторых, при малых  $N_0$  и конечном  $t$  имеем

$$N(t) \approx N_0 e^{\epsilon t},$$

т. е. в популяции малого размера (когда отсутствует заметное влияние лимитирующих факторов),

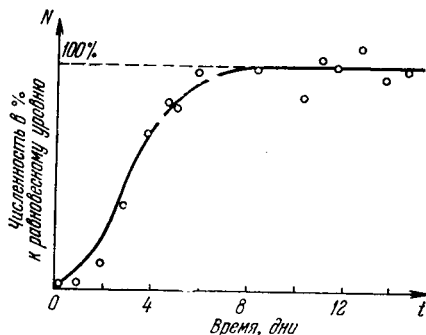


Рис. 1.4.

кривая изменения численности сходна с кривой динамики нейтральной популяции (1.11). Характерная кривая динамики численности лимитированной популяции при  $N_0 < \epsilon/\gamma$  представлена на рис. 1.4. Это типичная кривая роста численности популяции, многократно

подтвержденная экспериментально в опытах с популяциями самых различных видов.

Рассмотрим теперь случай периодической среды:

$$\epsilon(t) = \epsilon(t + T), \quad \gamma(t) = \gamma(t + T)$$

при всех значениях  $t$ . Предположив  $\bar{\epsilon} > 0$ , представим общее решение (1.16) с учетом введенных ранее обозначений  $\bar{\epsilon}$  и  $\varphi(t)$  в виде

$$N(t) = \frac{N_0 e^{\bar{\epsilon} t} \varphi(t)}{1 + N_0 \int_0^t \gamma(\tau) e^{\bar{\epsilon} \tau} \varphi(\tau) d\tau}.$$

Так же, как и в случае стационарной среды, при малых  $N_0$  и фиксированном  $t$  имеем

$$N(t) \approx N_0 e^{\bar{\epsilon} t} \varphi(t),$$

что аналогично поведению численности нейтральной популяции в периодической среде.

Покажем теперь, что с течением времени кривая численности популяции стремится к некоторой периодической кривой с периодом  $T$ , т. е.

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{N(t+T)}{N(t)} = 1.$$

Для этого вычислим величину  $\frac{N(t+T)}{N(t)}$  (см. решение уравнения (1.16)):

$$\begin{aligned} \frac{N(t+T)}{N(t)} &= \frac{N_0 e^{\bar{\epsilon}(t+T)} \varphi(t+T)}{1 + N_0 \int_0^{t+T} \gamma(\tau) e^{\bar{\epsilon}\tau} \varphi(\tau) d\tau} \cdot \frac{1}{N(t)} = \\ &= \frac{1 + N_0 \int_0^t \gamma(\tau) e^{\bar{\epsilon}\tau} \varphi(\tau) d\tau}{1 + N_0 \int_0^{t+T} \gamma(\tau) e^{\bar{\epsilon}\tau} \varphi(\tau) d\tau} \cdot e^{\bar{\epsilon}T}. \end{aligned}$$

Вычислим последний интеграл в знаменателе, заменяя переменную на  $\tau' = \tau - T$ . При этом в силу периодичности функций  $\gamma(\tau)$  и  $\varphi(\tau)$

$$\gamma(\tau') = \gamma(\tau), \quad \varphi(\tau') = \varphi(\tau).$$

имеем

$$\int_0^{t+T} \gamma(\tau) e^{\bar{\epsilon}\tau} \varphi(\tau) d\tau = e^{\bar{\epsilon}T} \int_0^t \gamma(\tau') e^{\bar{\epsilon}\tau'} \varphi(\tau') d\tau'.$$

Подставим это выражение в предыдущую формулу и, обозначив

$$\vartheta = \int_0^t \gamma(\tau) e^{\bar{\epsilon}\tau} \varphi(\tau) d\tau,$$

получим

$$\frac{N(t+T)}{N(t)} = \frac{e^{\bar{\epsilon}T} + N_0 \vartheta e^{\bar{\epsilon}T}}{1 + N_0 \int_0^T \gamma(\tau) e^{\bar{\epsilon}\tau} \varphi(\tau) d\tau + N_0 \vartheta e^{\bar{\epsilon}T}}.$$

В последней формуле все слагаемые, не содержащие  $\vartheta$ , постоянны. Из определения величины  $\vartheta$  видно, что

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \vartheta(t) = \infty.$$

Следовательно,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{N(t+T)}{N(t)} = 1,$$

что и требовалось доказать.

Если добавить к последнему соотношению условие ограниченности  $N(t)$ , которое легко устанавливается, если принять  $\gamma(t) \geq \gamma_0 > 0$ , то можно утверждать, что в периодической среде численность лимитированной популяции с течением времени стремится к периодической кривой. Устойчивость этого решения легко следует из вида (1.16). Другими словами, численность стремится к некоторой периодической функции при всех начальных значениях.

### § 1.3. Некоторые частные модели

Исследуемые в настоящей главе уравнения носят весьма общий характер в том смысле, что они могут быть применимы к описанию динамики численности популяций самых различных биологических объектов, от одноклеточных до млекопитающих. В то же время при анализе конкретной биологической популяции модели могут несколько видоизменяться в направлении их большего соответствия реальным биологическим процессам, протекающим в данной популяции. При этом могут учитываться дополнительные механизмы, влияющие на динамику численности, не учтенные в рассмотренных нами моделях нейтральной и лимитированной популяции. Учет этих механизмов сводится обычно к разнообразным видоизменениям зависимости приспособленности популяции от численности, характерной для той или иной конкретной ситуации.

Поскольку настоящая книга посвящена в основном изучению внутренней структуры популяции и ее влияния на общую численность, то мы не будем подробно рассматривать подобного рода частные модели, а только кратко упомянем имеющиеся в этом направлении подходы и укажем на некоторые результаты.

Начнем с простейшей модели динамики численности нейтральной популяции. В [1] предложено следующее уточнение этой модели:

$$\dot{N} = \frac{\epsilon N^2}{\alpha + N}, \quad (1.17)$$

где  $\alpha$  — некоторый параметр.

Новый, более сложный вид правой части связан с учетом среднего времени между двумя последовательными оплодотворениями и среднего времени вынашивания плода. Именно от этих двух характеристик, так же как, разумеется, и от рождаемости и смертности, зависят параметры модели  $\varepsilon$  и  $\alpha$ .

Сравним уравнение (1.17) с уравнением нейтральной популяции (1.8). Нетрудно видеть, что существенная разница между ними проявляется только при малых численностях, при которых скорость изменения численности приближенно пропорциональна не первой степени, а квадрату численности. Следовательно, уравнение (1.17) описывает при малых значениях численности более быстрый, сверхэкспоненциальный рост численности. При больших значениях численности уравнение (1.17) переходит в уравнение нейтральной популяции. Действительно, при больших  $N$  имеем

$$\frac{\varepsilon N^2}{\alpha + N} \approx \varepsilon N.$$

Таким образом, мы видим, что эта модель не дает принципиальных, качественно новых результатов общетеоретического плана. Но она может быть весьма полезна в случаях, когда необходимо принимать во внимание такие характеристики популяции, как среднее время между двумя последовательными оплодотворениями и среднее время вынашивания плода.

Рассмотрим теперь некоторые видоизменения модели лимитированной популяции. Эти видоизменения касаются в основном формы зависимости интенсивности лимитирования от численности популяции. Наиболее общую модель такого вида можно записать в виде

$$\dot{N} = [\varepsilon - \varphi(N)] N, \quad (1.18)$$

где  $\varphi(N)$  — зависимость интенсивности лимитирования от численности.

При  $\varphi(N) = \gamma N$  (1.18) есть рассмотренная нами модель Ферхюльста — Пирла, которая, как уже указывалось, получила наибольшее распространение. Однако многими авторами предлагались всевозможные виды функций  $\varphi(N)$ , которые лучше описывают реальную кривую роста численности той или иной конкретной по-

пуляции. Подробный обзор различных выражений подобного типа, включая и очень сложные зависимости, содержащие большое число параметров, имеется в монографии Уатта [3]. Там же рассмотрены и некоторые выражения функции  $\varphi(N)$ , описывающие стимулирующую составляющую влияния численности при малых значениях  $N$ . Биологический смысл различных представлений функции  $\varphi(N)$  заключается в том, что интенсивность действия лимитирующих факторов, связанная с процессами внутривидовой конкуренции, различным образом нарастает с ростом численности в популяциях разных биологических видов, развивающихся в различной среде. Среди простейших выражений для функции  $\varphi(N)$  можно указать:

степенное

$$\varphi(N) = \gamma N^\alpha;$$

логарифмическое

$$\varphi(N) = \gamma \ln(aN + 1);$$

гиперболическое

$$\varphi(N) = \frac{\alpha}{\gamma - N} - \frac{\alpha}{\gamma}$$

и другие выражения, обладающие двумя основными общими свойствами:

$$\varphi(0) = 0, \quad \frac{d\varphi}{dN} > 0.$$

Первое свойство отражает то очевидное обстоятельство, что при малой численности действие лимитирования отсутствует. Второе свойство означает, что лимитирующее воздействие нарастает с ростом численности. С учетом этих двух общих свойств ясно, что равновесное значение численности популяции определится как единственный корень уравнения

$$\varepsilon - \varphi(N) = 0. \quad (1.19)$$

Траекториями системы (1.18) будут S-образные кривые, мало отличающиеся по форме от логистической кривой — решения уравнения Ферхюльста — Пирла (рис. 1.4). Таким образом, мы видим, что и в этом случае усложнение модели введением нелинейных функций  $\varphi(N)$  не



приводит к принципиально новым результатам. Однако такое усложнение может быть полезно при анализе конкретного биологического эксперимента.

Остановимся еще на одном мало разработанном классе моделей динамики численности популяции, учитывающих влияние предыстории на скорость роста популяции [5]. Предположим, например, что особи выделяют в среду обитания некое вещество, которое тормозит рост численности популяции. Если обозначить концентрацию этого вещества в среде через  $s$ , то мы приходим к системе уравнений

$$\left. \begin{aligned} \frac{1}{N} \dot{N} &= w(N, s, \Theta), \\ \dot{s} &= \psi(N, s, \Theta), \end{aligned} \right\}$$

где функция  $\psi(N, s, \Theta)$  описывает баланс притока и распада вещества  $s$ . Приспособленность популяции в момент времени  $t$  зависит в этом случае от всей предыстории поведения кривой  $N(\tau)$  при  $\tau < t$ . По сути дела усложнения в моделях этого типа связаны с увеличением размерности состояния популяции как динамической системы. В данном примере состояние системы в момент времени определяется не одной величиной численности популяции, а двумя величинами  $N$  и  $s$ .

В заключение этой главы отметим, что модели динамики численности нейтральной и лимитированной популяции являются основой для построения более сложных моделей взаимодействия популяций в биоценозе. Первые из этих моделей строились еще В. Вольтерра [8].

## ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ И ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

Простейшие уравнения динамики популяции, рассмотренные в предыдущей главе, описывают только изменение во времени ее общей численности. Более сложные модели строятся с учетом разнообразия особей, составляющих популяцию. При этом мы будем предполагать, что популяция состоит из нескольких групп, каждая из которых включает особей, одинаковых с точки зрения тех признаков, по которым производится разбиение. Выбор признаков, по которым образуются группы, вообще говоря, в достаточной степени произволен. Он определяется теми задачами, которые в каждом конкретном случае ставит перед собой исследователь.

Конечно, поскольку нас интересует именно динамика численности и структуры популяции, то объединение индивидуумов в группы должно проводиться по признакам, имеющим отношение к основным изучаемым процессам — размножению и гибели. Примерами таких групп могут служить возрастные группы, половые группы, группы особей с одинаковым генотипом и т. п. Особи могут объединяться в группы сразу по двум или нескольким признакам, например, в возрастные группы внутри генотипических классов, генотипические классы среди особей данного пола и т. д. В этой главе для нас будет существенно лишь то, что особи каким-либо образом объединены в группы. Конечно, от того, по каким именно признакам проведено это объединение, зависит конкретный вид динамической модели, и чем более детальное разбиение популяции будет принято, тем сложнее будет построенная модель. Однако эта сложность проявится далее на этапе конкретизации модели, несколько не влияя на вид и основные свойства общей системы уравнений динамики численности и структуры популяции.

В этой главе будет построена классификация типов внутренних взаимодействий в популяции, дополняющая классификацию типов зависимости приспособленности

от численности, рассмотренную ранее. На основе этих классификаций строится общая система уравнений, включающая в качестве частных случаев все конкретные модели, которые будут рассмотрены в настоящей книге.

### § 2.1. Основные предположения

Пусть особи, составляющие популяцию, в соответствии с определенными признаками объединены в  $n$  групп с численностями  $x_1, x_2, \dots, x_n$ . Имеется в виду, что каждая особь из рассматриваемой популяции принадлежит только к одной из групп, т. е. группы не пересекаются. Общая численность популяции  $N$ , очевидно, есть сумма

$$N = \sum_{i=1}^n x_i.$$

Будем характеризовать состояние популяции в момент времени  $t$  набором численностей  $x_1, x_2, \dots, x_n$ , т. е. пространство состояний популяции как динамической системы будет  $n$ -мерным. Численности групп, составляющих популяцию, изменяются под действием целого ряда факторов. Их можно разбить на эндогенные (внутренние), определяемые самой структурой популяции и экзогенные (внешние), определяемые состоянием среды, в которой обитает популяция. Примерами эндогенных факторов могут служить закономерности перехода особей из одной возрастной группы в другую, правила Менделя для образования генотипов потомков из генотипов родительских особей и т. п. Простейшими примерами экзогенных факторов могут служить сезонная ритмика метеорологических параметров, биологическое окружение популяции и т. п.

Задача построения уравнений динамики популяции сводится к нахождению закономерности изменения во времени величин  $x_1, \dots, x_n$  под действием указанных факторов. Пусть состояние популяции в момент времени  $t$  есть  $x_1(t), \dots, x_n(t)$ . Будем считать, что состояние популяции в любой последующий момент времени  $t + \Delta t$  полностью определяется ее состоянием в момент времени  $t$  и состоянием среды во все моменты времени  $\tau$ ,  $t \leq \tau \leq t + \Delta t$ . Так же, как и в главе 1, из этого предполо-

жения предельным переходом при  $\Delta t \rightarrow 0$  можно получить систему дифференциальных уравнений, которой удовлетворяют величины  $x_1, x_2, \dots, x_n$ . Нам будет удобно записать эту систему уравнений в виде

$$\frac{1}{x_i} \dot{x}_i = w_i(x_1, x_2, \dots, x_n, \Theta) \quad (i = 1, \dots, n), \quad (2.1)$$

обозначив, как и ранее, через  $\Theta$  формальный параметр, символизирующий всю совокупность параметров среды. В левых частях системы уравнений (2.1) стоят величины приспособленности групп. Правые части определяют зависимость приспособленности  $i$ -й группы от численностей, вообще говоря, всех групп популяции и параметров среды. Функции  $w_i$  в некоторых случаях могут быть неограниченными при  $x_i \rightarrow 0$ . Если в момент времени  $t$  численность  $i$ -й группы популяции равнялась нулю, то к моменту  $t + \Delta t$  она может стать положительной за счет притока численности из других групп. Относительная скорость прироста численности  $i$ -й группы в этом случае будет равна бесконечности. Однако величина абсолютного прироста численности всегда должна оставаться конечной по биологическому смыслу. Математически это означает существование конечных пределов

$$\lim_{x \rightarrow 0} x_i w_i = v_i, \quad |v_i| < \infty \quad (i = 1, \dots, n), \quad (2.2)$$

где  $v_i$  — абсолютные скорости роста численности.

Далее нам удобно будет формулировать некоторые свойства правых частей уравнений в терминах функций  $v_i(x_1, \dots, x_n, \Theta) = x_i w_i$  \*), характеризующих абсолютную скорость роста численностей групп. Поэтому наряду с системой уравнений (2.1) запишем ее аналог:

$$\dot{x}_i = v_i(x_1, \dots, x_n, \Theta) \quad (i = 1, \dots, n). \quad (2.3)$$

Свойство (2.2) в терминах функций  $v_i$ , например, означает, что

$$|v_i(x_1, \dots, x_{i-1}, 0, x_{i+1}, \dots, x_n, \Theta)| < \infty. \quad (2.4)$$

\*) Будем считать функции  $v_i$  и  $w_i$  непрерывными, а там, где это потребуются, и непрерывно дифференцируемыми по всем переменным  $x_1, \dots, x_n$  при  $0 < x_i < \infty$ . Эти предположения вполне приемлемы, если исходить из биологического смысла рассматриваемых моделей.

Будем считать, что рассматриваемая нами популяция является изолированной, т. е. популяция не обменивается мигрантами с другими популяциями. На уровне общих рассуждений это предположение не слишком существенно, так как расширением нашего исходного представления о популяции можно всегда включить в нее все связанные между собой подпопуляции, что приведет, быть может, лишь к увеличению размерности пространства состояний  $n$ , т. е. числа выделяемых групп. Условие изолированности ограничивает класс возможных функций в правой части уравнений динамики (2.3). В силу этого условия функции  $v_i$  должны удовлетворять следующим соотношениям:

$$v_i(0, \dots, 0, \Theta) \equiv 0 \quad (i = 1, \dots, n). \quad (2.5)$$

Биологический смысл соотношений (2.5) заключается в том, что нулевые численности всех групп популяции влекут за собой и нулевые скорости изменения численностей, а это и есть условие изолированности, т. е. отсутствия притока численности извне.

Следующее ограничение, которое нам также будет удобно сформулировать в терминах функций  $v_i$ , связано с тем, что величины численностей  $x_i$  по смыслу неотрицательны, т. е. траектория системы (2.3), начавшись внутри неотрицательного ортанта, должна оставаться в нем во все последующие моменты времени. Предположим, что численность одной из групп  $x_i$  обратилась в нуль в некоторый момент времени  $t$ . Тогда в силу неотрицательности величин  $x_i$  скорость прироста численности  $\dot{x}_i = v_i$  не может быть отрицательной, а значит, имеем

$$v_i(x_1, \dots, x_{i-1}, 0, x_{i+1}, \dots, x_n, \Theta) \geq 0 \quad (i = 1, \dots, n). \quad (2.6)$$

в любой среде  $\Theta$  и при всех значениях численностей остальных групп популяции  $x_1, \dots, x_{i-1}, x_{i+1}, \dots, x_n$ . Условие (2.6) можно назвать условием невыхода траекторий системы (2.3) из неотрицательного ортанта. Иногда справедливо и более сильное требование: если численность какой-либо группы обратилась в нуль в момент времени  $t$ , то и во все последующие моменты времени ее численность также равна нулю. Другими словами, группа, погибнув, не может зародиться вновь. Математически это

означает, что

$$v_i(x_1, \dots, x_{i-1}, 0, x_{i+1}, \dots, x_n, \Theta) \equiv 0 \quad (i = 1, \dots, n) \quad (2.7)$$

при всех значениях численностей остальных групп  $x_1, \dots, x_n$  и при любом состоянии среды  $\Theta$ .

С учетом сказанного выше введем одно полезное для дальнейшего понятие. Именно, будем называть  $i$ -ю группу популяции *невосстановимой*, если для функции  $v$  имеет место тождество (2.7). Другими словами, будем говорить, что в этом случае популяция не восстанавливает  $i$ -ю группу. Если популяция не восстанавливает каждую группу, то популяцию в целом назовем *невосстанавливающей*. Очевидно, что введенное понятие является относительным и характеризует некоторую группу только в отношении к той определенной популяции, в которой она находится.

Выразим приспособленность популяции  $\dot{N}/N$  через величины приспособленностей составляющих ее групп. Для этого просуммируем уравнения (2.3)

$$\dot{N} = v(x_1, \dots, x_n, \Theta) = \sum_{i=1}^n \dot{x}_i = \sum_{i=1}^n x_i w_i. \quad (2.8)$$

Здесь  $v$  — абсолютная скорость роста численности популяции. Разделив обе части равенства на  $N$ , имеем

$$\frac{1}{N} \dot{N} = w(x_1, \dots, x_n, \Theta) = \sum_{i=1}^n \frac{x_i}{N} w_i(x_1, \dots, x_n, \Theta). \quad (2.9)$$

Заметим, что, в отличие от приспособленности групп  $w_i$ , приспособленность популяции  $w$  по биологическому смыслу должна всегда принимать конечные значения. Действительно, в силу предположения изолированности популяции величина относительной скорости роста численности  $\dot{N}/N$  не может превосходить некоторой присущей каждому биологическому виду величины — максимальной скорости размножения.

Функции  $v$  и  $w$ , характеризующие абсолютную и относительную скорости роста популяции в зависимости от ее состояния служат основой для классификации типов внутренних взаимодействий групп, составляющих популяцию.

## § 2.2. Классификация типов взаимодействия

В предыдущей главе нами была введена классификация зависимостей приспособленности от размера популяции, когда все особи однотипны. В общем случае приспособленность  $w$  является функцией численностей всех составляющих популяцию групп  $x_1, x_2, \dots, x_n$ . Поэтому построенная ранее классификация требует обобщения. Исследуем первоначально возможные типы зависимости приспособленности популяции  $w$  от ее общего размера  $N = \sum_{i=1}^n x_i$ .

При этом, очевидно, следует зафиксировать структуру популяции, т. е. полагать, что изменение численности  $N$  происходит так, что все  $x_i$  изменяются пропорционально. Это означает, что мы изучаем одномерную зависимость  $w$  от  $N$  вдоль произвольного, но фиксированного направления (луча) в пространстве состояний  $x_1, \dots, x_n$ .

Введем следующие определения. Будем, аналогично предыдущему, называть популяцию нейтральной, лимитированной или стимулированной, если при всех значениях  $x_1, \dots, x_n$  и при любом  $c > 1$  выполнены соответственно следующие соотношения:

$$\left. \begin{aligned} w(cx_1, \dots, cx_n, \Theta) &\equiv w(x_1, \dots, x_n, \Theta), \\ w(cx_1, \dots, cx_n, \Theta) &\leq w(x_1, \dots, x_n, \Theta), \\ w(cx_1, \dots, cx_n, \Theta) &\geq w(x_1, \dots, x_n, \Theta). \end{aligned} \right\} \quad (2.10)$$

Очевидно, существуют такие типы влияния численности на приспособленность, когда при одном наборе переменных  $x_1, \dots, x_n$  их пропорциональное увеличение (в некоторых пределах изменения) понижает приспособленность популяции, а при другом наборе численностей групп то же самое увеличение общей численности повышает приспособленность или, скажем, оставляет ее неизменной. Следовательно, зависимость приспособленности от численности может не принадлежать ни к одному из перечисленных выше классов. Однако далее, в конце этого параграфа, будет показано, что все мыслимые типы зависимости  $w$  от  $N$  являются суперпозицией трех построенных выше классов. Другими словами, любую зависимость такого рода можно разложить на нейтральную, лимитирующую и стимулирующую составляющие.

Построенная выше классификация относилась к популяции в целом. В то же время изменение численности может по-разному действовать на различные группы популяции. Поэтому имеет смысл ввести аналогичную классификацию на уровне отдельных групп популяции, взяв за основу вместо средней приспособленности  $w$  приспособленность некоторой  $i$ -й группы популяции  $w_i$ .

Будем называть  $i$ -ю группу популяции нейтральной, лимитированной или стимулированной, если при всех  $x_1, \dots, x_n$  и при любом  $c > 1$  выполнено соответственно одно из трех соотношений:

$$\left. \begin{aligned} w_i(cx_1, \dots, cx_n, \Theta) &\equiv w_i(x_1, \dots, x_n, \Theta), \\ w_i(cx_1, \dots, cx_n, \Theta) &\leq w_i(x_1, \dots, x_n, \Theta), \\ w_i(cx_1, \dots, cx_n, \Theta) &\geq w_i(x_1, \dots, x_n, \Theta). \end{aligned} \right\} \quad (2.11)$$

Покажем, что в силу введенных нами понятий имеет место следующее утверждение: если каждая группа популяции нейтральна, то и популяция нейтральна, если каждая группа лимитирована, то и популяция лимитированная, если каждая группа стимулирована, то и популяция стимулирована (обратное, вообще говоря, неверно).

Поскольку все три утверждения доказываются аналогично, приведем доказательство только для одного из них. Покажем, что из лимитированности каждой группы популяции следует лимитированность популяции в целом.

По определению приспособленности популяции имеем

$$w(cx_1, cx_2, \dots, cx_n, \Theta) = \sum_{i=1}^n \frac{cx_i}{cN} w_i(cx_1, \dots, cx_n, \Theta).$$

В силу лимитированности каждой группы

$$w_i(cx_1, \dots, cx_n, \Theta) \leq w_i(x_1, \dots, x_n, \Theta) \\ (i = 1, \dots, n).$$

Подставляя эти неравенства в предыдущее соотношение, получаем требуемый результат

$$w(cx_1, \dots, cx_n, \Theta) \leq w(x_1, \dots, x_n, \Theta).$$

Таким образом, введение однотипных понятий на двух уровнях — уровне популяции и уровне отдельной груп-



пы вполне согласуется с нашим интуитивным представлением.

Перейдем теперь к рассмотрению внутренних взаимодействий между группами, составляющими популяцию, что позволит нам построить классификацию типов зависимости приспособленности от структуры популяции. Проведем следующий мысленный эксперимент. Разобьем популяцию с состоянием  $x_1, \dots, x_n$ , обитающую в среде  $\Theta$ , на две части  $x'_1, \dots, x'_n$  и  $x''_1, \dots, x''_n$  так, чтобы эти части взаимно дополняли друг друга, т. е. чтобы выполнялись соотношения

$$x'_i + x''_i = x_i \quad (i = 1, \dots, n).$$

Конечно, такое разбиение не единственно. Численности каждой из частей популяции определяются как суммы:

$$N' = \sum_{i=1}^n x'_i, \quad N'' = \sum_{i=1}^n x''_i, \quad N' + N'' = N.$$

Поместим полученные части отдельно в ту же среду  $\Theta$ , в которой развивалась исходная популяция. Проследим за величинами абсолютной скорости прироста численности  $\dot{N}'$  и  $\dot{N}''$  и сопоставим их с величиной абсолютного прироста численности исходной популяции  $\dot{N}$ . Напомним, что по формуле (2.8)

$$\left. \begin{aligned} \dot{N} &= v(x_1, \dots, x_n, \Theta), \\ \dot{N}' &= v(x'_1, \dots, x'_n, \Theta), \\ \dot{N}'' &= v(x''_1, \dots, x''_n, \Theta). \end{aligned} \right\} .$$

Если величина  $\dot{N}$  окажется меньше, чем сумма  $\dot{N}' + \dot{N}''$ , то соединение частей популяции в целое тормозит ее размножение, что можно интерпретировать как конкурентный тип взаимодействия частей. Если величина  $\dot{N}$  окажется большей, чем  $\dot{N}' + \dot{N}''$ , то объединение частей ускоряет рост популяции, что можно интерпретировать как симбиотический тип взаимодействия частей. Наконец, если  $\dot{N}$  окажется равной  $\dot{N}' + \dot{N}''$ , то объединение двух частей популяции в одно целое не изменяет скорости размножения. Эту ситуацию можно охарактеризовать как

консервативное взаимодействие частей. Дадим теперь более точные определения.

Будем называть внутренние взаимодействия в популяции *конкурентными*, *симбиотическими* или *консервативными*, если для любого разбиения популяции на две части и для любых  $x_1, \dots, x_n$  выполнено соответственно

$$\left. \begin{aligned} v(x_1, \dots, x_n, \Theta) &\leq v(x'_1, \dots, x'_n, \Theta) + v(x''_1, \dots, x''_n, \Theta), \\ v(x_1, \dots, x_n, \Theta) &\geq v(x'_1, \dots, x'_n, \Theta) + v(x''_1, \dots, x''_n, \Theta), \\ v(x_1, \dots, x_n, \Theta) &\equiv v(x'_1, \dots, x'_n, \Theta) + v(x''_1, \dots, x''_n, \Theta). \end{aligned} \right\} \quad (2.12)$$

Популяцию указанных трех типов будем называть соответственно конкурентной, симбиотической или консервативной \*). Желая выделить важный с биологической точки зрения консервативный тип внутренних взаимодействий в отдельное понятие, будем считать, что нестрогие неравенства в определении конкурентных и симбиотических взаимодействий становятся строгими хотя бы при одном разбиении. В противном случае консервативный тип взаимодействий был бы просто граничным типом, относящимся как к симбиотическому, так и конкурентному типу взаимодействий одновременно.

Стоит заметить, что в определении, введенном выше, требуется выполнение того или иного соотношения при любой структуре популяции и при любом ее разбиении. В то же время мыслимы ситуации, когда при одном разбиении популяции соединение частей в целое тормозит ее рост, а при другом этот рост ускоряется. Следовательно, существуют внутренние взаимодействия, отличные от трех построенных классов. Далее будет показано, что все мыслимые внутренние взаимодействия в популяции являются суперпозицией трех указанных классов. Точнее говоря, всякие внутренние взаимодействия можно фор-

---

\*) Более точным термином вместо «симбиотический» здесь следовало бы считать «мутуалистический», поскольку симбиоз означает, что две взаимодействующие части, будучи разделенными, погибают. Мы, однако, будем придерживаться менее точной, но традиционной терминологии.

мально разложить на три составляющие: конкурентную, симбиотическую и консервативную.

Построенная выше классификация типов внутренних взаимодействий относится к популяции в целом. В то же время различные группы популяции могут по-разному взаимодействовать с окружающими ее группами. Поэтому имеет смысл ввести аналогичные понятия и на уровне группы популяции с тем, чтобы они характеризовали взаимодействие одной выделенной группы со всеми остальными группами популяции.

Будем называть  $i$ -ю группу популяции, конкурентной, симбиотической или консервативной, если при любом разбиении популяции имеют место, соответственно, следующие неравенства:

$$\left. \begin{aligned} v_i(x_1, \dots, x_n, \Theta) &\leq v_i(x'_1, \dots, x'_n, \Theta) + \\ &\quad + v_i(x''_1, \dots, x''_n, \Theta) \\ v_i(x_1, \dots, x_n, \Theta) &\geq v_i(x_1, \dots, x_n, \Theta) + \\ &\quad + v_i(x_1, \dots, x_n, \Theta), \\ v_i(x_1, \dots, x_n, \Theta) &\equiv v_i(x'_1, \dots, x'_n, \Theta) + \\ &\quad + v_i(x''_1, \dots, x''_n, \Theta). \end{aligned} \right\} (2.13)$$

Используя введенные выше понятия, можно показать следующее: если каждая группа популяции конкурентна, то и популяция в целом является конкурентной; если каждая группа популяции симбиотическая, то и популяция является симбиотической; если каждая группа популяции консервативна, то и популяция в целом консервативна. Доказательство этого факта аналогично приведенному выше для первой классификации и следует из того, что скорость прироста численности всей популяции  $\dot{N}$  есть сумма приростов численностей составляющих ее групп  $\dot{x}_i$ .

Покажем теперь, что введенные классификации являются в определенном смысле полными. Существует по крайней мере два типа классификации. Первый тип можно было бы назвать «классификацией филателиста», а второй тип — «классификацией физика» \*). Филателист

\*) Заметим, что такое разбиение полностью соответствует известному высказыванию Резерфорда о том, что все науки можно разделить на две группы — на физику и коллекционирование марок.

классифицирует марки, раскладывая их по альбомам, например, по принадлежности их к тому или иному государству. При этом каждая марка обязательно принадлежит к одной определенной стране. Физик классифицирует типы сил, действующих в некоторой исследуемой им системе. При этом реальные силы не обязательно принадлежат к одному из идеализированных классов, но они всегда являются суперпозицией сил, относящихся к некоторому конечному числу базисных классов. Скажем, когда в механике мы говорим о консервативных и диссипативных силах, то это не означает, что всякая сила либо консервативна, либо диссипативна. Истинная сила может быть суммой (суперпозицией) этих двух составляющих.

В нашем случае при анализе взаимодействий, имеющих место в популяции, мы, конечно, будем пользоваться «классификацией физика», т. е. покажем, что введенные нами идеальные классы образуют полный базис в том смысле, что всякое взаимодействие может быть представлено суммой взаимодействий, принадлежащих базисным классам. Покажем, что при не слишком жестких ограничениях функцию  $v(x_1, \dots, x_n, \Theta)$  можно представить в виде суммы трех функций

$$v = v_- + v_+ + v_0, \quad (2.14)$$

где  $v_-$ ,  $v_+$ ,  $v_0$  — функции, удовлетворяющие соответственно условиям классификации (2.12), т. е. характеризующие конкурентную, симбиотическую и консервативную составляющую внутренних взаимодействий, а также что всякую функцию  $w(x_1, \dots, x_n, \Theta)$  можно представить в виде суммы

$$w = w_- + w_+ + w_0, \quad (2.15)$$

где  $w_-$ ,  $w_+$ ,  $w_0$  — функции, удовлетворяющие соответственно условиям (2.10), т. е. характеризующие лимитирующую, стимулирующую и нейтральную составляющие влияния численности на приспособленность.

Поскольку всякую непрерывную функцию можно с любой степенью точности аппроксимировать целой функцией [1], то проведем доказательство сразу для случая, когда  $v(x_1, \dots, x_n, \Theta)$  представима абсолютно сходящимся

всюду степенным рядом по переменным  $x_1, \dots, x_n$

$$v = \alpha_0 + \sum_{i=1}^n \alpha_i x_i + \sum_{i,j=1}^n \alpha_{ij} x_i x_j + \dots, \quad (2.16)$$

коэффициенты которого зависят от параметров среды  $\Theta$ .

Из условия изолированности популяции (2.5) следует, что  $v(0, \dots, 0, \Theta) = 0$ . Следовательно,  $\alpha_0 = 0$ . Линейная часть функции  $v$ , очевидно, обладает свойством аддитивности, т. е. если мы положим

$$v_0 = \sum_{i=1}^n \alpha_i x_i,$$

то получим

$$v_0(x_1, \dots, x_n, \Theta) \equiv v_0(x'_1, \dots, x'_n, \Theta) + v_0(x''_1, \dots, x''_n, \Theta).$$

Оставшуюся часть ряда (2.16) разобьем на сумму двух слагаемых: в первую сумму отнесем все члены ряда с положительными коэффициентами, а во вторую сумму — все члены с отрицательными коэффициентами. Таким образом, определим две функции

$$v_+ = \sum_{i,j=1}^n \alpha_{ij}^+ x_i x_j + \dots$$

$$v_- = \sum_{i,j=1}^n \alpha_{ij}^- x_i x_j + \dots$$

В силу абсолютной сходимости ряда (2.16) эти ряды также сходятся. При этом

$$a_{ij}^+ = \begin{cases} a_{ij}, & \text{если } a_{jj} > 0, \\ 0, & \text{если } a_{ij} \leq 0, \end{cases} \quad a_{ij}^- = a_{ij} - a_{ij}^+.$$

Легко видеть, что  $v = v_- + v_+ + v_0$ . Функция  $v_+$  удовлетворяет неравенству

$$v_+(x_1, \dots, x_n, \Theta) \geq v_+(x'_1, \dots, x'_n, \Theta) + v_+(x''_1, \dots, x''_n, \Theta),$$

а функция  $v_-$  удовлетворяет противоположному неравенству

$$v_-(x_1, \dots, x_n, \Theta) \leq v_-(x'_1, \dots, x'_n, \Theta) + v_-(x''_1, \dots, x''_n, \Theta).$$

Таким образом, полнота классификации внутрипопуляционных взаимодействий доказана. Для доказательства полноты классификации влияния численности определим функции  $w_-$ ,  $w_+$ ,  $w_0$  равенствами

$$w_- = \frac{v_-}{\sum_{i=1}^n x_i}; \quad w_+ = \frac{v_+}{\sum_{i=1}^n x_i}; \quad w_0 = \frac{v_0}{\sum_{i=1}^n x_i}.$$

Легко проверяется, что функции  $w_-$ ,  $w_+$ ,  $w_0$  удовлетворяют соотношениям (2.10). Поскольку

$$w = w_- + w_+ + w_0 = \frac{v}{N},$$

то полнота этой классификации также доказана.

В заключение этого параграфа обратим внимание на некоторые важные обстоятельства. Все рассуждения относительно полноты можно провести на уровне группы популяции, используя вместо  $w$  и  $v$  функции приспособленности и абсолютной скорости роста численности одной группы  $w_i$  и  $v_i$ . Таким образом, полноту обеих классификаций на уровне группы также можно считать доказанной. Подчеркнем еще раз неоднозначность разложения функций  $w$  и  $v$  на базисные составляющие. Эта неоднозначность свидетельствует о грубости предложенных классификаций; она показывает, что выделенные классы характеризуют весьма общие свойства популяции и могут в принципе быть подвержены дальнейшему делению на классы с учетом более тонких биологических механизмов. Стоит также отметить, что, несмотря на то, что доказательство полноты было проведено одновременно для обеих классификаций, эти классификации принципиально различны. Последнее станет особенно наглядным при рассмотрении введенных понятий в терминах структуры и численности популяции.

### § 2.3. Структура и численность

В основу построенных нами классификаций были положены свойства функций  $w_i$  и  $v_i$ , характеризующие относительную и абсолютную скорости изменения состояния популяции, т. е. величин  $x_1, \dots, x_n$ . Вернемся еще

раз к понятиям состояния популяции и изменения ее состояния, численности и структуры. Возможны различные типы изменения состояния популяции. Например, численности групп могут измениться так, что общий размер популяции  $N$  останется неизменным. В этом случае мы будем говорить, что изменилась «структура» популяции. Численности групп могут измениться так, что соотношение их численностей сохранится. В этом случае будем говорить, что структура популяции осталась неизменной. Наконец, возможен общий случай, когда меняется и численность, и структура популяции.

Как уже указывалось во введении, исследование динамики популяции удобно проводить в терминах ее структуры и численности. Поэтому мы начнем с изучения свойств функций  $w_i$  как функций новых переменных, характеризующих структуру и численность популяции. Переход к новым переменным позволит избавиться от «лишней» функции, характеризующей скорость изменения численностей групп  $v_i$  и интерпретировать все введенные ранее понятия только в терминах функций приспособленности  $w_i$ . Кроме того, естественно ожидать, что построенные в предыдущем параграфе классификации приобретут в новых переменных более простой вид, так как первая классификация касается прежде всего численности популяции, а вторая классификация — ее структуры.

Будем характеризовать структуру популяции величинами частот составляющих ее групп:

$$p_i = \frac{x_i}{\sum_{i=1}^n x_i} = \frac{x_i}{N} \quad (i = 1, \dots, n). \quad (2.17)$$

В отличие от численностей  $x_i$ , частоты  $p_i$  являются безразмерными величинами, лежащими в пределах от 0 до 1. Таким образом, полным описанием состояния будет служить набор из  $(n + 1)$ -й величины  $p_1, p_2, \dots, p_n, N$ , из которых  $n$  переменных  $p_1, \dots, p_n$  связаны условием нормировки

$$\sum_{i=1}^n p_i = 1. \quad (2.18)$$

Область изменения переменных  $p_i$ , т. е. множество

$$\sigma = \left\{ p \mid p_i \geq 0, i = 1, \dots, n; \sum_{i=1}^n p_i = 1 \right\}.$$

принято называть стандартным симплексом или просто симплексом.

Выразим функции приспособленности  $w_i$  через новые переменные:

$$w_i(x_1, \dots, x_n, \Theta) = w_i(p_1 N, \dots, p_n N, \Theta) = \\ = w_i^*(p_1, \dots, p_n, N, \Theta) \quad (i=1, \dots, n).$$

Будем обозначать функции  $w_i^*$  новых переменных, опуская звездочку той же самой буквой  $w_i$ . Выражение (2.9) для функции приспособленности популяции в новых переменных примет вид

$$w(p_1, \dots, p_n, N, \Theta) = \sum_{i=1}^n p_i w_i(p_1, \dots, p_n, N, \Theta). \quad (2.19)$$

Установим теперь, как выглядят построенные в § 2.2 классификации в переменных, характеризующих структуру и численность популяции.

Частоты  $p_i$  по определению являются однородными функциями численностей групп  $x_1, \dots, x_n$  нулевой степени, т. е.

$$p_i(cx_1, \dots, cx_n) \equiv p_i(x_1, \dots, x_n). \quad (i = 1, \dots, n).$$

Поэтому условия классификации типов зависимости приспособленности от численности примут следующий вид: если при любой фиксированной структуре популяции увеличение численности понижает ее приспособленность, то популяция лимитирована; если увеличение численности приводит к росту приспособленности, то популяция стимулирована; если приспособленность не меняется при изменении численности популяции, то популяция нейтральна. Более строго, если при всех  $p_1, \dots, p_n, N$  выполнено:

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial w}{\partial N} &\leq 0, \text{ то популяция лимитирована;} \\ \frac{\partial w}{\partial N} &\geq 0, \text{ то популяция стимулирована;} \\ \frac{\partial w}{\partial N} &\equiv 0, \text{ то популяция нейтральна.} \end{aligned} \right\} \quad (2.20)$$



Таким образом, в новых переменных эта классификация фактически использует свойство приспособленности как функции одной независимой величины — численности популяции  $N$ . Классификация типов зависимости приспособленности от численности на уровне отдельной группы популяции имеет аналогичный вид. Группа называется лимитированной, стимулированной или нейтральной, если выполняется соответственно одно из следующих трех неравенств:

$$\frac{\partial w_i}{\partial N} \leq 0, \quad \frac{\partial w_i}{\partial N} \geq 0, \quad \frac{\partial w_i}{\partial N} \equiv 0 \quad (2.21)$$

при всевозможных фиксированных структурах популяции  $p_1, \dots, p_n$  и при любой численности  $N$ .

Остановимся теперь на классификации внутренних взаимодействий. Приведем указанное в § 2.9 разбиение популяции на две части и обозначим

$$\kappa = \frac{N'}{N}.$$

Величина  $\kappa$  характеризует соотношение численностей двух частей популяции  $N'$  и  $N''$ . Очевидно,  $\kappa$  изменяется от 0 до 1.

Частоты  $p_i$  выражаются через частоты  $p_i'$  и  $p_i''$  следующим образом:

$$p_i = \kappa p_i' + (1 - \kappa) p_i''. \quad (2.22)$$

Действительно,

$$\left. \begin{aligned} \frac{x_i'}{N} &= \frac{x_i'}{N'} \frac{N'}{N} = \kappa p_i', \\ \frac{x_i''}{N} &= \frac{x_i''}{N''} \frac{N''}{N} = (1 - \kappa) p_i''. \end{aligned} \right\} \quad (2.23)$$

Складывая последние соотношения и учитывая, что  $x_i' + x_i'' = x_i$ , получим требуемое тождество (2.22).

Рассмотрим условия классификации типов внутренних взаимодействий (2.12). Учитывая, что

$$v(x_1, \dots, x_n, \Theta) = w(x_1, \dots, x_n, \Theta) N,$$

разделим обе части соотношений (2.12) на  $N$  и перейдем везде к новым переменным  $p_1, \dots, p_n, N$ . Тогда вместо

(2.12) получим соотношения

$$\begin{aligned}
 w(p_1, \dots, p_n, N, \Theta) &\leq \\
 &\leq \kappa w(p'_1, \dots, p'_n, N', \Theta) + (1 + \kappa) w(p''_1, \dots, p''_n, N'', \Theta), \\
 w(p_1, \dots, p_n, N, \Theta) &\geq \\
 &\geq \kappa w(p'_1, \dots, p'_n, N', \Theta) + (1 - \kappa) w(p''_1, \dots, p''_n, N'', \Theta), \\
 w(p_1, \dots, p_n, N, \Theta) &\equiv \\
 &\equiv \kappa w(p'_1, \dots, p'_n, N', \Theta) + (1 - \kappa) w(p''_1, \dots, p''_n, N'', \Theta),
 \end{aligned}
 \tag{2.24}$$

которые должны выполняться при всех структурах  $p'$ ,  $p''$  и численностях  $N'$  и  $N''$ . Первое неравенство соответствует конкурентным взаимодействиям, второе — симбиотическим, третье — консервативным.

Обратим внимание на одно важное свойство полученных соотношений. Пусть популяция нейтральна, т. е. ее приспособленность не зависит от численности.

Тогда условия (2.24) примут вид

$$\begin{aligned}
 w(p_1, \dots, p_n, \Theta) &\leq \\
 &\leq \kappa w(p'_1, \dots, p'_n, \Theta) + (1 - \kappa) w(p''_1, \dots, p''_n, \Theta), \\
 w(p_1, \dots, p_n, \Theta) &\geq \\
 &\geq \kappa w(p'_1, \dots, p'_n, \Theta) + (1 - \kappa) w(p''_1, \dots, p''_n, \Theta), \\
 w(p_1, \dots, p_n, \Theta) &\equiv \\
 &\equiv \kappa w(p'_1, \dots, p'_n, \Theta) + (1 - \kappa) w(p''_1, \dots, p''_n, \Theta),
 \end{aligned}
 \tag{2.25}$$

но это есть не что иное, как условие того, что  $w$  является выпуклой, вогнутой или линейной функцией частот  $p_1, \dots, p_n$ .

Таким образом, для нейтральной популяции можно сформулировать следующее утверждение: для того чтобы популяция обладала соответственно конкурентным симбиотическим или консервативным типом внутренних взаимодействий, необходимо и достаточно, чтобы ее функция приспособленности  $w(p_1, \dots, p_n, \Theta)$  была соответственно выпуклой, вогнутой или линейной (последний случай геометрически соответствует плоскости). Заметим, что условия выпуклости — вогнутости функции на множестве

$\sigma = \left\{ p \mid p_i \geq 0, \sum_{i=1}^n p_i = 1 \right\}$  не совпадают с обычными условиями для функций, заданных во всем пространстве. Конечно, из выпуклости во всем пространстве следует выпуклость и на множестве  $\sigma$ . Однако обратное неверно, так как здесь речь идет только о выпуклости на замкнутом ограниченном подмножестве всего пространства. Исключения составляют линейные функции, соответствующие в нашем случае консервативному типу взаимодействий.

Получим теперь аналогичные соотношения для классификации групп популяции. Для этого вернемся к исходным условиям (2.13). Вспоминая, что

$$v_i(x_1, \dots, x_n, \Theta) = x_i w_i(x_1, \dots, x_n, \Theta),$$

и переходя к новым переменным  $p_1, \dots, p_n, N$ , разделим каждое соотношение из (2.13) на  $N$ . Тогда получим неравенства вида

$$\left. \begin{aligned} & p_i w_i(p_1, \dots, p_n, N, \Theta) \leq \\ & \leq \frac{x'_i}{N} w_i(p'_1, \dots, p'_n, N', \Theta) + \frac{x''_i}{N} w_i(p''_1, \dots, p''_n, N'', \Theta), \\ & p_i w_i(p_1, \dots, p_n, N, \Theta) \geq \\ & \geq \frac{x'_i}{N} w_i(p'_1, \dots, p'_n, N', \Theta) + \frac{x''_i}{N} w_i(p''_1, \dots, p''_n, N'', \Theta), \\ & p_i w_i(p_1, \dots, p_n, N, \Theta) = \\ & = \frac{x'_i}{N} w_i(p'_1, \dots, p'_n, N', \Theta) + \frac{x''_i}{N} w_i(p''_1, \dots, p''_n, N'', \Theta). \end{aligned} \right\} (2.26)$$

Подставляя (2.23) в (2.26), получим окончательно условия классификации (2.13) в новых переменных в виде

$$\left. \begin{aligned} & p_i w_i(p_1, \dots, p_n, N, \Theta) \leq \\ & \leq \kappa p'_i w_i(p'_1, \dots, p'_n, N', \Theta) + (1 - \kappa) p''_i w_i(p''_1, \dots, p''_n, N'', \Theta), \\ & p_i w_i(p_1, \dots, p_n, N, \Theta) \geq \\ & \geq \kappa p'_i w_i(p'_1, \dots, p'_n, N', \Theta) + (1 - \kappa) p''_i w_i(p''_1, \dots, p''_n, N'', \Theta), \\ & p_i w_i(p_1, \dots, p_n, N, \Theta) = \\ & = \kappa p'_i w_i(p'_1, \dots, p'_n, N', \Theta) + (1 - \kappa) p''_i w_i(p''_1, \dots, p''_n, N'', \Theta). \end{aligned} \right\} (2.27)$$

Так же, как и для предыдущей классификации, для нейтральной группы  $\left(\frac{\partial w_i}{\partial N} \equiv 0\right)$  условия (2.27) есть условия того, что функция  $p_i w_i(p_1, \dots, p_n, \Theta)$  является выпуклой, вогнутой или линейной.

Типы внутренних взаимодействий иллюстрируются рис. 2.1, относящимся к случаю, когда популяция разбита всего на две группы с частотами  $p_1$  и  $p_2$ . Кроме того,

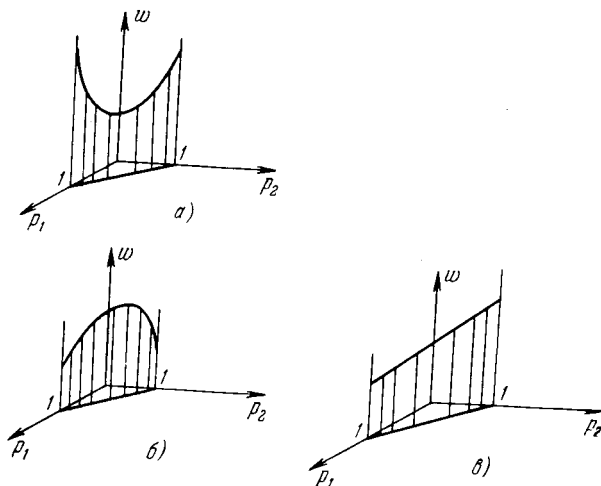


Рис. 2.1.

считается, что популяция нейтральна, т. е.  $\frac{\partial w}{\partial N} = 0$ . В силу условия нормировки  $p_1 + p_2 = 1$ . Поэтому приспособленность  $w$ , как функция частот, задана только на отрезке прямой  $\{p_1, p_2 \geq 0, p_1 + p_2 = 1\}$ . Вид функции, представленный на рис. 2.1, а соответствует конкурентному типу внутренних взаимодействий (функция  $w$  выпуклая). Функция  $w$ , изображенная на рис. 2.1, б описывает симбиотический тип внутренних взаимодействий (функция  $w$  вогнута). Функция  $w$ , изображенная на рис. 2.1, в, представляет собой консервативный тип взаимодействия (функция  $w$  линейна).

Построенные нами классификации не являются независимыми. Тип влияния численности на приспособленность в определенной мере предопределяет характер внутривидовых взаимодействий. Однако прежде чем перейти к рассмотрению этого вопроса, подведем краткий итог полученным результатам. В соответствии с построенной классификацией зависимость приспособленности от численности может относиться к одному из четырех типов. Она может быть лимитирующей, стимулирующей и нейтральной. Кроме того, возможен произвольный вид функции, представляющий собой суперпозицию трех перечисленных «чистых» типов. Внутренние взаимодействия могут также быть четырех типов. Они могут быть конкурентными, симбиотическими, консервативными и могут представлять собой суперпозицию трех базисных типов. Следовательно, на первый взгляд имеют место 16 типов популяций различных как по влиянию численности, так и по внутривидовым взаимодействиям. Девять из этих типов являются базисными, а остальные семь типов получаются суперпозицией этих девяти основных. На самом деле не все комбинации возможны. Далее будет показано, что из девяти базисных типов фактически реализуется только пять, а из семи смешанных типов осуществимы лишь шесть. Таким образом, вместо шестнадцати типов популяций имеют место только одиннадцать.

Прежде всего докажем, что в лимитированной популяции внутренние взаимодействия не могут быть ни консервативными, ни симбиотическими. Они должны быть либо конкурентными, либо, по крайней мере, иметь ненулевую конкурентную составляющую. Доказательство проведем от противного. Пусть в лимитирующей среде внутренние взаимодействия не имеют конкурентной составляющей; тогда популяция либо консервативная, либо симбиотическая, либо обладает обеими составляющими внутренних взаимодействий.

Из (2.22) имеем

$$w(p_1, \dots, p_n, N, \Theta) \geq \kappa w(p'_1, \dots, p'_n, N', \Theta) + (1 - \kappa) w(p''_1, \dots, p''_n, N'', \Theta)$$

при всех  $p'_1, \dots, p'_n, p''_1, \dots, p''_n, N', N''$ . Установим, что в силу условия лимитированности (2.20) это

неравенство нарушается хотя бы в одной точке. Выберем

$$p_i = \dot{p}_i = p_i'' = \frac{1}{n}.$$

Тогда получим

$$w\left(\frac{1}{n}, \dots, \frac{1}{n}, N, \Theta\right) \geq \kappa w\left(\frac{1}{n}, \dots, \frac{1}{n}, N', \Theta\right) + \\ + (1 - \kappa) w\left(\frac{1}{n}, \dots, \frac{1}{n}, N'', \Theta\right)$$

Для лимитированной популяции приспособленность  $w$  монотонно убывает с ростом  $N$ , причем хотя бы при некоторых значениях  $N$  это убывание строгое. Поэтому существуют такие  $\kappa^*$  и  $N^*$ , что

$$w\left(\frac{1}{n}, \dots, \frac{1}{n}, N', \Theta\right) > w\left(\frac{1}{n}, \dots, \frac{1}{n}, N^*, \Theta\right), \\ w\left(\frac{1}{n}, \dots, \frac{1}{n}, N'', \Theta\right) \geq w\left(\frac{1}{n}, \dots, \frac{1}{n}, N^*, \Theta\right).$$

Подставляя эти неравенства в предыдущие соотношения, приходим к противоречию

$$w\left(\frac{1}{n}, \dots, \frac{1}{n}, N^*, \Theta\right) > w\left(\frac{1}{n}, \dots, \frac{1}{n}, N^*, \Theta\right),$$

что доказывает сформулированное утверждение.

Полученный нами результат хорошо согласуется с интуитивным представлением о смысле понятия лимитирования. Действительно, недостаток хотя бы одной компоненты среды (лимитирующей компоненты) вызывает конкуренцию за обладание ею, что в свою очередь и приводит к наличию конкурентной составляющей во внутренних взаимодействиях. Совершенно аналогично можно показать, что в стимулированной популяции взаимодействия не могут быть ни конкурентными, ни консервативными. При этом типе влияния численности внутренние взаимодействия обязательно имеют ненулевую симбиотическую составляющую. Доказательство опустим, так как оно в точности повторяет предыдущие рассуждения с заменой знака всех неравенств на противоположный.

Установим теперь второе важное ограничение на внутренние взаимодействия, диктуемое типом зависимости приспособленности от численности. Покажем, что кон-

сервативные внутренние взаимодействия могут иметь место только тогда, когда популяция нейтральна. Для доказательства выберем

$$p_i' = p_i'' = p_i.$$

Из условия консервативности имеем

$$w(p_1, \dots, p_n, N, \Theta) = \kappa w(p_1, \dots, p_n, N', \Theta) + (1 - \kappa) w(p_1, \dots, p_n, N'', \Theta)$$

при всех  $p_1, \dots, p_n, N'$  и  $N''$ . Опустим далее для краткости в записи функции  $w$  аргументы  $p_1, \dots, p_n, \Theta$ , имея в виду, что все соотношения выполняются при некоторой фиксированной среде  $\Theta$  и произвольной структуре  $p_1, \dots, p_n$ . Последнее соотношение в новых обозначениях переписется так:

$$w(N) = \kappa w(N') + (1 - \kappa) w(N'').$$

Поскольку

$$\kappa = \frac{N'}{N' + N''} = \frac{N'}{N},$$

то, умножив это равенство на  $N' + N''$ , получим

$$(N' + N'') w(N' + N'') = N' w(N') + N'' w(N'').$$

Для доказательства нейтральности среды, т. е. независимости  $w$  от  $N$ , положим сначала  $N' = N''$ . Тогда получим

$$w(2N') = w(N').$$

Если принято  $2N' = N''$ , то легко видеть, что

$$w(N') = w(3N').$$

По индукции устанавливаем, что для всех натуральных  $k$  выполняется равенство

$$w(N) = w(kN).$$

Выбирая  $N$  в виде дроби  $N = m/k$ , получим, что при всех рациональных  $N$   $w(N)$  также принимает одно и то же значение. Поскольку по предположению функция  $w$  непрерывна, то предельным переходом устанавливаем, что  $w(N)$  есть постоянная при всех вещественных значениях аргумента, — а это и означает, что среда, в которой обитает популяция, нейтральна.

Таблица 2.1

Схема классификации типов взаимодействия

		Влияние численности			
		лимитирующее	нейтральное	стимулирующее	произвольное
Влияние структуры	конкурентное			X	
	консервативное	X		X	X
	симбиотическое	X			
	произвольное				

Окончательная схема классификации типов зависимости приспособленности от численности и структуры популяции представлена в таблице 2.1. Крестом помечены невозможные сочетания типов взаимодействия. Комбинации, заключенные в жирную рамку, являются базисными типами. Все остальные суть суперпозиции базисных типов. В заключение обратим внимание на некоторые существенные особенности построенных классификаций. Прежде всего, интересно, что все возможные типы внутренних взаимодействий осуществимы, только если популяция нейтральна. Любые отклонения от нейтральности ограничивают разнообразие типов внутренних взаимодействий. Нетрудно показать, что подобные же ограничения имеют место и при классификации отдельных групп популяции. При этом принадлежность каждой группы популяции к одному из указанных в таблице типов всегда влечет за собой принадлежность всей популяции к тому же типу. Далее, все построения относились только к некоторой «замороженной» среде  $\Theta$ . В изменяющейся среде  $\Theta = \Theta(t)$  популяция может менять свой тип как в отношении влияния численности, так и по внутренним взаимодействиям. Однако в каждый конкретный момент времени популяция и каждая ее группа обязательно принадлежат к одному из типов, указанных в таблице 2.1.



### § 2.4. Основная система уравнений

В настоящем параграфе мы выведем основную систему уравнений динамической теории популяций, объединяющую большинство известных математических моделей, построенных в теории популяций для анализа динамики возрастной, половой, генетической и других популяционных структур. На основе этой системы уравнений мы сможем исследовать ряд общих свойств, присущих популяционным моделям вообще, и обсудить вопросы, связанные с областью применимости частных моделей.

Будем исходить из системы (2.1), описывающей динамику популяции в переменных  $x_1, \dots, x_n$ , означающих численности групп:

$$\frac{1}{x_i} \dot{x}_i = w_i(x_1, \dots, x_n, \Theta) \quad (i = 1, \dots, n). \quad (2.28)$$

Перейдем в этой системе уравнений к новым переменным  $p_1, \dots, p_n$ ,  $N$ , характеризующим структуру и численность популяции. Для этого вычислим производные от частот  $\dot{p}_i$  и  $\dot{N}$ , используя систему уравнений (2.28):

$$\dot{p}_i = \left( \frac{x_i}{N} \right)' = \frac{1}{N} \dot{x}_i - \frac{x_i}{N^2} \dot{N}. \quad (2.29)$$

Умножая и деля первое слагаемое равенства (2.29) на  $x_i$ , учитывая при этом, что  $p_i = \frac{x_i}{N}$ , получим

$$\dot{p}_i = \left( \frac{1}{x_i} \dot{x}_i - \frac{1}{N} \dot{N} \right) p_i \quad (i = 1, \dots, n).$$

Подставляя вместо величин приспособленностей групп  $\frac{1}{x_i} \dot{x}_i$  и приспособленности популяции  $\frac{1}{N} \dot{N}$  их выражения из системы уравнений (2.28) (см. формулу для приспособленности популяции (2.19)), имеем

$$\dot{p}_i = p_i \left( w_i - \sum_{i=1}^n p_i w_i \right) \quad (i = 1, \dots, n).$$

Присоединяя к этой системе уравнение динамики численности

$$\frac{1}{N} \dot{N} = \sum_{i=1}^n p_i w_i = w,$$

получим окончательно систему из  $(n + 1)$ -го уравнения, описывающую динамику структуры и численности популяции (функции приспособленности выражены в переменных  $p_1, \dots, p_n, N$ ):

$$\left. \begin{aligned} \dot{p}_i &= p_i [w_i(p_1, \dots, p_n, N, \Theta) - \\ &\quad - w(p_1, \dots, p_n, N, \Theta)], \\ \dot{N} &= Nw(p_1, \dots, p_n, N, \Theta) \quad (i = 1, \dots, n), \end{aligned} \right\} (2.30)$$

где

$$w(p_1, \dots, p_n, N, \Theta) = \sum_{i=1}^n p_i w_i(p_1, \dots, p_n, N, \Theta).$$

Записанные в такой форме уравнения динамики биологических популяций будем называть уравнениями в частотной форме.

Для дальнейшего будет удобно ввести новое понятие функций переходов  $f_i$ , определяемых следующим образом:

$$f_i = p_i w_i(p_1, \dots, p_n, N, \Theta) \quad (i = 1, \dots, n).$$

Уравнения динамики (2.30) иногда удобно записывать не через приспособленности, а через эти функции:

$$\left. \begin{aligned} \dot{p}_i &= f_i(p_1, \dots, p_n, N, \Theta) - p_i w(p_1, \dots, p_n, N, \Theta), \\ \dot{N} &= Nw(p_1, \dots, p_n, N, \Theta) \quad (i = 1, \dots, n), \end{aligned} \right\}$$

где

(2.31)

$$w(p_1, \dots, p_n, N, \Theta) = \sum_{i=1}^n f_i(p_1, \dots, p_n, N, \Theta).$$

Заметим, что в силу сделанных выше предположений (2.2) функции  $f_i$  ограничены, т. е.

$$\lim_{p_i \rightarrow 0} f_i(p_1, \dots, p_n, N, \Theta) < \infty.$$

Смысл функций  $f_i$  становится очевидным, если мы перейдем от частот к численностям. По определению приспособленности

$$f_i = \frac{x_i}{N} \frac{\dot{x}_i}{x_i} = \frac{\dot{x}_i}{N},$$

т. е.  $f_i$  есть скорость роста  $i$ -й группы, отнесенная к численности всей популяции  $N$ . Отметим, что классификация типов взаимодействия на уровне отдельной группы (2.27) была проведена именно в терминах функций переходов  $f_i = p_i w_i$ .

Уравнения (2.30) или (2.31) будем называть основной системой уравнений динамической теории популяций. Первые  $n$  уравнений описывают динамику структуры популяции, а  $(n + 1)$ -е уравнение — динамику ее численности. Зависимость приспособленности  $w_i$  от численности  $N$  отражает влияние общей численности популяции на динамику ее структуры. Зависимость приспособленности популяции  $w$  от частот  $p_1, \dots, p_n$  означает, что структура популяции влияет на динамику ее численности. Обратим внимание на весьма общий характер системы уравнений (2.30). Действительно, при ее выводе мы использовали только ряд общих предположений, перечисленный в § 2.1. Нигде не было указано, каким образом произведено разбиение популяции на группы. Именно поэтому система уравнений (2.30) является обобщением всех частных моделей динамической теории популяций. Но, как хорошо известно, чем выше степень общности предположений, положенных в основу теории, тем беднее эта теория конкретными результатами. Поэтому для получения содержательных результатов, допускающих ясную биологическую интерпретацию, необходимо конкретизировать вид функций приспособленности  $w_i$ . Это мы сделаем немного позже. Здесь же рассмотрим некоторые общие свойства системы уравнений (2.30), касающиеся целого ряда частных моделей.

Прежде всего получим оценку для приспособленности популяции. Из определения приспособленности следует очевидное неравенство

$$\min_i w_i \leq w \leq \max_i w_i.$$

Его можно записать еще и так:

$$\min_i \frac{\dot{x}_i}{x_i} \leq \frac{\dot{N}}{N} \leq \max_i \frac{\dot{x}_i}{x_i}.$$

Несколько более содержательное неравенство этого типа можно получить для консервативной популяции. Действительно, приспособленность консервативной популяции не зависит от  $N$ , а определение консервативности дает нам тождество

$$w(p_1, \dots, p_n, \Theta) = \kappa w(p'_1, \dots, p_n, \Theta) + (1 - \kappa) w(p''_1, \dots, p''_n, \Theta),$$

выполненное при всех  $p'_1, \dots, p'_n, p''_1, \dots, p''_n$ . Это есть не что иное, как требование линейности функции  $w(p_1, \dots, p_n, \Theta)$ .

Таким образом, приспособленность консервативной популяции имеет вид

$$w = \sum_{i=1}^n p_i a_i(\Theta), \quad (2.32)$$

где коэффициенты  $a_i(\Theta)$  имеют ясный биологический смысл. Если положить все частоты, кроме одной  $p_j$ , равными нулю, то  $w = a_j(\Theta)$ , т. е.  $a_j(\Theta)$  — приспособленность  $j$ -й группы популяции в отсутствие всех остальных групп. Из (2.32) имеем

$$\min_i a_i(\Theta) \leq w \leq \max_i a_i(\Theta). \quad (2.33)$$

Таким образом, для консервативной популяции приспособленности изолированных групп  $a_i$  дают возможность получить не зависящую от структуры популяции оценку для  $w$ .

Из вида уравнений нетрудно заключить, что для популяции, состоящей из нейтральных групп, уравнения динамики структуры отделяются от уравнений динамики численности популяции, т. е. правые части уравнений для частот зависят только от частот  $p_1, \dots, p_n$ . Действительно, приспособленности  $w_i$ , а значит, и приспособленность  $w$  в случае нейтральных групп не зависят от численности. Таким образом, исследуя динамику нейтральной популяции, можно пользоваться только системой

уравнений для структуры

$$\dot{p}_i = p_i (w_i - w) \quad (i = 1, \dots, n).$$

Динамика же численности определяется после подстановки переменных  $p_1(t), \dots, p_n(t)$  в последнее уравнение. Требование независимости  $w_i$  от  $N$  не является, однако, необходимым для отделимости уравнений, описывающих динамику структуры. Для того чтобы получить необходимые и достаточные условия независимости правых частей уравнений динамики структуры от численности, продифференцируем их по  $N$  и приравняем производные нулю. Получим

$$\frac{\partial w_i}{\partial N} - \frac{\partial w}{\partial N} = 0 \quad (i = 1, \dots, n).$$

Поскольку

$$\frac{\partial w}{\partial N} = \sum_{i=1}^n p_i \frac{\partial w_i}{\partial N},$$

то для отделимости уравнений структуры необходимо и достаточно, чтобы при всех  $p_1, \dots, p_n$ , т. е. при любой структуре популяции, интенсивность действия факторов, зависящих от численности на каждую группу, была одинаковой, т. е.

$$\frac{\partial w_1}{\partial N} = \frac{\partial w_2}{\partial N} = \dots = \frac{\partial w_n}{\partial N}. \quad (2.34)$$

И, наконец, коснемся вопроса о структуре положений равновесия. Вопрос о существовании и устойчивости равновесных состояний является одним из важнейших в теории популяций. Эти состояния характерны для большинства природных и лабораторных популяций. Исследованию равновесных состояний посвящена значительная часть настоящей книги. Разумеется, говорить о положениях равновесия имеет смысл только в предположении стационарности среды обитания популяции, т. е. в случае, если  $\Theta = \text{const}$ .

Приравнивая нулю правые части системы (2.30), имеем

$$\begin{aligned} p_i (w_i - w) &= 0 \quad (i = 1, \dots, n), \\ Nw &= 0. \end{aligned}$$

Нас интересуют равновесия с ненулевым значением численности,  $N \neq 0$ . При этом из (2.30) имеем

$$w_i p_i = 0 \quad (i = 1, \dots, n),$$

т. е. в равновесной популяции все присутствующие группы ( $p_i \neq 0$ ) имеют нулевую приспособленность ( $w_i = 0$ ).

В некоторых задачах интересуются только равновесием структуры популяции  $p_i = \text{const}$ , не требуя постоянства ее численности. Для определения равновесной структуры популяции (если она существует) имеем систему уравнений

$$p_i (w_i - w) = 0.$$

Если структура популяции находится в равновесии, то для всех присутствующих в ней групп ( $p_i \neq 0$ ) получаем, что приспособленности  $w_i$  должны быть равны средней приспособленности популяции и, следовательно, друг другу.

В каком же случае может иметь место равновесная структура популяции  $p_i = \hat{p}_i = \text{const}$  при переменной численности  $N = N(t) = \text{var } *$ ? Очевидно, что для этого необходимо и достаточно, чтобы изменение численности одинаково влияло на приспособленности групп, т. е. имело место равенство

$$\frac{\partial w_1(\hat{p}_1, \dots, \hat{p}_n, N, \Theta)}{\partial N} = \dots = \frac{\partial w_n(\hat{p}_1, \dots, \hat{p}_n, N, \Theta)}{\partial N}.$$

Последнее заведомо выполнено, если имеет место условие (2.34). Поэтому равное влияние численности на приспособленность каждой группы популяции является достаточным условием существования равновесной структуры популяции при переменной численности.

В заключение настоящего параграфа рассмотрим некоторое обобщение модели, исследованной ранее. В уравнениях (2.30) в качестве переменных были выбраны частоты групп в популяции. В ряде случаев наряду с переменными  $p_i$ , которые можно назвать абсолютными частотами, удобно ввести другие переменные — относительные

\*) Режим, соответствующий  $N(t) = \text{var}$  при  $p(t) = \hat{p} = \text{const}$ , в эконоике называют «режимом сбалансированного роста».

частоты групп внутри некоторых выделенных в популяции классов. В классы, например, объединяются особи одного пола или особи, населяющие некоторую экологическую нишу, а группы состоят из особей, принадлежащих одному классу и имеющих одинаковый генотип. Возможны, разумеется, и другие разбиения популяции на классы и группы. В зависимости от конкретной задачи имеет смысл выражать результаты в терминах тех или иных относительных частот.

Рассмотрим популяцию, разделенную на классы. Пусть  $\rho$  — число классов, а  $n_\nu$  — число групп в  $\nu$ -м классе,  $N_i^\nu$  — число особей в  $i$ -й группе  $\nu$ -го класса.

Тогда:  $p_i^\nu = \frac{N_i^\nu}{N}$  — абсолютная частота  $(i, \nu)$ -й группы во всей популяции;  $q_i^\nu = \frac{N_i^\nu}{N^\nu}$  — относительная частота  $i$ -й группы в  $\nu$ -м классе, причем

$$N^\nu = \sum_{i=1}^{n_\nu} x_i^\nu, \quad N = \sum_{\nu=1}^{\rho} N^\nu.$$

Эти переменные обладают очевидными свойствами:

$$\sum_{\nu=1}^{\rho} \sum_{i=1}^{n_\nu} p_i^\nu = 1, \quad p_i^\nu \geq 0;$$

$$\sum_{i=1}^{n_\nu} q_i^\nu = 1, \quad q_i^\nu \geq 0; \quad q_i^\nu = \frac{p_i^\nu}{\sum_{i=1}^{n_\nu} p_i^\nu}.$$

Ранее все уравнения динамики численности и структуры популяции были записаны нами в терминах абсолютных частот  $p_i^\nu$ . Именно от этих переменных зависели функции приспособленности  $w_i$ , функции переходов  $f_i$  и, следовательно, средняя приспособленность  $w$ . Могут, однако, представиться ситуации, когда эти функции таковы, что их можно выразить через относительные частоты  $q_i^\nu$ . Забегая вперед, скажем, что это имеет место, например, в модели динамики генетической структуры популяции с

учетом разделения по полу. В таких случаях будем говорить, что система уравнений динамики есть система с разделяющимися классами. В противном случае будем называть уравнения динамики системой с неразделяющимися классами. Выпишем уравнения динамики популяций с разделяющимися классами:

$$\left. \begin{aligned} \dot{q}_i^v &= q_i^v (w_i^v - w^v) \quad (i = 1, \dots, n_v), \\ w^v &= \sum_{i=1}^{n_v} q_i^v w_i^v, \quad (v = 1, \dots, \rho), \\ \dot{N}^v &= N^v w^v. \end{aligned} \right\}$$

Заметим, что в данном случае естественным образом введены функции приспособленности классов популяции  $w^v$  ( $q_1^1, \dots, q_{n_1}^1, q_1^2, \dots, q_{n_\rho}^\rho$ ), причем для переменных модели имеется  $\rho$  интегралов:

$$\sum_{i=1}^{n_v} q_i^v = 1 \quad (v = 1, 2, \dots, \rho).$$

При исследовании ряда моделей выделение классов имеет принципиальное значение, поскольку часто именно относительные, а не абсолютные частоты  $q_i^v$  имеют наглядный биологический смысл.

## § 2.5. Вид функций приспособленности

Все условия, которые были наложены на поведение функций  $w_i$ , до сих пор носили лишь качественный характер. Для построения содержательной теории этих предположений недостаточно. Необходимо выбрать более конкретный вид функций приспособленности  $w_i$ , позволяющий высказывать разного рода суждения в терминах параметров, характеризующих интенсивности тех или иных взаимодействий.

При описании с помощью уравнений теории популяций конкретных биологических явлений мы прежде всего сталкиваемся с вопросом определения функций приспособленности  $w_i$ , соответствующих описываемой ситуации. Определение вида функций нескольких переменных по



ограниченному экспериментальному материалу — вещь принципиально невозможная. Обычным подходом в этом случае является выбор того или иного явного вида функций с конечным числом неизвестных параметров и определение на основе опытных данных именно этих параметров. Качество модели при таком подходе зависит от того, насколько удачно выбран явный вид неизвестной функции. Простейшим подходом является выбор неизвестных функций в виде линейных функций. Коэффициенты линейного приближения и являются теми параметрами, которые характеризуют взаимные влияния компонент изучаемой системы друг на друга. Однако для построения теории популяций такой подход принципиально неприемлем. Линейное приближение справедливо только в окрестности некоторого состояния, а интересные с биологической точки зрения процессы, протекающие в популяциях, требуют построения теории «в целом». Если же принять линейный вид функций «в целом», то мы тем самым сумеем описать только нейтральные консервативные популяции. Желательно выбрать такой вид функций  $w_i$ , чтобы при варьировании параметров можно было получить все возможные типы популяций в соответствии с построенной классификацией. Фактически приходится столкнуться с двумя противоречивыми требованиями. С одной стороны, необходимо, чтобы теория была достаточно полной, охватывающей по крайней мере все типы построенной классификации. С другой стороны, желательно иметь достаточно простой вид функций  $w_i$ , удобный для математического исследования. Попытаемся разрешить это противоречие следующим образом. Выберем функции  $w_i$  в максимально простом виде, но так, чтобы удовлетворить условию полноты, т. е. так, чтобы при варьировании параметров этими функциями можно было бы описать популяцию, принадлежащую любому классу построенной классификации. Разумеется, такой выбор не лишен некоторой субъективности, так как понятие «наиболее простого» вида функции трудно формализовать. Этот выбор в конечном счете может быть оправдан только дальнейшими результатами теории и их сравнением с экспериментом или с твердо установленными общепризнанными представлениями. Этот выбор должен быть также согласован с известными моделями

Таблица 2.2

## Укороченная схема классификации

		Влияние численности		
		лимитирующее	нейтральное	произвольное
Влияние структуры	конкуреннтное			
	консервативное	X		X
	симбиотическое	X		
	произвольное			

теории популяций, разработанными для описания отдельных популяционных процессов в том смысле, что все они должны входить в общую систему уравнений в качестве частных случаев.

По причинам, указанным в § 1.2, мы, так же как и при построении модели динамики численности популяции, исключим из рассмотрения случай стимулирования и при выборе явного вида функций будем опираться на укороченную таблицу типов взаимодействий (табл. 2.2), включающую только нейтральную и лимитирующую составляющие.

В соответствии с классификацией типов взаимодействия групп популяции необходимо, чтобы вид функций приспособленности  $w_i$  позволил отразить свойства выпуклости — вогнутости функций  $f_i = p_i w_i$  ( $p_1, \dots, p_n, N, \Theta$ ) по частотам и свойство монотонного убывания по численности  $N$ . Первое свойство проще всего моделируется квадратичными формами частот, а второе свойство — линейными функциями численности. Поэтому примем функции  $f_i$  в виде

$$f_i = p_i w_i = (p, W^i p) - N(p, \Gamma^i p), \quad (2.35)$$

где  $W^i$  — матрица параметров, характеризующих внутри-популяционные взаимодействия, относящиеся к  $i$ -й груп-

пе популяции,  $\Gamma^i$  — матрица параметров, характеризующая зависимость приспособленности  $i$ -й группы популяции, имеющей структуру  $p$ , от численности  $N$ , а  $(p, W^i p)$  и  $(p, \Gamma^i p)$  — соответствующие квадратичные формы.

Если  $i$ -я группа популяции нейтральна, то  $\Gamma^i = 0$ , если эта группа лимитированна, то  $\Gamma^i \geq 0$ , причем хотя бы один из элементов матрицы  $\Gamma^i$  положителен. Для нейтральной группы свойства выпуклости — вогнутости функции  $f_i = p_i w_i$  соответствуют различным типам взаимодействия  $i$ -й группы популяции с остальными. Если  $i$ -я группа популяции является конкурентной, то квадратичная форма  $(p, W^i p)$  выпукла, если эта группа является симбиотической, то квадратичная форма  $(p, W^i p)$  вогнута. Наконец, если  $i$ -я группа популяции консервативна, то квадратичная форма  $(p, W^i p)$  в силу условия нормировки совпадает с линейной \*). Разумеется, все параметры как внутренних, так и внешних взаимодействий зависят от состояния окружающей среды  $\Theta$ :

$$W^i = \| W_{kj}^i \| = W^i(\Theta), \quad \Gamma^i = \| \Gamma_{kj}^i \| = \Gamma^i(\Theta).$$

Остановимся кратко на условиях выпуклости квадратичной формы на симплексе. Прежде всего выясним, в каком случае квадратичная форма равна линейной. Для этого выпишем тождество

$$\sum_{i,j=1}^n \alpha_{ij} p_i p_j = \left( \sum_{i=1}^n \alpha_i p_i \right) \left( \sum_{j=1}^n p_j \right). \quad (2.36)$$

Приравняв коэффициенты в левой и правой частях, получим

$$\alpha_{ii} = \alpha_i \quad (i = 1, \dots, n),$$

$$\alpha_{ij} + \alpha_{ji} = \alpha_i + \alpha_j \quad (i, j = 1, \dots, n).$$

В силу симметрии матрицы  $\alpha_{ij}$  имеем

$$\alpha_{ij} = \frac{1}{2} (\alpha_{ii} + \alpha_{jj}) \quad (i, j = 1, \dots, n). \quad (2.37)$$

Это условие, очевидно, является необходимым и достаточным условием совпадения квадратичной и некоторой линейной формы на симплексе. Рассматривая квадратичную форму на гранях первой размерности, т. е. положив все  $p_k$ , кроме двух —  $p_i$  и  $p_j$ ,

\*) Заметим, что равенство квадратичной формы частот линейной форме может иметь место в силу условия нормировки  $\sum_{i=1}^n p_i = 1$ .

равными нулю, получим простое необходимое условие вогнутости  $\alpha_{ij} \geq 1/2(\alpha_{ii} + \alpha_{jj})$  и необходимое условие выпуклости  $\alpha_{ij} \leq 1/2(\alpha_{ii} + \alpha_{jj})$ .

Более подробно эти вопросы будут рассмотрены в главе 7 в связи с проблемой устойчивости равновесных состояний для нейтральных популяций.

Элементы матрицы  $\Gamma^i$  характеризуют вклады и взаимодействие групп при формировании лимитирующего фактора среды для  $i$ -й группы. В пределах развиваемой ниже теории применительно к динамике структуры одной популяции будет достаточно принять матрицу  $\Gamma^i$  в виде

$$\Gamma^i = \frac{1}{2} \begin{vmatrix} 0 & \dots & \gamma_i & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \gamma_i & \dots & 2\gamma_i & \dots & \gamma_i \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & \dots & \gamma_i & \dots & 0 \end{vmatrix} \quad (i = 1, \dots, n),$$

где от нуля отличны только элементы  $i$ -й строки и  $i$ -го столбца, которые равны между собой. При этом функции переходов  $f_i$  примут вид

$$f_i = (p, W^i p) - \gamma_i p_i N \quad (i = 1, \dots, n). \quad (2.38)$$

Рассмотрение матриц более сложной структуры имеет большое значение в теории биологических сообществ, состоящих из нескольких популяций. В рамках динамической теории популяций мы ограничимся представлением (2.38). Ясно, что уравнения (2.38) позволят путем вариации параметров построить функции, описывающие популяцию из любого требуемого класса. Средняя приспособленность  $w$  с учетом (2.38) примет вид

$$w(p) = (p, Wp) - (p, \gamma) N, \quad (2.39)$$

где  $W = \sum_{i=1}^n W^i$ , а  $\gamma$  — вектор коэффициентов лимитирования,  $\gamma = \{\gamma_1, \dots, \gamma_n\}$ . Первое слагаемое связано с внутренними взаимодействиями, а второе — с влиянием численности на приспособленность.

Предложенный вид функций приспособленности обладает упомянутым выше недостатком — понятие «про-

стейшего» в большой степени субъективно. В то же время интересно было бы, исходя из биологического смысла явления, указать на точные постулаты, которые приводят с необходимостью к выбору этих функций именно в таком виде. Укажем на одну из возможностей введения таких постулатов.

### Г и п о т е з а п а р н ы х в з а и м о д е й с т в и й

Как уже отмечалось, развитие популяции представляет собой баланс двух протекающих в ней процессов — размножения особей и их гибели. При этом во многих случаях элементарные акты, определяющие интенсивность этих процессов, связаны с парным взаимодействием особей (точнее, не более чем с парным). Это касается процесса размножения диплоидных особей, процессов конкуренции за пищу, взаимодействия типа «хищник — жертва». Вообще говоря, в биологических популяциях существуют взаимодействия и более высокого ранга — тройные, четверные и т. д., но их мы рассматривать не будем. Объединим мысленно две популяции с численностями  $N'$  и  $N''$  и структурами соответственно  $p'_1, \dots, p'_n$  и  $p''_1, \dots, p''_n$  в одну популяцию. Численности при этом суммируются ( $N = N' + N''$ ), а структура преобразуется по формуле

$$p_i = \kappa p'_i + (1 - \kappa) p''_i,$$

где  $\kappa = \frac{N'}{N' + N''}$  — доля особей первой популяции. Ограничимся для простоты случаем нейтральной популяции и постулируем, что величина приспособленности образуется в результате парных взаимодействий особей. Предположив свободное образование пар, получим, что процент пар, образованных особями первой популяции в составе суммарной будет  $\kappa^2$ , процент пар, образованных особями второй популяции —  $(1 - \kappa)^2$ , а процент пар, в которые войдут особи из различных популяций —  $2\kappa(1 - \kappa)$ . (Очевидно,  $\kappa^2 + 2\kappa(1 - \kappa) + (1 - \kappa)^2 = 1$ .) Постулируем теперь связь между приспособленностью всей популяции и приспособленностями частичных популяций в виде тождества

$$\begin{aligned} w(\kappa p'_1 + (1 - \kappa) p''_1, \dots, \kappa p'_n + (1 - \kappa) p''_n) = \\ = \kappa^2 w(p'_1, \dots, p'_n) + (1 - \kappa)^2 w(p''_1, \dots, p''_n) + \\ + 2\kappa(1 - \kappa) \varphi(p'_1, \dots, p'_n, p''_1, \dots, p''_n), \end{aligned}$$

где  $\varphi$  — некоторая функция, характеризующая взаимодействие между первой и второй популяциями. Иначе говоря, мы предполагаем, что приспособленность объединенной популяции есть средневзвешенная приспособленность частичных популяций плюс слагаемое, описывающее взаимодействие между этими популяциями. Пусть функция  $w$  дважды непрерывно дифференцируема на симплексе переменных  $p_1, \dots, p_n$ .

Продифференцировав тождество по  $p'_i$  и  $p'_j$ , получим

$$\kappa^2 \frac{\partial^2 w}{\partial p'_i \partial p'_j} \Big|_{\kappa p' + (1-\kappa)p''} = \kappa^2 \frac{\partial^2 w}{\partial p'_i \partial p'_j} + 2\kappa(1-\kappa) \frac{\partial^2 \varphi}{\partial p'_i \partial p'_j},$$

или

$$\frac{\partial^2 w}{\partial p'_i \partial p'_j} \Big|_{\kappa p' + (1-\kappa)p''} - \frac{\partial^2 w}{\partial p'_i \partial p'_j} = \frac{2(1-\kappa)}{\kappa} \frac{\partial^2 \varphi}{\partial p'_i \partial p'_j}.$$

Из непрерывности вторых производных следует ограниченность слагаемых в левой части равенства. Так как первый множитель правой части равенства при  $\kappa \rightarrow 0$  неограниченно возрастает, то, следовательно, должно выполняться соотношение

$$\frac{\partial^2 \varphi}{\partial p'_i \partial p'_j} = 0.$$

В результате предельного перехода при  $\kappa \rightarrow 0$  получим

$$\frac{\partial^2 w}{\partial p''_i \partial p''_j} = \frac{\partial^2 w}{\partial p'_i \partial p'_j}.$$

В виду того, что в левой и правой частях полученного тождества стоят функции независимых переменных, можно записать:

$$\frac{\partial^2 w}{\partial p_i \partial p_j} = \tilde{w}_{ij} = \text{const},$$

т. е.

$$w = a_0 + \sum_{i=1}^n a_i p_i + \sum_{i,j=1}^n \tilde{w}_{ij} p_i p_j.$$

Поскольку  $\sum_{i=1}^n p_i = 1$ , то свободный и линейный члены мож-

но, домножив соответственно на  $\left(\sum_{i=1}^n p_i\right)^2$  и  $\sum_{i=1}^n p_i$ , также привести к квадратичному виду. Итак, не уменьшая общности, можно считать, что

$$w = \sum_{i,j=1}^n w_{ij} p_i p_j.$$

Все рассуждения касались только случая нейтральной среды. Несколько усложнив исходный мысленный эксперимент с учетом влияния изменения общей численности популяции на приспособленность, можно обобщить исходный постулат таким образом, что вид приспособленности как функции частот не изменится, а параметры станут функциями общей численности популяции, т. е.  $w = w(p, W(N), p)$ .

#### Гипотеза Вольтерра [4]

Вернемся к рассмотрению зависимости приспособленности популяций от ее численности. Обозначим изменение приспособленности с увеличением численности  $N$  (в  $c$  раз) через  $\Psi(c, p, N)$ , т. е.

$$w(p, cN) - w(p, N) = \Psi(c, p, N).$$

Гипотезу Вольтерра можно представить в виде

$$\Psi(c, p, N) = (c - 1) \kappa(p, N),$$

где  $\kappa$  — функция, характеризующая интенсивность лимитирования. Гипотеза устанавливает однородную первой степени зависимость приспособленности от численности.

Дифференцируя дважды последнее тождество по  $c$ , получим

$$\frac{d^2 \Psi(c, p, N)}{dc^2} = N^2 \frac{\partial^2 w(p, N)}{\partial N^2} \Big|_{cN} = 0.$$

Положив  $c = 1$ , имеем  $\frac{\partial^2 w}{\partial N^2} = 0$ , т. е. приспособленность является линейной функцией численности:

$$w = \varepsilon(p) + N\gamma(p),$$

где  $\varepsilon(p)$  — мальтузианский параметр популяции,  $\gamma(p)$  — параметр лимитирования. Оба они, конечно, зависят от структуры популяции. Сопоставляя результат, полученный на основе гипотезы парных взаимодействий с последним представлением, замечаем, что функция  $w$  окончательно имеет вид

$$w(p, N) = (p, Wp) - N(p, \Gamma p).$$

Если элементы матрицы  $\Gamma$  построчно равны, мы приходим к выражению вида (2.39), т. е. к тому виду функции приспособленности, который ранее был получен из других соображений:

$$w(p, N) = (p, Wp) - (p, \gamma) N.$$

Аналогичным образом можно получить выражения для функций  $w_i$ , представив их в виде (2.38).

Данный постулат назван нами гипотезой Вольтерра потому, что он обобщает обычные предположения вольтерровской схемы построения популяционных моделей, в соответствии с которой приспособленности принимались линейными функциями численности.

Итак, окончательно, основная система уравнений динамической теории популяций имеет вид

$$\left. \begin{aligned} \dot{p}_i &= (p, W^i p) - \gamma_i p_i N - p_i [(p, Wp) - (\gamma, p) N], \\ \dot{N} &= N [(p, Wp) - (\gamma, p) N] \quad (i = 1, \dots, n). \end{aligned} \right\} (2.40)$$

Отметим некоторые общие свойства системы уравнений (2.40). Исходя из условия неотрицательности численностей групп, составляющих популяцию, в § 2.1 были сформулированы свойства функций  $v_i(x_1, \dots, x_n, \Theta)$ . Их нетрудно переформулировать и в виде свойств функций приспособленности  $w_i$ . При параметризации (2.38) они принимают особенно простой вид. Именно условие невыхода траекторий системы из симплекса примет вид

$$p_i w_i(p) \geq 0 \quad \text{при} \quad p_i = 0 \quad (i = 1, \dots, n), \quad (2.41)$$

или с учетом (2.38)

$$\sum_{k, j \neq i}^n w_{jk}^i p_j p_k \geq 0 \quad (i = 1, \dots, n).$$

Другими словами,  $(i, i)$ -я главная подматрица матрицы  $W^i$



(вычеркивается  $i$ -е строка и столбец) должна быть неотрицательно определенной матрицей  $(n - 1)$ -го порядка.

В случае, если справедливо более сильное требование невосстановимости  $i$ -й группы, имеем

$$\sum_{k, j \neq i}^n w_{jk}^i p_j p_k \equiv 0 \quad (i = 1, \dots, n)$$

при всех  $p_1, \dots, p_{i-1}, p_{i+1}, \dots, p_n$ . Из этого тождества сразу же следует, что квадратичная форма  $(p, W^i p)$  имеет следующий вид:

$$(p, W^i p) = p_i \sum_{j=1}^n w_{ij}^i p_j \quad (i = 1, \dots, n).$$

Другими словами, в матрице  $W^i$  отлична от нуля только  $i$ -я строка и  $i$ -й столбец:

$$W^1 = \frac{1}{2} \begin{vmatrix} w_{11}^1 & w_{12}^1 & \dots & w_{1n}^1 \\ w_{21}^1 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ w_{n1}^1 & 0 & \dots & 0 \end{vmatrix}, \quad W^2 = \frac{1}{2} \begin{vmatrix} 0 & w_{12}^2 & \dots & 0 \\ w_{21}^2 & w_{22}^2 & \dots & w_{2n}^2 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & w_{n2}^2 & \dots & 0 \end{vmatrix}, \dots$$

Основная система уравнений в этом случае существенно упрощается:

$$\left. \begin{aligned} \dot{p}_i &= p_i \left[ \sum_{j=1}^n w_{ij} p_j - (p, W p) \right] - p_i N [\gamma_i - (\gamma, p)], \\ \dot{N} &= N [(p, W p) - (\gamma, p) N] \quad (i = 1, \dots, n). \end{aligned} \right\} \quad (2.42)$$

Важно отметить, что основная система уравнений даже в такой упрощенной параметризованной форме, как (2.40) и (2.42), является обобщением всех частных популяционных моделей, включая модели динамики численности, популяции, динамики ее возрастного и полового состава, динамики генетической структуры и т. д. Это является подтверждением удачности выбора функций приспособленности  $w_i$  в виде (2.38). Отметим, что система (2.42) отвечает популяции, не восстанавливающей все свои группы, а система (2.40) описывает поведение, вообще говоря, восстанавливающей популяции.

В следующей главе, посвященной исследованию динамики возрастной и половой структуры популяции, нам потребуются уравнения консервативной популяции \*). Поэтому остановимся на этом частном случае общей системы уравнений (2.40) особо. Пусть каждая группа популяции консервативна. Тогда в силу определения консервативности произведение  $p_i w_i$  есть линейная функция частот, т. е.

$$w_i(p) = \frac{1}{p_i} \sum_{j=1}^n a_{ij} p_j \quad (i = 1, \dots, n).$$

Приспособленность популяции  $w$  соответственно имеет вид

$$w = \sum_{i,j=1}^n a_{ij} p_j.$$

Для основной системы уравнений в этом случае получим

$$\left. \begin{aligned} \dot{p}_i &= \sum_{j=1}^n a_{ij} p_j - p_i \sum_{i,j=1}^n a_{ij} p_j, \\ \dot{N} &= N \sum_{i,j=1}^n a_{ij} p_j. \end{aligned} \right\} \quad (2.43)$$

Таким образом, популяция, состоящая из консервативных групп, характеризуется матрицей параметров  $A = \|a_{ij}\|_{n \times n}$ . Из полученного выше свойства невыхода траекторий из симплекса легко получить важное свойство элементов матрицы  $A$ . Именно, при всех  $p_1, \dots, p_{i-1}, p_{i+1}, \dots, p_n$  должны выполняться неравенства

$$\sum_{j \neq i}^n a_{ij} p_j \geq 0 \quad (i = 1, \dots, n).$$

Эти неравенства, очевидно, имеют место только в том слу-

\*) Как было показано ранее, консервативность может иметь место, только если среда нейтральна. Следовательно, для характеристики нейтральной консервативной популяции или группы достаточно одно слово — «консервативная».

чае, когда все недиагональные элементы матрицы  $A$  неотрицательны, т. е.

$$a_{ij} \geq 0 \text{ при } i \neq j. \quad (2.44)$$

Если перейти теперь к старым переменным  $x_i$  — численностям групп, составляющих популяцию, то приспособленности  $w_i$  примут вид

$$w_i = \frac{1}{x_i} \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \quad (i = 1, \dots, n).$$

Учитывая при этом соотношение  $w_i = \frac{1}{x_i} \dot{x}_i$ , получим, что численности групп  $x_i$  удовлетворяют линейной системе дифференциальных уравнений\*)

$$\dot{x}_i = \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \quad (i = 1, \dots, n). \quad (2.45)$$

Поэтому исследование динамики популяции, состоящей из консервативных групп, удобнее проводить в «старых» переменных  $x_1, \dots, x_n$ . Учет влияния лимитирующих факторов приводит уже к нелинейным уравнениям, которые можно исследовать как относительно переменных  $x_i$ , так и переменных  $p_1, \dots, p_n, N$ , характеризующих структуру и численность популяции. Однако во всех случаях удобно формулировать результаты в терминах структуры и численности популяции, так как при этом они приобретают особенно наглядный биологический смысл.

## § 2.6. Дискретная модель динамики популяции

В этом параграфе мы рассмотрим другой способ описания динамики структуры и численности популяций, связанный с введением дискретного времени. Дело в том, что в целом ряде задач использование дискретного времени по сравнению с непрерывным более удобно. В задачах же

---

\*) Разумеется, справедливо и обратное утверждение: популяция, динамика которой описывается уравнениями (2.45), состоит из консервативных групп. Доказательство производится в обратном порядке.

популяционной генетики измерение времени «в поколениях» и дискретный характер динамики популяции имеют принципиальный характер.

Будем исходить из дискретной динамической системы для численностей групп  $x_1, \dots, x_n$ :

$$x_i(k+1) = x_i(k) g_i(x_1(k), \dots, x_n(k), \Theta(k)), \quad (2.46)$$

где  $g_i$  — величины, имеющие смысл приспособленностей  $i$ -й группы популяции — показатели геометрической прогрессии,  $\frac{x_i(k+1)}{x_i(k)} = g_i$ . Не изменяя терминологии, будем называть функции  $g_i$ , так же как и  $w_i$ , функциями приспособленности. По смыслу величины  $g_i$  неотрицательны. Переходя к переменным  $p_i$  ( $i = 1, 2, \dots, n$ ) и  $N$ , получим систему уравнений динамики популяции в частотной форме:

$$\left. \begin{aligned} p_i(k+1) &= p_i(k) \frac{g_i(p(k), N(k), \Theta(k))}{g(p(k), N(k), \Theta(k))}, \\ N(k+1) &= N(k) g(p(k), N(k), \Theta(k)). \end{aligned} \right\} \quad (2.47)$$

Здесь через  $p$  обозначен вектор частот  $p_1, \dots, p_n$ , а  $g$  есть приспособленность популяции:

$$g(p, N, \Theta) = \sum_{i=1}^n p_i g_i(p, N, \Theta).$$

Так же, как и в непрерывном случае, можно ввести функции переходов  $f_i \equiv p_i g_i$ . В силу определения нетрудно видеть, что  $f_i$  есть не что иное, как отношение численности  $i$ -й группы популяции в  $(k+1)$ -й момент к общей численности популяции в  $k$ -й момент времени

$$f_i = \frac{x_i(k+1)}{N(k)}.$$

Относительно функций переходов  $f_i$  уравнения динамики (2.47) запишутся в виде

$$\left. \begin{aligned} p_i(k+1) &= \frac{f_i(p(k), N(k), \Theta(k))}{g(p(k), N(k), \Theta(k))} \quad (i = 1, \dots, n), \\ N(k+1) &= N(k) g(p(k), N(k), \Theta(k)), \end{aligned} \right\} \quad (2.48)$$

где

$$g(p, N, \Theta) = \sum_{i=1}^n f_i(p, N, \Theta).$$

Для дискретной модели остается в силе построенная в § 2.2 классификация типов взаимодействия. Популяция называется лимитированной, нейтральной или стимулированной, если при всех  $p$  и  $N$  выполнено соответственно

$$\frac{\partial g}{\partial N} \leq 0, \quad \frac{\partial g}{\partial N} \equiv 0, \quad \frac{\partial g}{\partial N} \geq 0. \quad (2.49)$$

Внутренние взаимодействия являются конкурентными, консервативными или симбиотическими, если при всех  $p'$ ,  $p''$ ,  $N$  и  $N''$  выполнено соответственно

$$\left. \begin{aligned} g(\kappa p' + (1 - \kappa)p'', N, \Theta) &\leq \kappa g(p', N', \Theta) + \\ &+ (1 - \kappa)g(p'', N'', \Theta), \\ g(\kappa p' + (1 - \kappa)p'', N, \Theta) &= \kappa g(p', N', \Theta) + \\ &+ (1 - \kappa)g(p'', N'', \Theta), \\ g(\kappa p' + (1 - \kappa)p'', N, \Theta) &\geq \kappa g(p', N', \Theta) + \\ &+ (1 - \kappa)g(p'', N'', \Theta). \end{aligned} \right\} (2.50)$$

Аналогичным образом эти понятия переносятся и на любую выделенную группу. При этом используются те же условия классификации применительно к функции переходов отдельной группы  $f_i$ .

Примем по аналогии с непрерывным случаем гипотезу парных взаимодействий. Тогда функции переходов  $f_i$  будут иметь вид квадратичных форм частот с параметрами, зависящими от численности:

$$\left. \begin{aligned} f_i = p_i g_i(p, N, \Theta) &= \sum_{j, k=1}^n g_{jk}^i(N, \Theta) p_j p_k \quad (i=1, \dots, n), \\ g(p, N, \Theta) &= \sum_{i=1}^n f_i(p, N, \Theta) = \sum_{i=1}^n \sum_{j, k=1}^n g_{jk}^i(N, \Theta) p_j p_k, \end{aligned} \right\} (2.51)$$

где  $g_{jk}^i$  — коэффициенты, зависящие от численности популяции. Вид функциональной зависимости параметров модели от размера популяции здесь следует выбрать, имея в виду условие неотрицательности функций  $f_i$ . Поэтому

естественно принять

$$g_{jk}^i(N) = \bar{g}_{jk}^i e^{-\gamma_i N} \quad (i, j, k = 1, \dots, n), \quad (2.52)$$

где  $\gamma_i$  — коэффициенты лимитирования.

При  $\gamma_1 = \dots = \gamma_n = 0$  получаем случай нейтральной среды, при  $\gamma_i > 0$  — случай лимитирующей среды. Конечно, все параметры принятого нами явного вида функций приспособленности зависят от состояния среды:

$$\bar{g}_{jk}^i = \bar{g}_{jk}^i(\Theta), \quad \gamma_i = \gamma_i(\Theta).$$

Для популяции, не восстанавливающей группы, имеем, так же как и в непрерывном случае, представление

$$f_i(p, N, \Theta) = p_i \sum_{j=1}^n g_{ij}(N, \Theta) p_j \quad (i = 1, \dots, n),$$

где  $g_{ij}$  — коэффициенты, зависящие от численности, т. е. приспособленность  $g_i$  есть линейная форма частот:

$$g_i(p, N, \Theta) = \sum_{j=1}^n g_{ij}(N, \Theta) p_j. \quad (2.53)$$

Обсудим теперь вопрос о взаимосвязи дискретной и непрерывной моделей. Для этого вычислим приращения частот и численности за один шаг

$$p_i(k+1) - p_i(k) = \frac{f_i(p(k), N(k), \Theta) - p_i(k) g(p(k), N(k), \Theta)}{g(p(k), N(k), \Theta)},$$

$$N(k+1) - N(k) = N(k) [g(p(k), N(k), \Theta) - 1].$$

Если принять все процессы непрерывными, положить приращения переменных при малом приращении времени пропорциональными  $\Delta t$ , т. е. положить

$$(f_i - 1) = \varphi_i(p, N, \Theta) \Delta t + o(\Delta t),$$

$$(g - 1) = w(p, N, \Theta) \Delta t + o(\Delta t),$$

где  $\varphi_i$  — относительная скорость роста  $i$ -й группы за время  $\Delta t$ ,  $o(\Delta t)$  — величина высшего порядка малости по сравнению с  $\Delta t$ , то, переходя к пределу, можно получить

$$\left. \begin{aligned} \dot{p}_i &= \varphi_i(p, N, \Theta) - p_i w(p, N, \Theta) \quad (i = 1, \dots, n), \\ \dot{N} &= N w(p, N, \Theta), \end{aligned} \right\} (2.54)$$

что, очевидно, с точностью до обозначений совпадает с основной системой уравнений в непрерывной форме. Иногда переход к пределу при  $\Delta t \rightarrow 0$  не имеет смысла, так как процесс динамики имеет принципиально дискретный характер. Для удобства исследования разностные уравнения часто и в этом случае заменяют дифференциальными, но здесь мы имеем дело не с предельным переходом, а с приближенной заменой одной модели изучаемого явления другой моделью. Замена осуществляется в предположении малости изменений  $p(k+1) - p(k)$  и  $N(k+1) - N(k)$  следующим образом\*):

$$\left. \begin{aligned} \frac{dp_i}{dt} &\approx \frac{f_i - p_i g}{g}, \\ \frac{dN}{dt} &\approx (g - 1) N. \end{aligned} \right\} \quad (2.55)$$

Заметим, что в предположении малости изменений численности величина  $g$  мало отличается от единицы, а из предположения малого изменения частот следует, что и  $g_i$  также близки к единице. При этих условиях явный вид функций приспособленности для дискретной модели (2.51) переходит приближенно в соответствующий вид приспособленностей для непрерывной модели. Действительно, в силу близости единице  $g_i$  то же самое имеет место и для параметров  $g_{jk}^i$ , а значит, малы величины  $\gamma_i$ . Из (2.52) имеем приближенное соотношение

$$g_{jk}^i = \bar{g}_{jk}^i e^{-\gamma_i N} \approx \bar{g}_{jk}^i - \gamma_i \bar{g}_{jk}^i N,$$

т. е. модели, получаемые предельным переходом и приближенной заменой, близки между собой. Основная разница между этими моделями состоит в том, что во втором случае в уравнениях для частот присутствует знаменатель, равный средней приспособленности популяции.

Различные авторы, не приводя соответствующих соображений, используют непрерывную модель в задачах популяционной генетики как в форме, аналогичной (2.54) (по-видимому, имея в виду предельный переход), так и в форме типа (2.55) (имея в виду, вероятно, аппроксимацию

\*) Во всех случаях, когда непрерывная модель рассматривается как аппроксимация дискретной, будем для приспособленностей использовать обозначения  $g(p, N)$  и  $g_i(p, N)$ .

дискретного процесса непрерывным). Так, например, Фишер [2] использует модели типа (2.55), а Кимура [3] основывается на уравнениях типа (2.54).

Вопрос о замене разностной схемы дифференциальными уравнениями в нелинейном случае остается достаточно сложным и должен рассматриваться отдельно для тех или иных конкретных моделей. Ясно, однако, что при решении ряда задач теории популяций наличие или отсутствие знаменателя  $g$  в правой части уравнений не имеет значения. К таким задачам относятся вопросы, связанные, например, с отысканием равновесных состояний. В тех случаях, когда уравнения для частот отделяются, наличие знаменателя  $g$  не влияет и на качественное поведение траекторий системы, так как умножение всех правых частей на одну и ту же знакоопределенную функцию не меняет фазового портрета системы. Поскольку при исследовании моделей теории популяции в последующих главах книги мы будем иметь дело в основном с изучением расположения и устойчивости равновесных состояний, то мы можем опустить знаменатель  $g$  и записывать уравнения, соответствующие непрерывному случаю, в форме (2.54), т. е. в форме общей системы уравнений теории популяции. Ряд моделей будет рассмотрен непосредственно в дискретном виде без замены разностных уравнений дифференциальными. Необходимо только обратить внимание на то, что константы  $w_{jk}^i$  в непрерывной модели и  $g_{jk}^i$  в дискретной модели имеют разный смысл. Первые характеризуют интенсивность процессов, протекающих в популяции, в единицу времени. Вторые рассчитаны на некоторый конечный временной шаг — шаг разностной схемы. В задачах генетики этот шаг обычно совпадает с временем жизни одного поколения.



## ДИНАМИКА ВОЗРАСТНОЙ И ПОЛОВОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ

Особи разного пола и возраста обладают различными характеристиками размножения и гибели и по-разному участвуют в пополнении популяции. Поэтому пол и возраст особи являются важнейшими признаками, непосредственно связанными с протекающими в популяции процессами размножения и гибели. При эксплуатации естественных сообществ (промысел рыбы, охота и т. п.) и при искусственном выращивании популяций (стадо крупного рогатого скота, домашней птицы, культивирование микроорганизмов и т. п.) постоянно возникают проблемы, связанные с планированием отлова рыбы, убоя скота, регулирования режима культивирования популяции одноклеточных организмов и т. п. Эти проблемы обычно носят экономический характер. Их решение невозможно без построения адекватной модели динамики популяции. Зачастую такой моделью может служить модель динамики половой и возрастной структуры популяции, так как экономические характеристики особей (вес рыбы, продуктивность сельскохозяйственных животных и т. д.) в большой степени связаны с их полом и возрастом. Некоторые из подобных задач управления будут рассмотрены в главе 9.

Особи, составляющие популяцию, в процессе своего развития проходят различные фазы жизненного цикла. Индивидуумы, находящиеся в разных фазах, могут существенно отличаться по своим свойствам. Поэтому часто интерес представляет не столько возрастной состав популяции, сколько ее состав в смысле распределения особей по характерным фазам развития. Например, при изучении клеточных популяций обычно интересуются распределением клеток по фазам митотического цикла. В динамике популяции млекопитающих значительную роль играет распределение особей по половозрастным группам и т. п.

Настоящая глава посвящена построению и исследованию моделей динамики полового, возрастного и «фазового» состава популяции. Все модели, описывающие динамику

возрастного состава популяции, можно разбить на три класса: дискретные (возраст и время дискретны), дискретно-непрерывные (возраст дискретный, время непрерывное) и непрерывные (возраст и время непрерывны). При изучении различных вопросов удобно пользоваться моделями всех трех перечисленных типов. В настоящей главе будут рассмотрены модели только первых двух типов, математически соответствующие описанию явления в терминах разностных или обыкновенных дифференциальных уравнений. На основе дискретной и дискретно-непрерывной модели рассматриваются вопросы динамики свободной и лимитированной популяции в стационарных и периодических внешних условиях.

### § 3.1. Половая структура

Исследование частных моделей теории популяции начнем с изучения уравнений динамики половой структуры, так как половая структура представляет собой пример простейшей внутрипопуляционной структуры. При построении модели популяция полагается состоящей из двух групп, в одну из которых входят особи мужского, а в другую — женского пола. Обозначим численность особей мужского пола в популяции через  $x^{\sigma}$ , а численность особей женского пола — через  $x^{\varphi}$ . Общая численность  $N$ , разумеется, выразится суммой  $N = x^{\sigma} + x^{\varphi}$ . В интересных с биологической точки зрения случаях процесс размножения популяции не лимитируется недостатком самцов, поскольку соотношение численностей  $x^{\sigma}/x^{\varphi}$  достаточно велико. Тогда приросты численности обеих групп популяции будут зависеть только от численности женских особей. Будем считать, что приросты численностей групп в единицу времени пропорциональны численности самок. Величины убыли численности обеих групп в единицу времени за счет смертности примем пропорциональными численностям соответствующих групп. Тогда для приращений численностей самцов и самок  $\Delta x^{\sigma}$  и  $\Delta x^{\varphi}$  за время  $\Delta t$  получим приближенные соотношения

$$\left. \begin{aligned} \Delta x^{\sigma} &\approx [\beta^{\sigma} x^{\varphi} - \delta^{\sigma} x^{\sigma}] \Delta t, \\ \Delta x^{\varphi} &\approx (\beta^{\varphi} - \delta^{\varphi}) x^{\varphi} \Delta t, \end{aligned} \right\} \quad (3.1)$$

где  $\beta^\sigma$ ,  $\rho^\varphi$ ,  $\delta^\sigma$ ,  $\delta^\varphi$  — коэффициенты рождаемости и смертности соответственно самцов и самок.

Разделив оба уравнения на  $\Delta t$  и переходя к пределу при  $\Delta t \rightarrow 0$ , имеем систему двух дифференциальных уравнений

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx^\sigma}{dt} &= \beta^\sigma x^\varphi - \delta^\sigma x^\sigma, \\ \frac{dx^\varphi}{dt} &= (\beta^\varphi - \delta^\varphi) x^\varphi. \end{aligned} \right\} \quad (3.2)$$

Если самцов и самок рождается поровну, то  $\beta^\sigma = \beta^\varphi$ . Однако в ряде случаев имеет место неравенство в числе рожденных самцов и самок, причем обычно  $\beta^\sigma > \beta^\varphi$ . Разумеется, как и раньше, имеется в виду, что все четыре параметра зависят от условий обитания популяции  $\Theta$ . Легко видеть, что уравнения (3.2) являются обобщением уравнения (1.8). Действительно, если не учитывать разделение по полу, то можно рассматривать только динамику численности женской части популяции, т. е. только второе уравнение системы (3.2), которое совпадает по виду с уравнением (1.8).

Учет влияния лимитирующих факторов на динамику полового состава популяции приводит к добавлению в правой части уравнений (3.2) квадратичных членов, учитывающих зависимость параметров модели от общей численности популяции  $N$ . Не останавливаясь подробно на выводе этих уравнений, так как он совершенно аналогичен выводу уравнения Ферхюльста — Пирла, запишем уравнение динамики численности популяции с учетом лимитирования в виде

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx^\sigma}{dt} &= \beta^\sigma x^\varphi - \delta^\sigma x^\sigma - \gamma^\sigma N x^\sigma, \\ \frac{dx^\varphi}{dt} &= (\beta^\varphi - \delta^\varphi) x^\varphi - \gamma^\varphi N x^\varphi, \end{aligned} \right\} \quad (3.3)$$

где коэффициенты  $\gamma^\sigma$  и  $\gamma^\varphi$  описывают интенсивность внутривидовой конкуренции, вызванной недостатком некоторой компоненты среды, лимитирующей рост численности популяции.

Легко видеть, что уравнения (3.2) есть модель динамики популяции, каждая группа которой консервативна.

Действительно, это система линейных дифференциальных уравнений с матрицей типа (2.44). Уравнения же (3.3) описывают ситуацию, в которой обе группы популяции лимитированы, и, следовательно, внутренние взаимодействия имеют ненулевую конкурентную составляющую.

Функции приспособленности  $w^\sigma$  и  $w^\varphi$  групп особей мужского и женского пола соответственно имеют вид

$$w^\sigma = \beta^\sigma \frac{x^\varphi}{x^\sigma} - \delta^\sigma - \gamma^\sigma N,$$

$$w^\varphi = \beta^\varphi - \delta^\varphi - \gamma^\varphi N.$$

Исследование уравнений (3.2) и (3.3) будет удобно провести непосредственно в переменных  $x^\sigma$  и  $x^\varphi$ , не переходя к частотам и численности. Рассмотрим сначала динамику полового состава нейтральной популяции. Запишем общее решение системы уравнений (3.2) с учетом произвольной нестационарности среды, т. е. будем считать параметры рождаемости и смертности произвольными функциями времени. Пусть начальные численности обеих групп популяции есть  $x_0^\sigma$  и  $x_0^\varphi$ .

Второе уравнение системы (3.3) — уравнение динамики численности самок — отделяется, и его решение имеет вид

$$x^\varphi(t) = x_0^\varphi e^{\int_0^t (\beta^\varphi - \delta^\varphi) dt}. \quad (3.4)$$

Подставляя это решение в первое уравнение системы (3.2), получим

$$\frac{dx^\sigma}{dt} = -\delta^\sigma x^\sigma + \beta^\sigma x_0^\varphi e^{\int_0^t (\beta^\varphi - \delta^\varphi) dt}.$$

Интегрируя это уравнение, имеем

$$x^\sigma(t) = e^{-\int_0^t \delta^\sigma dt} \left[ x_0^\sigma + \beta^\sigma x_0^\varphi \int_0^t e^{\int_0^\tau (\beta^\varphi - \delta^\varphi + \delta^\sigma) d\tau} d\tau \right]. \quad (3.5)$$

Функции (3.4) и (3.5) представляют собой общее решение системы уравнений (3.2) — модели динамики нейтральной популяции с учетом разделения по полу. Можно было бы провести полный анализ этого решения так же, как это было сделано в главе 1 для более простой модели динамики численности, но такое исследование не принесет качественно новых результатов. Рассмотрим динамику популяции в стационарной среде, т. е. случай, когда коэффициенты рождаемости  $\beta^\sigma$ ,  $\beta^\varphi$  и смертности  $\delta^\varphi$ ,  $\delta^\sigma$  постоянны.

При этих постоянных параметрах имеем

$$x^\varphi(t) = x_0^\varphi e^{(\beta^\varphi - \delta^\varphi)t},$$

$$x^\sigma(t) = e^{-\delta^\sigma t} \left[ x_0^\sigma + \frac{\beta^\sigma x_0^\varphi}{\beta^\varphi - \delta^\varphi + \delta^\sigma} e^{(\beta^\varphi - \delta^\varphi + \delta^\sigma)t} \right].$$

Исследование данных выражений позволяет сделать следующие выводы. Во-первых, при больших значениях  $t$  общая численность популяции растет экспоненциально с параметром  $(\beta^\varphi - \delta^\varphi)$ :

$$N(t) = x^\sigma(t) + x^\varphi(t) = x_0^\varphi \left( 1 + \frac{\beta^\sigma}{\beta^\varphi - \delta^\varphi + \delta^\sigma} \right) e^{(\beta^\varphi - \delta^\varphi)t} + x_0^\sigma e^{-\delta^\sigma t}. \quad (3.6)$$

При больших  $t$  имеем приближенное равенство

$$N(t) \approx x_0^\varphi \left( 1 + \frac{\beta^\sigma}{\beta^\varphi - \delta^\varphi + \delta^\sigma} \right) e^{(\beta^\varphi - \delta^\varphi)t}.$$

Во-вторых, соотношение численности полов с течением времени стремится к постоянному значению, легко выражаемому через параметры рождаемости и смертности:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{x^\sigma}{x^\varphi} = \frac{\beta^\sigma}{\beta^\varphi - \delta^\varphi + \delta^\sigma}. \quad (3.7)$$

Первое свойство отражает тот естественный факт, что ведущую роль в динамике численности двуполой популяции играют параметры рождаемости и смертности женской группы популяции. При больших  $t$  кривая численности двуполой популяции ведет себя так, как если бы популяция была бесполой  $N(t) \approx N_0 e^{\epsilon t}$ , а величины  $\epsilon$

и  $N_0$  имели вид

$$\varepsilon = \beta^{\varphi} - \delta^{\varphi}, N_0 = x_0^{\varphi} \left( 1 + \frac{\beta^{\sigma}}{\beta^{\varphi} - \delta^{\varphi} + \delta^{\sigma}} \right).$$

Здесь  $\varepsilon$ , так же как и ранее, — мальтузианский параметр популяции.

Второе свойство позволяет вычислять равновесное соотношение численности полов, зная параметры их размножения и гибели. Интересно сравнить результаты вычислений по формуле (3.7) с демографическими данными. В соответствии с приведенными в [7] данными по США с 1920 по 1940 годы коэффициент смертности мужчин  $\delta^{\sigma} = 0,011765$ , а коэффициент смертности женщин  $\delta^{\varphi} = 0,00996$ ; коэффициент общей рождаемости без учета пола новорожденных  $\beta^{\sigma} + \beta^{\varphi} = 0,055915$ . Все эти параметры вычислены усреднением за указанные 20 лет. Если учесть, что соотношение численности полов при рождении приблизительно 107 : 100, то из (3.7) с точностью до третьего знака имеем

$$\frac{x^{\sigma}}{x^{\varphi}} \approx 1.$$

Этот вывод соответствует демографической статистике.

Таким образом, в этот период времени параметры рождаемости и смертности были таковы, что установившееся соотношение численности полов приблизительно равнялось единице.

Рассмотрим теперь модель динамики половой структуры популяции с учетом лимитирования (3.3). Эта модель несколько сложнее, чем логистическое уравнение, построенное без учета разделения по полу. Однако качественные свойства решения остаются теми же, что и для логистической кривой. Равновесные значения численности полов находятся из системы квадратных уравнений

$$\left. \begin{aligned} \beta^{\sigma} x^{\varphi} - \delta^{\sigma} x^{\sigma} - \gamma^{\sigma} N x^{\sigma} &= 0, \\ (\beta^{\varphi} - \delta^{\varphi}) x^{\varphi} - \gamma^{\varphi} N x^{\varphi} &= 0. \end{aligned} \right\} \quad (3.8)$$

Из второго уравнения легко определится равновесная численность популяции

$$N = \frac{\beta^{\varphi} - \delta^{\varphi}}{\gamma^{\varphi}}. \quad (3.9)$$

Эта формула полностью соответствует соотношению, полученному без учета разделения по полу  $N = \frac{\varepsilon}{\gamma}$  (см. § 1.2). Важно подчеркнуть, что равновесная численность популяции в рамках рассматриваемой модели определяется только константами размножения, гибели и лимитирования женской группы популяции. Соотношение численности полов в равновесии определится из первого уравнения системы (3.8)

$$\frac{x^{\sigma}}{x^{\varphi}} = \frac{\beta^{\sigma}}{\frac{\gamma^{\sigma}}{\gamma^{\varphi}} (\beta^{\varphi} - \delta^{\varphi}) + \delta^{\sigma}}. \quad (3.10)$$

Таким образом, параметры  $\beta^{\sigma}$ ,  $\delta^{\sigma}$ ,  $\gamma^{\sigma}$ , характеризующие интенсивность процессов размножения, гибели и лимитирования мужской группы, влияют лишь на соотношение численности полов в популяции и не оказывают влияния на ее общий равновесный размер. Сравнивая последний результат с асимптотической формулой (3.7), полученной без учета лимитирования, получим следующий результат: при равной интенсивности действия лимитирующих факторов на обе половые группы ( $\gamma^{\sigma} = \gamma^{\varphi}$ ) равновесная половая структура совпадает с асимптотической половой структурой нейтральной популяции. Этот результат полностью согласуется с общим свойством единой системы уравнений теории популяций, полученным в § 5 предыдущей главы.

Таким образом, учет разделения по полу не влияет на основные качественные свойства динамики численности свободной и лимитированной популяции. Важно подчеркнуть, что асимптотика динамики численности популяции с учетом разделения по полу определяется только константами размножения, гибели и лимитирования женской группы популяции. Все выводы настоящего параграфа, а также формулы для равновесного соотношения численностей полов в популяции, разумеется, верны при тех предположениях, при которых верна сама модель. Учет иных факторов внешней среды или внутрипопуляционных взаимодействий может привести к изменению картины поведения популяции как в статике, так и в динамике.

### § 3.2. Уравнения динамики возрастного состава

Перейдем к изучению возрастной структуры популяции. Условимся обозначать возраст особей, составляющих исследуемую популяцию, через  $\tau$ , а время — через  $t$ . Очевидно, под возрастом понимается величина времени, прошедшего от момента рождения особи до момента времени  $\tau$ , в которой мы «измеряем» ее возраст. Начнем с построения дискретной модели динамики возрастного состава популяции. Из предыдущего параграфа ясно, что динамика мужской части популяции в рамках линейной модели определяется поведением численности женской половины, не оказывая на нее обратного влияния. Это, конечно, имеет место при предположении достаточной доли самцов в популяции. Поэтому не будем принимать во внимание половую структуру популяции, считая, что мы следим только за динамикой численности женских особей.

Разобьем популяцию женских особей на возрастные группы (возрастные слои), считая, что шкала возраста  $\tau$  разделена на одинаковые интервалы длительности  $T$ . Обозначим через  $x_1$  численность особей с возрастом от 0 до  $T$ ; через  $x_2$  — численность особей с возрастом от  $T$  до  $2T$  и т. д. Численность особей, принадлежащих последней возрастной группе, обозначим через  $x_n$  ( $n$  — число возрастных групп). Отметим, что предположение конечности числа возрастных групп несущественно, так как нас в модели интересуют только возрастные группы, вступающие в размножение. Особи пострепродуктивных возрастов при отсутствии лимитирования (а именно этот случай мы здесь и рассмотрим) не оказывают влияния на динамику популяции. Поэтому предположение конечности числа возрастных групп есть на самом деле предположение конечности репродуктивного возраста. Возрастная структура популяции в момент времени  $t$  будет характеризоваться набором (вектором) численностей всех возрастных групп  $x_1, x_2, \dots, x_n$ . Будем рассматривать возрастную структуру популяции не непрерывно во времени, а лишь в некоторые дискретные моменты времени  $t_k$ . Будем считать далее шаг времени  $(t_{k+1} - t_k)$  постоянным и равным ширине возрастного слоя  $T$ , т. е.

$$t_k = t_0 + kT, \quad k = 1, 2, \dots$$



Примем начальный момент времени  $t_0$  за начало отсчета времени ( $t_0 = 0$ ) и величину  $T$  за единицу измерения времени. Тогда возрастная структура популяции в момент времени  $t_k$  будет характеризоваться набором чисел

$$x_1(k), \dots, x_n(k).$$

Рассмотрим теперь процессы размножения, гибели и перехода особей из одной возрастной группы в другую. Проследим за изменениями численностей всех возрастных групп за один шаг времени, т. е. установим, каким образом состояние популяции в  $(k + 1)$ -й момент времени зависит от ее состояния в  $k$ -й момент времени. Численность первой возрастной группы  $x_1(k + 1)$  (число новорожденных) будет включать в себя потомков всех особей, оставивших потомство в интервале времени  $t_{k+1} - t_k$ . При этом особи различных возрастных групп оставляют разное потомство, так как величина рождаемости зависит от возраста родителей. Примем количество потомков от каждого возрастного слоя пропорциональным численности особей, составляющих этот слой. Тогда для  $x_1(k + 1)$  получим

$$x_1(k + 1) = b_1 x_1(k) + b_2 x_2(k) + \dots + b_n x_n(k), \quad (3.11)$$

где коэффициенты  $b_1, b_2, \dots, b_n$  — параметры рождаемости соответствующих возрастных групп. Разумеется, по смыслу все коэффициенты  $b_i$  неотрицательны и  $b_i = 0$  лишь в случае, если  $i$ -я возрастная группа не оставляет потомства. Пусть, например, репродуктивный период сосредоточен в  $s$ -й,  $(s + 1)$ -й,  $\dots$ ,  $(s + r)$ -й возрастной группах, тогда

$$\left. \begin{aligned} b_1 = \dots = b_{s-1} &= 0, \\ b_s, \dots, b_{s+1} &> 0, \\ b_{s+r+1} = \dots = b_n &= 0. \end{aligned} \right\}$$

Для того чтобы получить остальные соотношения, составляющие вместе с (3.11) полную модель динамики возрастного состава, заметим, что в силу совпадения шага дискретизации по возрасту и времени все особи, находящиеся в  $k$ -й момент времени в  $j$ -й возрастной группе, полностью перейдут к  $(k + 1)$ -му моменту времени в  $(j + 1)$ -ю возрастную группу. При этом переходе численность может разве лишь уменьшиться за счет частичной гибели особей. Если обозначить через  $d_j$  коэффициент выживае-





или в векторно-матричных обозначениях

$$\frac{dx}{dt} = A_B x, \quad (3.20)$$

где  $x$  — вектор численностей возрастных групп, а  $A_B$  — матрица коэффициентов рождаемости, выживаемости и взаимных перетоков численности из одних возрастных групп в другие:

$$A_B = \begin{vmatrix} \beta_1 - \tilde{\beta}_1 & \beta_2 & \beta_3 & \dots & \beta_{n-1} & \beta_n \\ \delta_1 & -\tilde{\beta}_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & \delta_2 & -\tilde{\beta}_3 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & \delta_{n-1} & -\tilde{\beta}_n \end{vmatrix} \quad (3.21)$$

Матрица дискретно-непрерывной модели  $A_B$  отличается от матрицы дискретной модели  $B$  тем, что в ней на диагонали стоят отрицательные числа. Остановимся на смысле величин  $\tilde{\beta}_1, \tilde{\beta}_2, \dots, \tilde{\beta}_n$ . Они, естественно, зависят от способа разбиения популяции на возрастные группы. Если разбиение проводится как и в предыдущей модели, равномерно, то

$$\tilde{\beta}_1 = \tilde{\beta}_2 = \dots = \tilde{\beta}_n = \tilde{\beta}. \quad (3.22)$$

При неравномерном разбиении величина  $\tilde{\beta}_j$  тем меньше, чем больше ширина  $j$ -го возрастного слоя. Так же, как и в предыдущей модели, матрица  $A_B$  зависит от параметров среды, в которой обитает популяция, т. е.

$$A_B(t) = A_B(\Theta(t)).$$

Построенная дискретно-непрерывная модель удобна в том отношении, что она может быть с равным успехом использована не только для описания динамики возрастной структуры популяции, но и для анализа динамики распределения особей по характерным фазам жизненного цикла. В этом случае коэффициенты  $\tilde{\beta}_j$  и  $\delta_j$  характеризуют перетоки особей из одной фазы в другую, а величина  $\beta_j$  — интенсивность размножения в различных фазах. При этом время, занимаемое разными фазами во всей продолжительности жизни, может быть принципиально любым. Длительности фаз оказывают влияние на величины  $\tilde{\beta}_j, \delta_j$  и  $\beta_j$ . В качестве примера приведем матрицу  $A_B$ , соот-



коэффициентам рождаемости дискретной системы, а коэффициенты  $\delta_j \Delta t$  — коэффициентам выживаемости дискретной системы. Заметим, что, как и следовало ожидать, в силу неравенства (3.18) и вследствие выбора величины  $\Delta t$   $\delta_j \Delta t = \delta_j \beta \leq 1$ . Итак, можно заключить, что дискретная модель есть не что иное, как разностная схема для дискретно-непрерывной модели, построенная при равномерном разбиении популяции на возрастные группы.

Прежде чем перейти к исследованию построенных моделей, обратим внимание на то, что полученная нами система уравнений (3.19) описывает популяцию, каждая группа которой консервативна. Действительно, это система линейных дифференциальных уравнений, причем недиагональные элементы матрицы  $A$  неотрицательны. Следовательно, по доказанному в § 2.5 утверждению каждая группа популяции консервативна.

### § 3.3. Динамика возрастного состава популяции в стационарной среде

Мы начнем с исследования динамики возрастного состава популяции в стационарной среде на основе дискретной модели (3.13) как с наиболее простого и легко интерпретируемого случая. Условие стационарности среды означает, что все параметры модели  $b_1, b_2, \dots, b_n, d_1, \dots, d_{n-1}$  являются постоянными величинами. Как было показано выше, дискретная модель имеет вид

$$x(k+1) = Bx(k), \quad (3.26)$$

где  $x$  — вектор численностей возрастных групп размерности  $n$ ,  $B$  — постоянная матрица:

$$B = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ d_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & d_2 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & d_{n-1} & 0 \end{pmatrix}. \quad (3.27)$$

Прежде всего заметим, что не уменьшая общности, можно считать величину коэффициента рождаемости  $b$  последней возрастной группы отличной от нуля. Действительно, пусть  $b_n = 0$ , а также, более того,  $b_k =$



Характеристическое уравнение системы (3.26) имеет вид

$$|B - \lambda I| = \begin{vmatrix} b_1 - \lambda & b_2 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ d_1 & -\lambda & \dots & 0 & 0 \\ 0 & d_2 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & d_{n-1} & -\lambda \end{vmatrix} = 0. \quad (3.29)$$

Раскрывая определитель, получим

$$\lambda^n - b_1 \lambda^{n-1} - b_2 d_1 \lambda^{n-2} - \dots - b_n d_1 \dots d_{n-1} = 0. \quad (3.30)$$

Поскольку  $b_n \neq 0$ , т. е. свободный член характеристического уравнения (3.30) отличен от нуля, то характеристическое уравнение не имеет нулевых корней. Решение системы (3.26) имеет вид

$$x(k) = \sum_{i=1}^n c_i b^i \lambda_i^k, \quad (3.31)$$

где  $\lambda_1, \dots, \lambda_n$  — собственные значения матрицы  $B$  (корни уравнения (3.30)),  $b^1, \dots, b^n$  — собственные векторы матрицы  $B$ , соответствующие собственным числам  $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$ ,  $c_1, \dots, c_n$  — произвольные постоянные.

Постоянные  $c_i$  определяются единственным образом, если заданы начальные условия  $x(0) = x_0$ .

Решение (3.31) записано в предположении, что у характеристического уравнения (3.30) отсутствуют кратные корни. Случай кратных корней вряд ли имеет биологический смысл. Так как матрица  $B$  уравнения (3.27) неотрицательна, то по теории Фробениуса (см. [1]) среди корней характеристического уравнения (3.30) имеется положительный корень  $\lambda = \lambda_{\max}$  такой, что

$$|\lambda_i| \leq \lambda_{\max} \quad (i = 2, \dots, n). \quad (3.32)$$

Из соображений грубости модели имеет смысл предположить, что на самом деле имеет место строгое неравенство. Таким образом, в решении (3.31) можно выделить главный член, который с течением времени заведомо будет больше, чем вся остальная сумма, т. е.

$$x(k) \approx c_1 b^1 \lambda_{\max}^k + \sum_{i=2}^n c_i b^i \lambda_i^k. \quad (3.33)$$



Асимптотическое поведение решения для больших  $k$  имеет вид

$$x(k) \approx c_1 b_1 \lambda_{\max}^k. \quad (3.34)$$

Остальные члены суммы описывают колебания численности и возрастного состава популяции. Покажем, что среди членов суммы в представлении (3.33) отсутствуют аperiодические составляющие. Другими словами, у полинома (3.30), за исключением единственного корня  $\lambda_{\max}$ , отсутствуют положительные корни, т. е. характеристические числа  $\lambda_2, \dots, \lambda_n$  либо отрицательные, либо комплексные. Доказательство непосредственно следует из теоремы Декарта о числе положительных корней многочлена. Действительно, в ряду коэффициентов многочлена (3.30) имеется всегда только одна переменная знака. Следовательно, среди его корней не может быть более одного положительного, который заведомо существует и равен  $\lambda_{\max}$ .

Вернемся теперь к рассмотрению асимптотического поведения решения. Предельная возрастная структура популяции характеризуется выражением

$$p_i(k) = \frac{x_i(k)}{\sum_{i=1}^n x_i(k)} = \frac{x_i(k)}{N(k)} \approx \frac{b_i^1}{\sum_{i=1}^n b_i^1} \quad (3.35)$$

при  $k \rightarrow \infty$ .

Вектор  $b^1$  — собственный вектор матрицы  $B$ , соответствующий собственному числу  $\lambda_{\max}$ , — определяется из системы уравнений

$$\| B - \lambda_{\max} I \| b^1 = 0 \quad (3.36)$$

или в скалярной форме

$$\left. \begin{aligned} (b_1 - \lambda_{\max}) b_1^1 + b_2 b_2^1 + \dots + b_n b_n^1 &= 0, \\ d_1 b_1^1 - \lambda_{\max} b_2^1 &= 0, \\ d_2 b_2^1 - \lambda_{\max} b_3^1 &= 0, \\ d_{n-1} b_{n-1}^1 - \lambda_{\max} b_n^1 &= 0. \end{aligned} \right\} \quad (3.37)$$

Решение этой системы уравнений определяется с точностью до произвольной постоянной. Поэтому примем  $b_1^1 = 1$ ; тогда из второго уравнения системы (3.37)



уравнение (3.30) на  $\lambda^n$  и обозначим  $\xi = 1/\lambda$ . Тогда для  $\xi$  получим уравнение

$$P(\xi) = b_1\xi + b_2d_1\xi^2 + \dots + b_nd_1\dots d_{n-1}\xi^n = 1.$$

В силу неотрицательности коэффициентов полином  $P(\xi)$  в левой части есть монотонно возрастающая функция своего аргумента. Поэтому, для того чтобы выяснить, больше или меньше единицы вещественный положительный корень этого уравнения, достаточно проверить, превосходит ли единицу величина  $P(1)$ . Если, например,  $P(1) \geq 1$ , то  $\xi_0 < 1$  (т. е.  $\lambda_{\max} > 1$ ). Окончательно имеем:

$$\left. \begin{aligned} b_1 + b_2d_1 + \dots + b_nd_1\dots d_{n-1} &> 1 - \text{рост } (\lambda_{\max} > 1), \\ b_1 + b_2d_1 + \dots + b_nd_1\dots d_{n-1} &< 1 - \text{гибель } (\lambda_{\max} < 1), \\ b_1 + b_2d_1 + \dots + b_nd_1\dots d_{n-1} &= 1 - \text{стационарная} \\ &\text{численность } (\lambda_{\max} = 1). \end{aligned} \right\} (3.40)$$

Мы ограничились исследованием только асимптотического поведения решения системы (3.26), т. е. изучением предельного возрастного состава и асимптотической скорости роста (гибели) популяции. Разумеется, ввиду наличия у характеристического уравнения (3.30) отрицательных и комплексных корней могут иметь место колебания численности и возрастного состава популяции. Некоторые примеры таких колебаний будут рассмотрены ниже. Более подробное изучение вопроса о колебаниях возрастной структуры популяции будет проведено в главе 8 на основе непрерывной модели. Там же будет дана оценка частот этих колебаний и проведено сравнение с экспериментальными данными.

Проиллюстрируем проведенное исследование дискретной модели динамики возрастного состава популяции двумя простыми примерами. Несмотря на свою простоту, эти примеры позволяют получить все основные качественные свойства динамики возрастного состава в общем случае. Рассмотрим сначала случай, когда популяция разбита всего на две возрастные группы, причем коэффициент рождаемости отличен от нуля как в первой так и во второй возрастной группе. Имеем систему разностных уравнений в виде

$$\begin{aligned} x_1(K+1) &= b_1x_1(K) + b_2x_2(K), \\ x_2(K+1) &= d_1x_1(K). \end{aligned} \quad (3.41)$$

Характеристическое уравнение системы (3.41)

$$\lambda^2 - b_1\lambda - d_1b_2 = 0$$

имеет два характеристических числа

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} (b_1 \pm \sqrt{b_1^2 + 4d_1b_2}).$$

Легко видеть, что оба они вещественны, причем одно положительно, а другое отрицательно. Обозначая положительное характеристическое число через  $\lambda_{\max}$ , а отрицательное — через  $(-\lambda)$ , запишем решение системы (3.41) в виде

$$x(k) = c_1 b^1 \lambda_{\max}^k + c_2 b^2 (-1)^k \lambda^k, \quad (3.42)$$

где  $c_1, c_2$  — произвольные постоянные,  $b^1$  и  $b^2$  — собственные векторы, соответствующие собственным значениям  $\lambda_{\max}$  и  $-\lambda$ . Поскольку  $-\lambda < \lambda_{\max}$ , то асимптотически имеем геометрическую прогрессию с показателем  $\lambda_{\max}$ . Второе слагаемое решение (3.42) описывает возможные колебания возрастного состава популяции, которые могут быть особенно заметны при малых значениях времени  $k$ . Рост, гибель или стационарность численности популяции определяются в зависимости от знака выражения

$$\Phi = b_1 + d_1 b_2 - 1.$$

Если  $\Phi > 0$  популяция растет,  $\Phi < 0$  — популяция гибнет, при  $\Phi = 0$  численность стремится к некоторому постоянному уровню. Предельный возрастной состав легко определяется по формулам (3.39)

$$\left. \begin{aligned} p_1 &= \frac{1}{1 + d_1 \lambda_{\max}^{-1}}, \\ p_2 &= \frac{d_1 \lambda_{\max}^{-1}}{1 + d_1 \lambda_{\max}^{-1}}. \end{aligned} \right\} \quad (3.43)$$

Все рассуждения в этом примере велись в предположении, что  $b_1$  и  $b_2 \neq 0$ . Случай  $b_2 = 0$  не представляет интереса, так как он соответствует просто понижению размерности задачи. Равенство  $b_1 = 0$  приводит к вырожденному случаю, когда  $|\lambda| = \lambda_{\max}$ . Как следует из решения (3.42), в этом случае можно получить незатухающие колебания численности и возрастного состава популяции ( $|\lambda| = \lambda_{\max} = 1$ ).

Рассмотрим теперь пример, в котором популяция разбита на три возрастные группы. Причем репродуктивный возраст сосредоточен во второй и в третьей возрастной группах. Имеем:

$$x_1(k+1) = b_2 x_2(k) + b_3 x_3(k),$$

$$x_2(k+1) = d_1 x_1(k),$$

$$x_3(k+1) = d_2 x_2(k).$$

Характеристическое уравнение этой системы имеет вид

$$\begin{vmatrix} -\lambda & b_2 & b_3 \\ d_1 & -\lambda & 0 \\ 0 & d_2 & -\lambda \end{vmatrix} = \lambda^3 - d_1 b_2 \lambda - d_1 d_2 b_3 = 0. \quad (3.44)$$

В зависимости от знака величины

$$-\frac{d_1 b_2^3}{27} + \frac{d_2^2 b_3^2}{4}$$

уравнение может иметь либо один вещественный и два комплексных корня, либо все три вещественных корня [5]. Предположим, что последнее выражение отрицательно. Биологический смысл предположения заключается в том, что рождаемость сосредоточена в основном во второй возрастной группе. При этом уравнение (3.44) имеет три различных действительных корня.

Из теоремы Декарта следует, что два из трех корней отрицательны. Следовательно, решение исследуемой системы уравнений состоит из геометрической прогрессии с показателем  $\lambda_{\max}$  и двух колебательных составляющих. Величины корней могут быть найдены одним из известных методов, например по формулам Кардана.

Трудности в применении изложенного выше метода связаны обычно с незнанием необходимых характеристик размножения и гибели. Эти параметры легко доступны измерению только для искусственно выращиваемых популяций. При изучении же естественных популяций доступной для измерения является часто лишь величина общей численности  $N$  и в редких случаях, величины численностей ряда возрастных групп. Поэтому проблема определения параметров рождаемости и смертности по наблюдению за динамикой численности популяции имеет большое значение в прикладных вопросах. Некоторые задачи этого типа, так называемые задачи «идентификации», будут рассмотрены в главе 9.

### § 3.4. Динамика возрастного состава популяции в стационарной и нестационарной средах

В настоящем параграфе мы исследуем динамику возрастного состава популяции на основе дискретно-непрерывной модели. Основная система уравнений в соответствии с (3.20) и (3.21) имеет вид

$$\frac{dx}{dt} = A_v x, \quad (3.45)$$

где  $x$  — вектор численностей возрастных групп, а  $A_B$  — квадратная матрица вида

$$A_B = \begin{vmatrix} \delta_1 - \tilde{\beta}_1 & \beta_2 & \beta_3 & \dots & \beta_{n-1} & \beta_n \\ \delta_1 & -\tilde{\beta}_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & \delta_2 & -\tilde{\beta}_2 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & \delta_{n-1} - \tilde{\beta}_n & \dots \end{vmatrix}. \quad (3.46)$$

Напомним, что коэффициенты рождаемости и выживаемости подчинены условиям  $0 \leq \delta_i \leq \tilde{\beta}_i$ ,  $\beta_i \geq 0$ . Рассмотрим сначала кратко случай стационарной среды. Пусть  $A_B = \text{const}$ , структура решения системы (3.45) определяется спектром матрицы  $A_B$ , т. е. расположением на комплексной плоскости  $\lambda$  корней уравнения:

$$|A_B - \lambda I| = 0. \quad (3.47)$$

Для того чтобы изучить этот спектр, введем вспомогательную матрицу  $C$ :

$$C = A_B + cI,$$

где  $c > \max_i \lambda_i$ . Определенная таким образом матрица  $C$  неотрицательна. При этом все ее собственные значения отличаются на величину  $c$  от собственных значений матрицы  $A_B$ . Предположим, что  $\beta_n > 0$  (в противном случае, так же как и для дискретной модели, система уравнений (3.45) сводится к аналогичной системе меньшей размерности). Тогда матрица  $C$  неразложима и можно применить теорему Фробениуса [1], в соответствии с которой у матрицы  $C$  существует простое положительное, максимальное по модулю собственное значение. Очевидно, это собственное значение обладает также максимальной вещественной частью. Вычитая из всех собственных значений матрицы  $C$  величину  $c$ , получим, что у матрицы  $A_B$  имеется простое вещественное собственное значение  $\lambda_1 = \lambda_{\max}$  с максимальной вещественной частью, т. е. для всех остальных собственных значений  $\lambda_i$  выполнено

$$\text{Re } \lambda_i < \lambda_{\max} \quad (i = 2, \dots, n). \quad (3.48)$$



Итак, поведение решения системы (3.45) — дискретно-непрерывной модели — аналогично поведению решения дискретной системы уравнений. Динамика возрастного состава популяции в стационарной среде представляет собой суперпозицию экспоненциального роста численности всех возрастных групп с одним показателем  $\lambda_{\max}$  и колебательных составляющих. Вклад последних играет существенную роль при небольших значениях времени  $t$  и исчезающе мал на фоне основной экспоненты размножения при достаточно больших значениях  $t$ .

Исследуем теперь тот случай, когда среда, в которой обитает популяция, нестационарна, т. е. матрица  $A_v$  зависит от времени  $t$ . Предположим, что она зависит от времени периодическим образом. Такой характер зависимости коэффициентов размножения и гибели от времени может отражать годовые изменения погодных условий, суточные колебания температуры, освещенности и тому подобные периодические явления, влияющие на процессы, протекающие в исследуемой популяции.

Итак, пусть

$$A_v(t + T) = A_v(t)$$

при всех  $t$ , величина  $T$  — период изменения состояния среды. Согласно теории дифференциальных уравнений [1] запишем решение системы (3.45) в виде

$$x(t) = \Psi(t) e^{Dt} x_0, \quad (3.53)$$

где  $\Psi(t)$  — периодическая матрица,  $D$  — постоянная матрица;  $x_0$  — вектор начальных численностей. Формула (3.53) есть фактически обобщение формулы (1.13) с учетом возрастной структуры популяции. Предположим, что матрица  $D$  имеет простые собственные значения. Это предположение, как и ранее, естественно принять из соображений грубости модели. Тогда решение (3.53) можно представить в виде

$$x(t) = \sum_{i=1}^n z^i(t) e^{\lambda_i t}, \quad (3.54)$$

где  $\lambda_i$  — собственные числа матрицы  $D$ ,  $z^i(t)$  — периодические вектор-функции периода  $T$ .



Пусть собственное число с максимальной вещественной частью имеет вид

$$\lambda_{\max} = \operatorname{Re} \lambda_{\max} + i\omega.$$

Тогда в асимптотическом представлении решения множителем войдет  $\cos \omega t$ . Из условия неотрицательности решения \*) имеем либо  $\omega = 0$ , либо  $\omega = 2\pi/T$ . В обоих случаях получаем асимптотическое представление решения при  $t \rightarrow \infty$ :

$$x(t) \approx z^1(t) e^{\lambda_{\max} t}, \quad (3.55)$$

где  $z^1(t)$  — периодическая вектор-функция периода  $T$ . Полученный результат удобно представить в терминах структуры популяции  $p_1, p_2, \dots, p_n$  и ее численности  $N$ . Из выражения (3.55) имеем

$$\left. \begin{aligned} \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{N(t+T)}{N(t)} &= e^{\lambda_{\max} T}, \\ \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{p_i(t+T)}{p_i(t)} &= 1 \quad (i = 1, \dots, n), \end{aligned} \right\}$$

т. е. общая численность при больших значениях  $t$  меняется за период примерно в  $e^{\lambda_{\max} T}$  раз, а процентное соотношение численностей возрастных групп в популяции изменяется приблизительно периодически с периодом  $T$ . Разумеется, численность популяции растет или убывает в зависимости от знака  $\lambda_{\max}$ . Отметим, что, изучая динамику возрастной структуры, мы рассматривали только нейтральную популяцию в стационарной и периодической средах. Более подробный анализ динамики возрастного состава нейтральной и лимитированной популяции будет предпринят в главе 9 на основе непрерывной модели, являющейся обобщением двух рассмотренных.

В заключение обратим внимание на то, что некоторые из полученных нами выводов справедливы не только для возрастной структуры популяции, но и для любой консервативной структуры. Действительно, проведя все рассуждения для произвольной системы вида

$$\frac{dx}{dt} = Ax \quad (A = \text{const})$$

\*) См. также условия невыхода траекторий системы из симплекса в § 1 главы 2.

с неразложимой матрицей типа (2.44), можно с помощью теоремы Фробениуса получить асимптотическое решение в виде экспоненты и асимптотическое стремление частот  $p_1, p_2, \dots, p_n$  к некоторому постоянному вектору. При этом вещественное собственное значение матрицы  $A$ , большее, чем вещественные части всех остальных ее собственных значений, совпадает с асимптотическим значением приспособленности популяции:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} w(x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)) = \lambda_{\max}.$$

Специфичными именно для возрастной структуры популяции являются лишь явные формулы, выражающие свойства этой равновесной приспособленности  $\lambda_{\max}$  и равновесной структуры популяции через параметры размножения и гибели возрастных групп.

Укажем далее на еще одно следствие из теоремы Фробениуса, которому можно придать интересный биологический смысл. Именно, для равновесной приспособленности  $\lambda_{\max}$  имеет место соотношение [1]

$$\lambda_{\max} = \max_{\substack{x > 0 \\ x \neq 0}} \min_{1 \leq i \leq n} \frac{\sum_{j=1}^n a_{ij} x_j}{x_i} = \min_{\substack{x > 0 \\ x \neq 0}} \frac{\sum_{j=1}^n a_{ij} x_i}{x_j}. \quad (3.56)$$

Величины, стоящие под знаками  $\min$  и  $\max$ , есть не что иное, как приспособленности соответствующих групп  $w_i = \frac{1}{x_i} \frac{dx_i}{dt}$ . Таким образом, показатель роста консервативной популяции  $\lambda$  имеет смысл максимальной приспособленности «наихудшей» из групп, составляющих популяцию. Из (3.56) непосредственно следует оценка

$$\min_{1 \leq i \leq n} w_i \leq \lambda_{\max} \leq \max_{1 \leq i \leq n} w_i \quad (3.57)$$

при всех неотрицательных  $x_1, \dots, x_n$ . То, что подобное неравенство имеет место для приспособленности популяции  $w$  (2.31) непосредственно вытекает из определения; однако далеко не очевидно, что оно справедливо и для равновесного значения приспособленности  $\lambda_{\max}$ . Последнее неравенство весьма удобно для получения оценки величины  $\lambda_{\max}$  без обращения к характеристическому уравнению матрицы  $A$ .

## УРАВНЕНИЯ ДИНАМИКИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ МЕНДЕЛЕВСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ

Изучая процессы, связанные с изменением общей численности, возрастной и половой структуры популяций, мы предполагали, что все особи в генетическом отношении однотипны. Такая идеализация вполне допустима при решении определенного круга прикладных задач теории популяций. В то же время в других приложениях теории требуется исследовать динамику изменения некоторого признака или совокупности признаков, передаваемых от родителей к потомкам и зависящих от генотипа особей. К построению моделей, описывающих процессы такого рода, мы и переходим.

Динамика структуры популяции по основным признакам особей определяется способом их наследования живыми организмами. Поэтому при построении моделей необходимо учитывать основные положения и принципы науки о наследственности — генетики. Читатель, не знакомый с этой биологической дисциплиной, может обратиться к Приложению 2, где сведения из генетики изложены с полнотой, достаточной для понимания основных результатов этой и последующих глав. Учитывая это, основные понятия генетики и соответствующая терминология будут использоваться далее, как правило, без пояснений. Разумеется, углубленное изучение генетики требует знакомства со специальной литературой, список которой приведен в конце книги.

Настоящая глава посвящена выводу основных уравнений популяционной генетики для сравнительно простых биологических ситуаций. Изучаемые далее процессы часто отличаются от тех, которые рассматривались в предшествующих главах скоростью своего протекания. Если изменение возрастной структуры сказывается уже на протяжении жизни двух-трех поколений, то для заметной перестройки генетического состава популяции требуется уже промежуток времени, равный нескольким десяткам и даже сотням поколений. Поэтому изложенное ранее

описание динамики возрастной и половой структуры, грубо говоря, можно определить как динамическую теорию популяции «с замороженным генофондом». Подход, развиваемый ниже, связан с изучением некоторого «осредненного» движения, в котором детальная картина быстрых процессов рождения, старения и гибели особей не рассматривается. В то же время описываемые события не будут выходить за рамки процесса микроэволюции, т. е. они не смогут объяснить еще более медленных глубоких эволюционных преобразований, связанных с возникновением генетических систем, видообразованием и другими подобными явлениями.

#### § 4.1. Общая модельная схема популяционной генетики

Особенность рассматриваемых далее моделей состоит в том, что по предположению количественные изменения в популяции, происходящие под действием различных факторов, не приводят к качественному изменению взаимодействий особей как внутри самой популяции, так и с ее окружением. Основная задача этой главы заключается в установлении зависимости основных переменных модели от влияющих факторов. При этом в соответствии с общими положениями, сформулированными в главе 2, в качестве таких переменных следует принять частоты (концентрации) генов в популяции и ее общую численность. Под действием факторов эволюции эти переменные изменяются. Нашей целью является изучение специфических свойств этого изменения, определение состояний равновесия по частотам генов, исследование характера этих состояний и, в частности, их устойчивости. Кроме того, анализ математических моделей микроэволюции позволит установить ряд общих закономерностей, обладающих достаточно наглядной биологической интерпретацией.

Как уже отмечалось, построение математической модели неизбежно связано с упрощением исследуемого явления, с его схематизацией. Перечислим сначала основные допущения общего характера, которые приняты при составлении всех моделей, исследуемых ниже.

Мы будем изучать динамику менделевских популяций, т. е. популяций диплоидных особей, размножающихся половым путем с образованием гамет и зигот так, как

это описано в Приложении 2. Будем считать, что размер популяции (и отдельных ее групп, в которые объединены особи какого-либо одного генотипа) достаточно велик, так что таким процессом, как флюктуации частот генов (дрейф генов), можно пренебречь. Иными словами, мы будем учитывать лишь детерминированную составляющую процесса микроэволюции.

Пусть все особи в популяции размножаются в один и тот же момент времени периодически и синхронно. Пусть кроме того, времена жизни двух смежных поколений не перекрываются, т. е. родители, однократно оставив потомство, сами в дальнейшем уже не участвуют в размножении. Синхронные популяции с неперекрывающимися поколениями встречаются в природе; их примерами могут служить популяции однолетних растений и многочисленных видов насекомых. В общем случае высказанные предположения фактически означают, что возрастное распределение особей является установившемся и соответствует собственному вектору возрастной матрицы, отвечающему максимальному темпу роста каждой группы популяции.

Рассмотрим детально конкретные механизмы, положенные в основу исследуемых математических моделей. Изображенная на рис. 4.1 схема иллюстрирует процессы, происходящие в течение одного шага моделируемого явления, т. е. в течение жизни одного поколения. Начало жизненного цикла  $k$ -го поколения относится к моменту формирования зигот из имеющихся гамет. Учитывая диплоидность особей в популяции, обозначим генотипы зигот, образованных путем слияния двух гамет  $\Gamma_i$  и  $\Gamma_j$ , через  $\Gamma_i\Gamma_j$ . Общее количество таких зигот в момент их образования обозначим через  $z_{ij}^0(k)$ . Поскольку зиготы с генотипами  $\Gamma_i\Gamma_j$  и  $\Gamma_j\Gamma_i$  (так же, как и соответствующие особи) биологически неразличимы, естественно принять

$$z_{ij}^0(k) = z_{ji}^0(k). \quad (4.1)$$

После того как новые зиготы сформированы, из них начинают развиваться особи. Процесс развития от оплодотворенной яйцеклетки до стадии, когда особь будет участвовать в размножении, и представляет собой собственно «жизнь» организма.

В природных условиях не все первоначально появляющиеся особи доживают до размножения, часть их гибнет и элиминируется из популяции. Избирательная элиминация особей или их дифференциальная выживаемость представляет собой одну из форм естественного отбора — первого процесса, который учитывается в математических

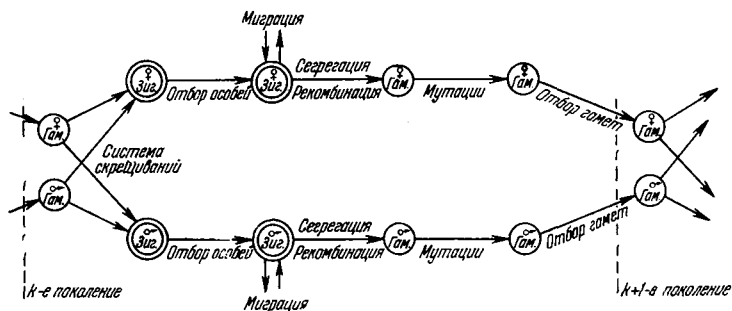


Рис. 4.1.

моделях популяционной генетики. Отметим, что выживаемость особей зависит от их фенотипа, так как она определяется теми признаками, которые присущи организму. Однако при построении математических моделей рассматривают только такие популяции, у которых выживаемость особей однозначно определяется их генотипом. При этом основной результат отбора — элиминацию особей можно учитывать с помощью коэффициентов выживаемости зигот  $u_{ij}$ , представляющих собой долю особей типа  $\Gamma_i\Gamma_j$ , доживающих до размножения. Естественный отбор на уровне зигот приводит, таким образом, к тому, что в момент размножения в популяции имеется

$$z_{ij}(k) = u_{ij} z_{ij}^0(k) \quad (4.2)$$

особей с генотипом  $\Gamma_i\Gamma_j$ . Отметим, что так как особи  $\Gamma_i\Gamma_j$  и  $\Gamma_j\Gamma_i$  биологически неразличимы, то  $u_{ij} = u_{ji}$ . Кроме того, коэффициенты выживаемости зигот неотрицательны и не превышают единицы, т. е.

$$0 \leq u_{ij} \leq 1.$$

Следующее явление, которое в ряде случаев необходимо учитывать на этапе «жизни» организма,— это процесс обмена особями между популяциями (миграции особей). Миграционный процесс обычно является существенным в тех случаях, когда популяция в целом состоит из нескольких частей, каждая из которых имеет свой ареал обитания или, более широко, свою экологическую нишу. На уровне модели мы предполагаем, что внутри каждой части популяции выполнены условия, обеспечивающие свободу скрещивания и, следовательно, панмиктичность. В то же время возможны перемещения особей из одной подпопуляции в другую. Существенно при этом, что особям каждой подпопуляции, обитающим в своей экологической нише, могут быть приписаны свои коэффициенты выживаемости, отличные от соответствующих величин коэффициентов выживаемости особей в других нишах. Подробно процесс миграции будет описан ниже при построении соответствующей модели.

Вступая в репродукционный период, половозрелые особи образуют гаметы. Процесс гаметообразования (гаметогенез) относится к следующему этапу преобразования генетической структуры популяции.

При простом менделировании особи типа  $\Gamma_i\Gamma_j$  продуцируют гаметы двух типов —  $\Gamma_i$  и  $\Gamma_j$ , т. е. точно такие же гаметы, как и сформировавшие первоначально зиготу. Однако с определенной частотой особи  $\Gamma_i\Gamma_j$  могут производить гаметы других типов. Причинами этого являются мутационный процесс, изменяющий аллели одного или нескольких локусов и обмен генетическим материалом между гомологичными хромосомами при кроссинговере. Оба эти явления учитываются в модели на этапе производства гамет. Отвлекаясь от всех тонких механизмов гаметообразования, будем описывать всю совокупность процессов, сопровождающих гаметогенез, с помощью коэффициентов гаметопродукции  $h_{ij}^l$  ( $h_{ij}^l \geq 0$ ), численно равных количеству гамет типа  $\Gamma_l$ , производимых одной особью  $\Gamma_i\Gamma_j$ . Коэффициенты  $h_{ij}^l$  и  $h_{ji}^l$  равны между собой по той же причине, по которой  $u_{ij} = u_{ji}$ .

Появившиеся гаметы обладают различными потенциальными возможностями с точки зрения образования новых зигот. Гаметы некоторых типов могут быть дефектными.

Кроме того, общее число производимых гамет, как правило, очень велико и значительная их часть теряется. Это приводит к необходимости, наряду с отбором зигот, учитывать при построении модели процесс отбора гамет. Последнее может быть сделано путем введения коэффициентов выживаемости гамет  $u_i$  ( $0 \leq u_i \leq 1$ ), имеющих смысл доли гамет типа  $\Gamma_i$ , участвующих в формировании зигот следующего поколения. Если через  $x_i^0(k)$  обозначить общее число гамет типа  $\Gamma_i$ , образованных в  $k$ -м поколении в результате процесса гаметогенеза, а через  $x_i(k)$  — число тех же гамет, формирующих зиготы следующего поколения, то

$$x_i(k) = u_i x_i^0(k). \quad (4.3)$$

Заключительным этапом  $k$ -го шага описываемого процесса является образование зигот. Формирование зигот — это процесс парного взаимодействия, в результате которого некоторые гаметы типа  $\Gamma_i$  объединяются с гаметами типа  $\Gamma_j$ , давая определенное число оплодотворенных клеток. В большинстве случаев этот процесс удается представить в виде функциональной зависимости между численностью зигот и численностями образующих их гамет:

$$z_{ij}^0(k+1) = \Phi_{ij}(x_i(k), x_j(k)), \quad (4.4)$$

характер которой определяется существующей в популяции системой скрещивания. Последний из описанных нами этапов и завершает цикл развития менделевской популяции. При переходе к следующему поколению (следующему циклу) все этапы повторяются.

Сделаем в заключение настоящего параграфа несколько замечаний. Тот факт, что в момент размножения особи образуют гаметы, позволяет, наряду с популяцией особей, говорить о существовании популяции гамет. Популяция гамет обычно более удобна для исследования хотя бы потому, что число разнообразных типов гамет значительно меньше числа типов зигот. Кроме того, оказывается, что относительно переменных, характеризующих структуру популяции гамет, уравнения записываются более компактно. При этом знание зависимости типа (4.4) позволяет в каждом поколении восстановить структуру и численность популяции особей, если известна структура и численность популяции гамет.



Описанная выше модельная схема дает возможность проследить влияние на генетическую структуру популяции основных факторов эволюции — естественного и искусственного отбора, системы скрещивания, мутационного и рекомбинационного процессов, изоляции и миграции особей. В математической модели влияние одних факторов будет сказываться на виде функции (4.4), другие будут определять величины коэффициентов гаметопродукции и выживаемости зигот и гамет. Поскольку изложенная схема основана на целом ряде допущений, которые могут и не выполняться в реальных биологических ситуациях, модели, исследуемые ниже, представляют собой известную идеализацию и отражают лишь наиболее характерные свойства реальных популяций, причем лишь менделевских популяций, хотя в природе существуют живые организмы и с неменделевским типом наследования и размножения. Однако многообразие животного и растительного мира столь велико, что вряд ли возможно свести все типы генетико-популяционных взаимодействий в единую схему.

Теперь выведем уравнения популяционной генетики, в которых учитывается взаимодействие отбора и других факторов эволюции. Начало изучения этих вопросов связывают обычно с именами Р. Фишера, Дж. Холдена, С. Райта и С. С. Четверикова [11, 13—16, 23—24, 6], сформулировавших в 20—30-х годах основные концепции математической популяционной генетики. Развитию этого подхода посвящено большое число работ, которые продолжают появляться и в настоящее время. Некоторые из них приведены в списке литературы к данной главе, а более полный перечень содержится в [2]. При выводе уравнений популяционной генетики мы с некоторыми вариациями будем следовать работе [3].

#### § 4.2. Уравнения динамики однолокусных менделевских популяций

Общая схема микроэволюции менделевских популяций, описанная в предыдущем параграфе, дает возможность изучить влияние на динамику генетических структур популяций как отдельных факторов эволюции, так и их совокупности. При этом одновременный учет всех факто-

ров делает модель чрезвычайно громоздкой и сложной для исследования. Поэтому в данном и следующем параграфах мы приведем уравнения популяционной генетики лишь для ряда частных случаев, анализ которых позволит сделать выводы, существенные с биологической точки зрения. Рассмотрим в начале простейший случай, когда генетическая структура панмиктической менделевской популяции определяется признаком, находящимся под контролем одного полиаллельного локуса. Пусть множество аллелей локуса  $\{A_1, A_2, \dots, A_n\}$  конечно и равно  $n$ . Тип гамет, несущей некоторый аллель, будем обозначать той же буквой  $A_i$  ( $i = 1, \dots, n$ ), что и сам аллель. Поскольку генотип зиготы представляет собой объединение генотипов гамет, ее сформировавших, то для зигот, образованных путем слияния гамет  $A_i$  и  $A_j$ , примем обозначение  $A_i A_j$ . Всего в популяции имеется  $\frac{n^2 - n}{2} + n = \frac{n(n+1)}{2}$  различных типов зигот,  $n$  из которых являются гомозиготами  $A_i A_i$  ( $i = 1, \dots, n$ ), а  $\frac{n^2 - n}{2}$  — гетерозиготами  $A_i A_j$  ( $i, j = 1, \dots, n; i \neq j$ ). Для начальных численностей гамет и зигот  $k$ -го поколения введем обозначения  $x_i^0(k)$  и  $z_{ij}^0(k)$ ; значения тех же величин после отбора соответственно обозначим через  $x_i(k)$  и  $z_{ij}(k)$ . Несмотря на то, что зиготы  $A_i A_j$  и  $A_j A_i$  биологически равнозначны, с целью удобства дальнейшего изложения целесообразно сохранить для них различные обозначения. То же самое относится и к их численностям. При этом мы считаем, что  $z_{ij}(k) = z_{ji}(k)$ , так что общее число гетерозигот  $A_i A_j$  в действительности равно  $2z_{ij}(k)$ . При таких обозначениях состояние популяции гамет  $k$ -го поколения описывается вектором

$$x(k) = \|x_1(k), x_2(k), \dots, x_n(k)\|^T, \quad (4.5)$$

а состояние популяции зигот — симметричной матрицей

$$z(k) = z^T(k) = \begin{vmatrix} z_{11}(k) & \dots & z_{1n}(k) \\ \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots \\ z_{n1}(k) & \dots & z_{nn}(k) \end{vmatrix}. \quad (4.6)$$

Параметры исследуемой модели являются просто конкретизацией тех величин, которые для общей схемы введены

в § 4.1. Назовем коэффициентом выживаемости зиготы  $A_i A_j$  величину

$$u_{ij} = \frac{z_{ij}(k)}{z_{ij}^0(k)}, \quad 0 \leq u_{ij} \leq 1, \quad (4.7)$$

т. е. отношение числа особей, доживших до репродуктивного периода к начальному числу оплодотворенных клеток. Эти величины по определению симметричны относительно перестановки индексов, т. е.  $u_{ij} = u_{ji}$ . Рассмотрим такой способ образования гамет зиготами, при котором не действуют никакие факторы, кроме простого менделевского расщепления. Зигота  $A_i A_j$  при этом образует в равном количестве только такие гаметы, из которых она сама была сформирована. Этот процесс естественно учесть, введя коэффициент гаметопродукции, зависящий лишь от генотипа особи:

$$h_{ij} = \frac{x_i^0(k)}{z_{ij}(k)} = \frac{x_j^0(k)}{z_{ij}(k)}. \quad (4.8)$$

Очевидно при этом, что каждая гомозиготная особь  $A_i A_i$  дает гаметы только типа  $A_i$  в количестве  $2h_{ii}$ , а гетерозиготная особь производит  $h_{ij}$  гамет  $A_i$  и  $h_{ij}$  гамет  $A_j$ . Коэффициенты гаметопродукции неотрицательны и симметричны относительно перестановки индексов:

$$h_{ij} \geq 0, \quad h_{ij} = h_{ji}. \quad (4.9)$$

Последнюю группу коэффициентов, которые необходимо ввести, следует по аналогии с (4.7) назвать коэффициентами выживаемости гамет и определить как

$$u_i = \frac{x_i(k)}{x_i^0(k)}, \quad 0 \leq u_i \leq 1. \quad (4.10)$$

Это доля гамет типа  $A_i$ , входящих в зиготы следующего поколения.

Все введенные коэффициенты  $u_{ij}$ ,  $h_{ij}$ ,  $u_i$  будем считать константами, не зависящими от численности генетических групп и от номера поколения.

Перейдем к выводу уравнений динамики. Для этого необходимо связать количество вновь образованных зигот  $z_{ij}^0(k)$  с численностями гамет  $i$ -го типа  $x_i(k)$  и количество

гамет  $x_i^0(k+1)$  с численностями зигот  $z_{ij}(k)$ . Для определения последней зависимости нужно просто вычислить число соответствующих гамет:

$$x_i^0(k+1) = 2 \sum_{j=1}^n h_{ij} z_{ij}(k). \quad (4.11)$$

Коэффициент 2 в последнем соотношении появился благодаря тому, что каждая гомозигота производит  $2h_{ii}$  гамет  $A_i$  и, кроме того, в соответствии с (4.8) по  $h_{ij}$  гамет производит каждая из гетерозигот  $A_i A_j$  и  $A_j A_i$ .

Процесс образования зигот следует рассмотреть несколько более подробно. Мы исследуем панмиктичную популяцию, т. е. тот случай, когда ей не навязаны никакие специальные механизмы, которые могли бы обусловить предпочтительность при встрече гамет. Считается, что территориально вся популяция сосредоточена достаточно компактно и что никаких географических или иных барьеров также не существует. Встречи любых двух гамет, образующих пару, при этом можно считать равновероятными. Иначе говоря, вероятность того, что гамета любого типа сформирует зиготу с гаметой некоторого фиксированного типа  $A_j$ , пропорциональна частоте этой последней в популяции, т. е. величине  $\frac{x_j(k)}{N_z(k)}$ . Поскольку число вновь сформированных зигот  $A_i A_j$  должно быть, кроме того, пропорционально числу гамет  $A_i$ , то

$$z_{ij}^0(k) = \frac{1}{2} x_i(k) \frac{x_j(k)}{N_z(k)}. \quad (4.12)$$

Появление множителя  $1/2$  в последнем выражении связано с тем обстоятельством, что в формировании одной зиготы участвуют две гаметы, так что число вновь сформированных зигот

$$N_z^0(k) = \sum_{i,j=1}^n z_{ij}^0(k) \quad (4.13)$$

вдвое меньше, чем общее число вошедших в них гамет

$$N(k) = \sum_{i=1}^n x_i(k). \text{ Действительно, просуммировав (4.12)}$$

по всем индексам, найдем

$$N_z^0(k) = \frac{1}{2} N(k). \quad (4.14)$$

Теперь с учетом выражений (4.7), (4.8), (4.10) — (4.12) получим уравнение динамики однолокусной менделевской популяции

$$x_i(k+1) = \frac{x_i(k)}{N(k)} \sum_{j=1}^n g_{ij} x_j(k), \quad (4.15)$$

где  $g_{ij} = u_i h_{ij} u_{ij}$  — коэффициенты приспособленности.

Просуммировав уравнения (4.15), получим уравнение, связывающее численности гамет  $x_i(k)$  с общим количеством гамет следующего поколения:

$$N(k+1) = \frac{1}{N(k)} \sum_{i,j=1}^n g_{ij} x_i(k) x_j(k). \quad (4.16)$$

Соотношения (4.15), (4.16) и являются исходными рекуррентными соотношениями, позволяющими проследить как за судьбой отдельных генов, так и за эволюцией популяции в целом.

Уравнения (4.15), (4.16) были выведены нами, исходя из рассмотрения конкретных биологических механизмов. Проанализируем их с точки зрения общих положений теории биологических популяций, рассмотренных в главе 2. Сопоставляя уравнения (4.15) и (2.47), нетрудно видеть, что полученная в этом параграфе система представляет собой частный случай общей системы уравнений, описывающих динамику произвольных групп в популяциях. Группой в данном случае является совокупность гамет одного типа, а приспособленность  $i$ -й группы в соответствии с (2.46) и (4.15) равна

$$g_i(x(k)) = \sum_{j=1}^n g_{ij} \frac{x_j(k)}{N(k)}. \quad (4.17)$$

Введем в рассмотрение новые переменные — частоты гамет типа  $A_i$ , формирующих зиготы:

$$p_i(k) = \frac{x_i(k)}{n} = \frac{x_i(k)}{N(k)}. \quad (4.18)$$

$$\sum_{j=1}^n x_j(k)$$

Теперь очевидно, что приспособленность гамет  $i$ -го типа зависит только от частот гамет в популяции и не зависит от ее численности:

$$g_i(p(k)) = \sum_{j=1}^n g_{ij} p_j(k), \quad (4.19)$$

где  $p(k) = \{p_1(k), \dots, p_n(k)\}$  — вектор частот гамет. Это означает, что популяция гамет однолокусной панмиктической менделевской популяции нейтральна. Приспособленность этой популяции в  $k$ -м поколении в соответствии с (2.47) и (4.19) равна

$$g(p(k)) = \sum_{i,j=1}^n g_{ij} p_i(k) p_j(k). \quad (4.20)$$

Учитывая нейтральный характер взаимодействия популяции со средой, можно сделать вывод о том, что внутренние взаимодействия в популяции могут быть конкурентными, консервативными или симбиотическими в зависимости от свойства выпуклости, вогнутости или линейности функции  $g(p)$  на симплексе

$$\sigma = \left\{ p \mid p \geq 0, \sum_{i=1}^n p_i = 1 \right\}.$$

Консервативный характер внутренние взаимодействия популяции в целом могут иметь, например, в случае, когда коэффициенты приспособленности имеют вид

$$g_{ij} = \frac{\alpha_i + \alpha_j}{2}. \quad (4.21)$$

В этом случае приспособленности групп особей

$$g_i(p) = \frac{1}{2} \left( \alpha_i + \sum_{j=1}^n \alpha_j p_j \right)$$

и функция приспособленности популяции в целом

$$g(p) = \sum_{i=1}^n p_i g_i(p) = \sum_{i=1}^n \alpha_i p_i \quad (4.22)$$

линейны. Если же все величины  $\alpha_i$  равны между собой,

$\alpha_i = \alpha_j = \alpha$ , то линейна на симплексе также приспособленность  $i$ -й группы, умноженная на соответствующую частоту, т. е.

$$p_i g_i(p) = \alpha p_i. \quad (4.23)$$

В этом частном случае консервативна как популяция в целом, так и все составляющие ее группы.

Обратимся теперь к интерпретации коэффициентов приспособленности. Нетрудно видеть, что

$$g_{ij} = h_{ij} u_i u_{ij} = \frac{x_i(k)}{z_{ij}^0(k)}. \quad (4.24)$$

Поэтому коэффициент приспособленности  $g_{ij}$  есть не что иное, как число гамет типа  $A_i$ , входящих в зиготы следующего поколения, которое приходится на одну исходную зиготу  $A_i A_j$ . Как видно из выражения (4.24), коэффициент  $g_{ij}$  представляет собой произведение трех сомножителей, отражающих три стороны действия естественного отбора: выживаемость зигот, гаметопродуктивность зигот и выживаемость гамет. Отметим, однако, что чаще всего происходит так, что гены, контролирующие развитие признаков взрослых особей, оказываются выключенными, когда они находятся в гаплоидном состоянии, т. е. в гамете. Поэтому, как правило, если по изучаемому признаку действует отбор на уровне зигот, то дифференциальным отбором на уровне гамет можно пренебречь и считать все  $u_i$  одинаковыми. Известны в то же время исключения из этого правила.

Коэффициенты приспособленности, отражающие отбор лишь на уровне зигот, впервые были введены Р. Фишером. Величины

$$s_{ij} = u_{ij} h_{ij} \quad (4.25)$$

будем называть поэтому фишеровскими приспособленностями особей  $A_i A_j$ . Значит, в случае, когда в популяции действует отбор лишь на уровне зигот, коэффициенты приспособленности особей с генотипом  $A_i A_j$  совпадают с фишеровскими, т. е.

$$g_{ij} = s_{ij}. \quad (4.26)$$

Учитывая, что  $s_{ij} = s_{ji}$ , приходим к выводу, что матрица фишеровских приспособленностей симметрична:

$$S = \begin{vmatrix} s_{11} & \dots & s_{1n} \\ s_{21} & \dots & s_{2n} \\ \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots \\ s_{n1} & \dots & s_{nn} \end{vmatrix} = S^T. \quad (4.27)$$

Коэффициенты приспособленностей для общего случая, учитывающего отбор зигот и гамет, были введены В. А. Ратнером [3, 4]. Матрица коэффициентов  $g_{ij}$  уже несимметрична. Однако нетрудно заметить, что матрица

$$G = \begin{vmatrix} g_{11} & \dots & g_{1n} \\ \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots \\ g_{n1} & \dots & g_{nn} \end{vmatrix} \quad (4.28)$$

представляет собой произведение диагональной матрицы, характеризующей дифференциальную выживаемость гамет:

$$U = \text{diag} \{u_1, \dots, u_n\} \quad (4.29)$$

на симметричную матрицу  $S$ :

$$G = US, \quad S = S^T, \quad (4.30)$$

Сопоставим коэффициенты приспособленности однокусной модели с коэффициентами, введенными для общего случая в главе 2. Нетрудно видеть, что матрица приспособленностей  $i$ -й группы популяции есть не что иное, как  $i$ -я строка матрицы  $G$ :

$$g_{i\cdot} = \| g_{i1}, \dots, g_{in} \|, \quad (4.31)$$

а матрица приспособленностей популяции в целом совпадает с введенной выше матрицей  $G$ .

В заключение параграфа перепишем уравнения динамики генетической структуры популяции, выбрав в качестве переменных частоты гамет и их общую численность.



С учетом (4.15), (4.16), (4.18) получим

$$\left. \begin{aligned} p_i(k+1) &= p_i(k) \frac{\sum_{j=1}^n g_{ij} p_j(k)}{g(p(k))} \quad (i = 1, \dots, n), \\ N(k+1) &= N(k) g(p(k)), \end{aligned} \right\} (4.32)$$

где  $g(p(k)) = \sum_{i,j=1}^n g_{ij} p_i(k) p_j(k)$  — приспособленность популяции. В таком виде эти уравнения и будут использоваться в дальнейшем. Отметим, что, хотя соотношения (4.32) описывают динамику структуры и численности популяции гамет, структура и численность популяции особей легко может быть определена с помощью соотношения (4.14), отражающего правила формирования зигот гаметами. Если через  $\pi_{ij}$  обозначить частоту особей, имеющих генотип  $A_i A_j$ , а через  $N_z$  — размер популяции особей, нетрудно получить

$$\left. \begin{aligned} \pi_{ij}^0(k) &= p_i(k) p_j(k), \\ N_z^0(k) &= \frac{1}{2} N(k), \end{aligned} \right\} (4.33)$$

где верхний индекс 0 означает, что эти переменные вычислены в момент образования зигот (до отбора). Напомним, что мы считаем число особей с генотипом  $A_i A_j$  равным числу особей с генотипом  $A_j A_i$  в популяции (т. е. общая частота гетерозигот  $A_i A_j$  и  $A_j A_i$  равна  $2\pi_{ij}^0(k) = 2p_i(k) p_j(k)$ ).

Уравнения (4.32) приводят еще к одному следствию, которое состоит в том, что популяция гамет является невосстанавливающей. Действительно, если в некотором поколении частота гаметы  $A_i$  равна нулю, то из (4.32) немедленно следует равенство нулю этой частоты и в следующем поколении. Последнее свойство относится лишь к популяции гамет, а не к популяции особей. Действительно, из того факта, что частота некоторого генотипа, например  $A_k A_l$ , равна нулю, вовсе не следует, что в следующем поколении он не появится. Особь с таким генотипом может появиться в результате скрещивания, например, особей  $A_i A_k$  и  $A_j A_l$ .

### § 4.3. Взаимодействие отбора с другими факторами эволюции

В этом параграфе мы выведем уравнения динамики для таких ситуаций, когда помимо отбора на уровне гамет и зигот в популяции имеют место другие факторы — рекомбинационный процесс, мутации, миграции особей. Кроме того, будут рассмотрены случаи внутривидового нарушения панмиксии, когда популяция имеет половую структуру или в ней осуществляется близкородственное скрещивание.

#### 1. Однолокусная полиаллельная популяция с инбридингом

Одним из факторов, приводящих к нарушению панмиксии, является инбридинг, т. е. предпочтительное скрещивание особей, состоящих в родстве. Причины инбридинга могут быть самыми различными. Например, в популяциях с ограниченной численностью всегда существует инбридинг, даже если особи скрещиваются случайно. Действительно, если популяция имеет конечную численность, то с течением времени все особи становятся родственными, и чем меньше размер популяции, тем быстрее происходит этот процесс. Распределение популяции по протяженному ареалу является дополнительной причиной инбридинга, поскольку с большей частотой скрещиваются особи, являющиеся соседями по ареалу. К другим причинам относится разделение популяции на семьи, колонии, стаи (стада). Наконец, регулярные системы инбридинга часто используются селекционерами при работе с искусственными популяциями.

К чему приводит учет инбридинга в моделях популяционной генетики? Очевидно, что гаметы, образуемые родственными особями с большей вероятностью окажутся одинаковыми, чем гаметы, образуемые особями, не состоящими в родстве. Инбридинг приводит поэтому к тому, что доля зигот, сформированных однотипными гаметами, оказывается более высокой, чем при панмиксии. Чтобы учесть этот факт, С. Райтом было введено понятие идентичности генов по происхождению. Два гена называются идентичными по происхождению, если оба они являются

дубликатами (без ошибок) одного исходного локуса, т. е. происходят от одного гена-предка, который в принципе может быть указан. Следует отметить, что идентичность генов никак не связана с их типом, а определяется лишь родословными несущих их особей. Идентичные по происхождению гены есть в каждой популяции. При панмиксии, когда встречи всех гамет равновероятны, идентичные гены встречаются в процессе формирования зигот друг с другом так же часто, как и с неидентичными. В то же время при близкородственном скрещивании это не так. В этом случае идентичные гены чаще встречаются друг с другом. Для учета этого обстоятельства введем, следуя С. Райту [23], коэффициент инбридинга  $\mathcal{F}(k)$ , представляющий собой вероятность того, что случайно выбранная из популяции зигота  $k$ -го поколения сформирована гаметами, несущими идентичные по происхождению гены (в дальнейшем такие гаметы будем просто называть идентичными). Ясно, что эта вероятность может изменяться от поколения к поколению. Поэтому коэффициент инбридинга в общем случае зависит от номера поколения  $k$ .

Для вывода уравнений динамики необходимо изменить по сравнению с ранее рассмотренным случаем правила формирования зигот гаметами. Все остальные соотношения предыдущей модели остаются в силе. В соответствии с определением коэффициента инбридинга имеем

$$z_{ii}^0(k) = \frac{1}{2} \mathcal{F}(k) x_i(k) \quad (i = 1, \dots, n) \quad (4.34)$$

для идентичных зигот и

$$z_{ij}^0(k) = \frac{1}{2} [1 - \mathcal{F}(k)] x_i(k) \frac{x_j(k)}{N(k)} \quad (i, j = 1, \dots, n) \quad (4.35)$$

для неидентичных. Поясним эти соотношения. Зиготы, формируемые идентичными гаметами, могут быть только гомозиготами, поскольку идентичные по происхождению гены, как очевидно, всегда представлены одинаковыми аллелями. Равенство (4.34) поэтому является просто следствием того, что число гомозигот определенного типа равно половине числа соответствующих гамет. Формула же (4.35) означает, что оставшаяся  $[1 - \mathcal{F}(k)]$ -я доля популяции панмиктична. Принимая во внимание, что последнее равенство справедливо при любых индексах

$i$  и  $j$ , окончательно получим

$$z_{ij}^0(k) = \begin{cases} \frac{1}{2} \mathcal{F}(k) x_i(k) + \frac{1}{2} [1 - \mathcal{F}(k)] \frac{x_i^2(k)}{N(k)} & \text{при } i = j, \\ \frac{1}{2} [1 - \mathcal{F}(k)] \frac{x_i(k) x_j(k)}{N(k)} & \text{при } i \neq j. \end{cases} \quad (4.36)$$

Уравнения динамики теперь легко получить, если учесть соотношения (4.7), (4.8), (4.10), (4.11) и (4.36):

$$\begin{aligned} x_i(k+1) &= x_i(k) \left\{ \mathcal{F}(k) g_{ii} + [1 - \mathcal{F}(k)] \sum_{j=1}^n g_{ij} \frac{x_j(k)}{N(k)} \right\} = \\ &= x_i(k) \sum_{j=1}^n \{ \mathcal{F}(k) g_{ii} + [1 - \mathcal{F}(k)] g_{ij} \} \frac{x_j(k)}{N(k)} \quad (i = 1, \dots, n), \end{aligned} \quad (4.37)$$

где, как и ранее,  $g_{ij} = u_i h_{ij} u_{ij}$ . Обозначим стоящие в фигурных скобках величины через  $g_{ij}^{\mathcal{F}}(k)$ :

$$g_{ij}^{\mathcal{F}}(k) = \mathcal{F}(k) g_{ii} + [1 - \mathcal{F}(k)] g_{ij}. \quad (4.38)$$

Тогда последняя система уравнений примет вид

$$x_i(k+1) = x_i(k) \sum_{j=1}^n g_{ij}^{\mathcal{F}}(k) \frac{x_j(k)}{N(k)} \quad (i = 1, \dots, n). \quad (4.39)$$

Уравнения (4.39) описывают процесс изменения генетической структуры полиаллельной менделевской популяции с инбридингом. По форме они аналогичны соотношениям (4.15), полученным нами ранее при исследовании панмиктичного случая. Различие двух систем заключается в том, что матрица приспособленностей, имеющая для данного случая вид

$$G^{\mathcal{F}} = \| g_{ii}^{\mathcal{F}}(k) + [1 - \mathcal{F}(k)] g_{ij} \|, \quad (4.40)$$

уже не сводится к произведению диагональной матрицы на некоторую симметричную. Другое отличие заключается в том, что элементы этой матрицы в общем случае зависят от номера поколения  $k$ .

Учитывая аналогию двух систем, мы не будем здесь делать подробный анализ уравнений (4.39). Приведем

лишь частотную форму записи этих уравнений:

$$\left. \begin{aligned} p_i(k+1) &= p_i(k) \frac{\sum_{j=1}^n g_{ij}^{\mathcal{F}}(k) p_j(k)}{g^{\mathcal{F}}(p(k))} \quad (i = 1, \dots, n), \\ N(k+1) &= N(k) g^{\mathcal{F}}(p(k)), \\ g^{\mathcal{F}}(p(k)) &= \sum_{i,j=1}^n g_{ij}^{\mathcal{F}}(k) p_i(k) p_j(k) \end{aligned} \right\} (4.41)$$

и соотношения для нахождения частот особей по частотам гамет:

$$\left. \begin{aligned} \pi_{ii}^0(k) &= p_i^2(k) - p_i(k) [1 - p_i(k)] \mathcal{F}(k) \quad (i = 1, \dots, n), \\ \pi_{ij}^0(k) &= p_i(k) p_j(k) - p_i(k) p_j(k) \mathcal{F}(k) \quad (i \neq j), \\ N_z^0(k) &= \frac{1}{2} N(k). \end{aligned} \right\} (4.42)$$

Отметим в заключение, что вычисление зависимости коэффициента инбридинга от номера поколения при той или иной системе скрещивания представляет собой самостоятельную и трудную задачу. В то же время, если эта система скрещивания не меняется, значение коэффициента инбридинга достаточно быстро сходится к некоторому установившемуся значению. Поэтому уравнения (4.40) (или (4.39)), как правило, исследуют в предположении, что

$$\mathcal{F}(k) = \mathcal{F} = \text{const.} \quad (4.43)$$

При дальнейшем анализе мы не будем нарушать этой традиции.

## 2. Учет взаимодействия мутационного процесса и отбора

Получающиеся в результате гаметогенеза гаметы (см. Приложение 2) могут отличаться от тех, которые в свое время сформировали зиготу. Одной из причин этого является мутационный процесс, состоящий в том, что под действием различных факторов гены могут менять свое состояние, т. е. одни аллели могут переходить в другие. Исследуем роль мутационного процесса в эволюции

биологических популяций, ибо именно он является поставщиком нового генетического материала в популяциях. Рассмотрим панмиктичную популяцию, генетическая структура которой определяется одним полиаллельным локусом и в которой мутационный процесс действует постоянно с некоторой заданной интенсивностью. Мы здесь исследуем несколько упрощенную ситуацию, предположив, что мутации не приводят к возникновению новых аллелей, а лишь переводят друг в друга уже имеющиеся. Очевидно, что это предположение не слишком обременительно, так как всегда можно считать, что любой вновь появившийся в результате мутаций аллель уже ранее присутствовал в популяции, имея при этом нулевую концентрацию.

Пусть имеется способная к размножению особь с генотипом  $A_i A_j$ . В отсутствие мутаций такие особи производили бы только гаметы типов  $A_i$  и  $A_j$ . Мутационный же процесс приводит к тому, что входящие в состав зиготы аллели могут независимо друг от друга превращаться в аллели иного типа. В модели этот процесс описывается с помощью коэффициентов мутирования  $\mu_{li}$ , которые имеют смысл частоты превращения гамет  $A_i$  в гаметы  $A_l$ . Очевидно, что

$$\sum_{l=1}^n \mu_{li} = 1 \quad (i, l = 1, \dots, n). \quad (4.44)$$

Отметим, что в реальных ситуациях коэффициент  $\mu_{ii}$  — соответствующий частоте, с которой аллель не меняется, является наибольшим среди всех  $\mu_{li}$  ( $l \neq i$ ), так как порядок интенсивности мутаций в природных условиях составляет величину  $10^{-6} \div 10^{-8}$  на локус на гамету на поколение.

Обозначим, как и ранее,  $x_i^0(k)$  — число гамет, появившихся до возникновения мутаций;  $x_{li}^0(k)$  — число гамет типа  $l$ , возникших из гамет типа  $i$  в результате мутирования. Тогда очевидно, что

$$\mu_{li} = \frac{x_{li}^0(k)}{x_i^0(k)} \quad (i, l = 1, \dots, n). \quad (4.45)$$

Эти последние соотношения нужно добавить к выведен-

ной в § 4.2 системе уравнений, описывающих один шаг микроэволюции однолокусных популяций, т. е. к уравнениям (4.7), (4.8), (4.10) и (4.14). Опуская промежуточные выкладки, запишем лишь конечный результат:

$$x_l(k+1) = \sum_{i,j=1}^n g_{ij}^l \frac{x_i(k)x_j(k)}{N(k)} \quad (l = 1, \dots, n), \quad (4.46)$$

где  $g_{ij}^l = \frac{u_l(\mu_{li} + \mu_{lj})}{2} h_{ij} u_{ij}$  — коэффициенты приспособленностей.

В соответствии с результатами общей теории приспособленность  $l$ -й группы популяции в данном случае равна

$$g_l = \frac{1}{x_l(k)} \sum_{i,j=1}^n g_{ij}^l \frac{x_i(k)x_j(k)}{N(k)} \quad (4.47)$$

или, в частотном представлении,

$$g_l(p(k)) = \frac{1}{p_l(k)} \sum_{i,j=1}^n g_{ij}^l p_i(k)p_j(k). \quad (4.48)$$

Последнее соотношение означает, что популяция гамет является нейтральной. Каждая группа гамет имеет при этом свою матрицу приспособленностей

$$G^l = \begin{pmatrix} g_{11}^l & \dots & g_{1n}^l \\ \vdots & & \vdots \\ g_{n1}^l & \dots & g_{nn}^l \end{pmatrix} = u_l \begin{pmatrix} \mu_{l1} h_{11} u_{11} & \frac{\mu_{l1} + \mu_{l2}}{2} h_{12} u_{12} & \dots \\ \frac{\mu_{l2} + \mu_{l1}}{2} h_{21} u_{21} & \mu_{l2} h_{22} u_{22} & \dots \\ \dots & \dots & \dots \end{pmatrix}, \quad (4.49)$$

являющуюся симметричной. В зависимости от вида этой матрицы  $l$ -я группа популяции может быть консервативной, конкурентной или симбиотической. Приспособленность популяции  $g^l(p(k))$  равна

$$g^l(p(k)) = \sum_{l=1}^n p_l(k) g_l(p(k)) = \sum_{i,j=1}^n \left( \sum_{l=1}^n g_{ij}^l \right) p_i(k)p_j(k). \quad (4.50)$$

Поскольку коэффициенты приспособленностей популяции

В целом

$$g_{ij}^{\mu} = \sum_{l=1}^n g_{ij}^l \quad (4.51)$$

симметричны по отношению к перестановке индексов  $i$  и  $j$ , то матрица приспособленностей популяции, которую мы обозначим через  $G^{\mu}$ , симметрична:

$$G^{\mu} = \|g_{ij}^{\mu}\|_{n \times n} = \sum_{l=1}^n G^l = (G^{\mu})^T. \quad (4.52)$$

В заключение этого пункта запишем уравнения динамики в частотном представлении:

$$\left. \begin{aligned} p_l(k+1) &= \frac{1}{g^{\mu}(p(k))} \sum_{i,j=1}^n g_{ij}^l p_i(k) p_j(k) \quad (l = 1, 2, \dots, n), \\ N(k+1) &= N(k) g^{\mu}(p(k)), \\ g^{\mu}(p(k)) &= \sum_{i,j=1}^n g_{ij}^{\mu} p_i(k) p_j(k). \end{aligned} \right\} \quad (4.53)$$

Нетрудно видеть, что популяция гамет в данном случае является восстанавливающей, если только не выполнено условие

$$\mu_{ii} = \delta_{ii},$$

где  $\delta_{ii}$  — символ Кронекера. Действительно, отсутствие аллеля в некотором  $k$ -м поколении не означает, что он не сможет появиться в последующем. Его появление оказывается возможным благодаря мутационному процессу.

### 3. Учет взаимодействия рекомбинационного процесса и отбора

Рекомбинационный процесс — это еще одна из причин, следствием которых является то, что производимые особями гаметы отличаются от первоначальных, т. е. от гамет, сформировавших в свое время зиготу этой особи. Рекомбинации реализуются путем обмена в диплоидном наборе гомологичных участков двух хромосом.



Поэтому рекомбинационный процесс может влиять на динамику популяции только по таким признакам, которые контролируются не менее чем двумя локусами.

В данном разделе мы выведем уравнения для случая, когда некоторый признак в популяции находится под контролем двух сцепленных между собой полиаллельных локусов  $\{A_1, \dots, A_{n_1}\}$  и  $\{B_1, \dots, B_{n_2}\}$ . Гаметы, которые в первом локусе несут аллель  $A_i$ , а во втором — аллель  $B_j$ , обозначим через  $A_iB_j$ ; для зигот, сформированных гаметами  $A_iB_j$  и  $A_lB_m$ , примем обозначение  $\frac{A_iB_j}{A_lB_m}$ . Также, как и в § 1 этой главы, будем выделять число вновь образованных гамет и зигот —  $x_{ij}^0$  и  $z^0 \binom{ij}{lm}$  и число гамет и зигот, прошедших «горнило отбора» —  $x_{ij}$  и  $z \binom{ij}{lm}$ .

Суть рекомбинационного процесса в двухлокусном случае состоит в том, что особь с генотипом  $\frac{A_iB_j}{A_lB_m}$  может производить как нерекомбинантные ( $A_iB_j$  и  $A_lB_m$ ), так и рекомбинантные ( $A_iB_m$  и  $A_lB_j$ ) гаметы (рис. 4.2). Очевидно, что рекомбинанты идентифицируемы только у двойных гетерозигот; если в гетерозиготе отличны лишь

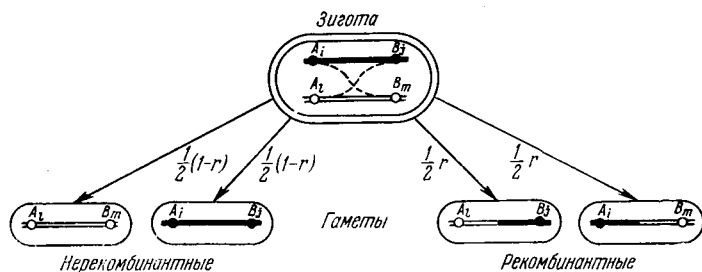


Рис. 4.2.

аллели одного из локусов, рекомбинантные и нерекомбинантные гаметы не отличаются друг от друга. Частоты рекомбинаций будем учитывать с помощью коэффициента  $r$ , называемого коэффициентом рекомбинации и равно численно отношению числа рекомбинантных гамет к общему числу гамет, производимых особью.

Определим параметры модели. Коэффициенты выживаемости гамет задаются соотношениями

$$u_{ij} = \frac{x_{ij}(k)}{x_{ij}^0(k)}, \quad 0 \leq u_{ij} \leq 1 \quad (i = 1, \dots, n_1; \quad j = 1, \dots, n_2). \quad (4.54)$$

Предполагается, что  $u_{ij}$  не зависят от номера поколения и от структуры популяции. Пусть гетерозиготы  $\frac{A_i B_j}{A_l B_m}$  дают нерекомбинантные  $A_i B_j$ ,  $A_l B_m$  и рекомбинантные  $A_i B_m$ ,  $A_l B_j$  гаметы в количествах  $x_{ij}^0(ij)$ ,  $x_{lm}^0(lm)$ ,  $x_{im}^0(ij)$ ,  $x_{lj}^0(lm)$ , где  $x^0(ij)$  — число всех гамет, образованных одной зиготой. Тогда коэффициент рекомбинации можно определить как

$$r = \frac{x_{im}^0(ij) + x_{lj}^0(lm)}{x^0(ij)}. \quad (4.55)$$

Поскольку рекомбинации симметричны по отношению к перестановке пар индексов  $(ij)$ ,  $(lm)$  и соответственно  $(im)$ ,  $(lj)$ , получим также

$$r = \frac{2x_{im}^0(ij)}{x^0(ij)} = \frac{2x_{im}^0(lm)}{x^0(lm)}. \quad (4.56)$$

Коэффициент  $r$  будем считать не зависящим от генотипа зигот и от структуры популяции. Коэффициент гаметопродукции вводится прежним способом

$$h_{lm}^{ij} = \frac{x^0(ij)}{z(ij)}, \quad (4.57)$$

причем в случае, если отсутствует эффект положения генов, коэффициенты  $h(ij)$  симметричны по отношению к перестановке индексов каждого локуса:

$$h_{lm}^{ij} = h_{ij}^{lm} = h_{ij}^{lm} = h_{lm}^{ij}. \quad (4.58)$$

Аналогично предыдущему вводятся коэффициенты выживаемости зигот  $u_{lm}^{ij}$ , для которых при отсутствии эффекта положения генов выполняются равенства

$$u_{lm}^{ij} = u_{lj}^{im} = u_{ij}^{lm} = u_{im}^{lj}. \quad (4.59)$$

Наконец, точно так же как и ранее, описывается процесс панмиктического образования зигот из гамет:

$$z_{lm}^{ij}(k) = \frac{x_{ij}(k)x_{lm}(k)}{2N(k)}, \quad (4.60)$$

где  $N(k)$  — общее число выживших гамет.

Повторяя выкладки предшествующего параграфа, получим уравнения динамики двухлокусной популяции в виде

$$\begin{aligned} x_{ij}(k+1) = & (1-r) \sum_{l=1}^{n_1} \sum_{m=1}^{n_2} u_{ij} s_{lm}^{ij} \frac{x_{ij}(k)x_{lm}(k)}{N(k)} + \\ & + r \sum_{l=1}^{n_1} \sum_{m=1}^{n_2} u_{ij} s_{lj}^{im} \frac{x_{im}(k)x_{lj}(k)}{N(k)} \quad (i=1, \dots, n_1; \quad j=1, \dots, n_2), \end{aligned} \quad (4.61)$$

где, как и ранее, фишеровские приспособленности зигот определены равенствами

$$s_{lm}^{ij} = h_{lm}^{ij} u_{lm}^{ij}; \quad s_{lj}^{im} = h_{lj}^{im} u_{lj}^{im}. \quad (4.62)$$

Отметим, что при отсутствии эффекта положения генов эти коэффициенты равны, т. е.  $s_{lm}^{ij} = s_{lj}^{im}$ . В этом наиболее распространенном случае уравнения (4.62) можно переписать, упростив обозначения, в виде

$$\begin{aligned} x_{ij}(k+1) = & \sum_{l=1}^{n_1} \sum_{m=1}^{n_2} g_{lm}^{ij} \left[ (1-r) \frac{x_{ij}(k)x_{lm}(k)}{N(k)} + \right. \\ & \left. + r \frac{x_{im}(k)x_{lj}(k)}{N(k)} \right] \quad (i=1, \dots, n_1; \quad j=1, \dots, n_2), \end{aligned} \quad (4.63)$$

где

$$g_{lm}^{ij} = u_{ij} s_{lm}^{ij}$$

Очевидно, что при  $r=0$  уравнения (4.63) с точностью до обозначений совпадают с системой (4.15), описывающей динамику полиаллельной популяции в однолокусном случае. Число различных типов гамет в популяции, определяющее размерность модели, равно произведению  $n_1 n_2$ .

Уравнения (4.63) можно привести к более симметричному виду, перейдя к векторам и матрицам блочного типа. Это будет сделано ниже, там, где пойдет речь об устойчивости положений равновесия рассматриваемой модели. Здесь же мы ограничимся лишь анализом системы (4.63), аналогичным тому, который ранее был выполнен по отношению к более простым случаям.

Частоты гамет в популяции, как и прежде, определим равенствами

$$p_{ij}(k) = \frac{x_{ij}(k)}{N(k)} = \frac{x_{ij}(k)}{\sum_{l=1}^{n_1} \sum_{m=1}^{n_2} x_{lm}(k)} \quad (i = 1, \dots, n_1; j = 1, \dots, n_2). \quad (4.64)$$

Сравнивая уравнения (4.63) и (2.46), найдем выражение для приспособленности гамет типа  $A_i B_j$  в двухлокусной панмиктической популяции с рекомбинациями

$$g_{ij} = (1-r) \sum_{l=1}^{n_1} \sum_{m=1}^{n_2} g_{lm}^{ij} \frac{x_{ij}(k) x_{lm}(k)}{N(k)} + r \sum_{l=1}^{n_1} \sum_{m=1}^{n_2} g_{lm}^{ij} \frac{x_{im}(k) x_{lj}(k)}{N(k)} = g_{ij}(p(k)). \quad (4.65)$$

Как видно из данного уравнения популяция гамет является нейтральной, а ее приспособленность  $g^r(p(k))$  равна

$$g^r(p(k)) = \sum_{i,l=1}^{n_1} \sum_{j,m=1}^{n_2} [(1-r) g_{lm}^{ij} p_{ij}(k) p_{lm}(k) + r g_{lm}^{ij} p_{im}(k) p_{lj}(k)].$$

Введем в рассмотрение коэффициенты приспособленностей

$$g^r \binom{ij}{lm} = (1-r) g_{lm}^{ij} + r g_{lj}^{im}. \quad (4.66)$$

Тогда последнее выражение после несложных преобразований примет вид

$$g^r(p(k)) = \sum_{i,l=1}^{n_1} \sum_{j,m=1}^{n_2} g^r \binom{ij}{lm} p_{ij}(k) p_{lm}(k). \quad (4.67)$$

Отметим, что при отсутствии отбора на уровне гамет и

эффекта положения генов коэффициенты приспособленностей  $g^r \binom{ij}{lm}$  превращаются в фишеровские приспособленности  $s_{lm}^{ij}$ . Перейдем к частотному описанию. На основании (4.63) и (4.64) получим

$$p_{ij}(k+1) = \frac{N(k)}{N(k+1)} \sum_{l=1}^{n_1} \sum_{m=1}^{n_2} g_{lm}^{ij} [(1-r)p_{ij}(k)p_{lm}(k) + r p_{im}(k)p_{lj}(k)] \quad (i=1, \dots, n_1; j=1, \dots, n_2).$$

Суммируя эти уравнения по всем  $i$  и  $j$  и учитывая, что

$$\sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} p_{ij}(k) = 1, \text{ получим равенство}$$

$$\frac{N(k+1)}{N(k)} = g^r(p(k)).$$

Наконец, принимая во внимание соотношение (4.67), окончательно найдем

$$\left. \begin{aligned} p_{ij}(k+1) &= \\ &= \frac{1}{g^r(p(k))} \sum_{l=1}^{n_1} \sum_{m=1}^{n_2} g_{lm}^{ij} [(1-r)p_{ij}(k)p_{lm}(k) + r p_{im}(k)p_{lj}(k)], \\ N(k+1) &= N(k) g^r(p(k)) \quad (i=1, \dots, n_1; j=1, \dots, n_2), \\ g^r(p(k)) &= \sum_{i, l=1}^{n_1} \sum_{j, m=1}^{n_2} g_{lm}^{ij} [(1-r)p_{ij}(k)p_{lm}(k) + r p_{im}(k)p_{lj}(k)]. \end{aligned} \right\} (4.68)$$

Подчеркнем, что уравнения (4.68) выведены в предположении, что положение генов на хромосоме не влияет на выживаемость зигот и гаметопродуктивность соответствующих особей. Особи (и зиготы) с генотипами  $\frac{A_i B_j}{A_l B_m}$

и  $\frac{A_i B_m}{A_l B_j}$  при этом биологически идентичны. Если отсутствует также отбор на уровне гамет, то вместо уравнений

(4.68) удобно записать

$$\left. \begin{aligned}
 p_{ij}(k+1) &= \frac{1}{g^r(p(k))} \left[ p_{ij}(k) \sum_{l=1}^{n_1} \sum_{m=1}^{n_2} s_{lm}^{ij} p_{lm}(k) + \right. \\
 &+ r \sum_{l=1}^{n_1} \sum_{m=1}^{n_2} (p_{lm}(k) p_{ij}(k) - p_{ij}(k) p_{lm}(k)) s_{lm}^{ij} \left. \right], \\
 N(k+1) &= N(k) g^r(p(k)), \\
 g^r(p(k)) &= \sum_{i,l=1}^{n_1} \sum_{j,m=1}^{n_2} s_{lm}^{ij} p_{ij}(k) p_{lm}(k).
 \end{aligned} \right\} (4.69)$$

Интересно отметить, что в данном случае приспособленность популяции гамет, определяющая темп ее размножения, не зависит от величины коэффициента рекомбинации и по форме совпадает с приспособленностью популяции для однолокусного случая. Популяция двухлокусных гамет при наличии рекомбинационного процесса является восстанавливающей. Если гаметы некоторого типа в данном поколении отсутствуют, то в следующем поколении они могут появиться за счет рекомбинаций. Это непосредственно следует также из уравнений (4.68) и (4.69).

#### 4. Взаимодействие миграций и отбора в популяции, состоящей из подпопуляций

Многие реальные биологические популяции существуют не как единое целое, а в виде отдельных достаточно многочисленных групп особей, обитающих в различных экологических нишах. Часто этот факт связан с той или иной степенью изолированности возможных мест обитания особей. Условия обитания в различных нишах, а значит, и условия внешней среды для разных подпопуляций могут быть различны. Это приводит к тому, что давление отбора в подпопуляциях оказывается направленным неодинаково, так что генетическая структура каждой подпопуляции изменяется по-своему. Изоляция подпопуляций, однако, в большинстве случаев не бывает полной. Между нишами происходят миграции особей, приводя-

щие к обмену генетическим материалом, что позволяет говорить о единой популяции, обладающей общим генофондом, но состоящей из нескольких частей. Разбиение популяции на такие части определяет в ней, помимо генетической, еще одну структуру. Эта вторая структура связана с расселением особей по различным нишам. Исследование случая миграций интересно в связи с тем, что часто образование новых видов начинается с географической или иной изоляции частей популяции, представлявшей первоначально единое целое.

Рассмотрим популяцию особей, обитающих в нескольких нишах. Пусть, после того как произошел отбор зигот, который в разных нишах может быть различным, выжившие особи могут мигрировать из одной ниши в другую. В момент размножения миграции не осуществляются, а размножение внутри каждой ниши является панмиктическим. Уравнения выведем для того случая, когда признак, определяющий генетическую структуру популяции, находится под контролем одного полиаллельного локуса. Перенумеруем ниши, составляющие места обитания групп популяции от 1 до  $\rho$ . Тогда через  $x_i^v(k)$  ( $i=1, \dots, n$ ;  $v=1, \dots, \rho$ ) естественно обозначить число гамет  $A_i$   $k$ -го поколения в нише  $v$ , а через  $z_{ij}^v(k)$  — число зигот типа  $A_i A_j$  в той же нише. Константы миграции определим как долю особей, мигрировавших из ниши с номером  $v$  в нишу  $\eta$ :

$$m_{ij}^{v\eta} = \frac{z_{ij}^{v\eta}(k)}{z_{ij}^v(k)} \quad (v, \eta = 1, \dots, \rho). \quad (4.70)$$

Очевидно, что  $m_{ij}^{v\eta} = m_{ji}^{v\eta}$  и  $\sum_{\eta=1}^{\rho} m_{ij}^{v\eta} = 1$ . Обозначим число особей в каждой нише после миграции через  $\tilde{z}_{ij}^v(k)$ . Тогда

$$\begin{aligned} \tilde{z}_{ij}^v(k) &= z_{ij}^v(k) + \sum_{\eta \neq v}^{\rho} z_{ij}^{\eta v}(k) - \sum_{\eta \neq v}^{\rho} z_{ij}^{v\eta}(k) = \\ &= z_{ij}^v(k) \left[ 1 - \sum_{\eta \neq v}^{\rho} m_{ij}^{v\eta} \right] + \sum_{\eta \neq v}^{\rho} m_{ij}^{\eta v} z_{ij}^{\eta}(k). \end{aligned}$$

Все остальные переменные и параметры модели опреде-

ляются так же, как и ранее, только теперь они становятся зависящими от номера ниши ( $u_i^v$ ,  $h_{ij}^v$  и т. д.). Очевидно, что правила образования зигот из гамет задаются локально по нишам. Повторяя с незначительными усложнениями выкладки § 4.2, нетрудно получить уравнения, связывающие численности гамет в двух смежных поколениях:

$$x_i^\eta(k+1) = \sum_{v=1}^{\rho} x_i^v(k) \sum_{j=1}^n m_{ij}^{v\eta} u_i^\eta h_{ij}^\eta u_{ij}^v \frac{x_j^v(k)}{N^v(k)}, \quad (4.71)$$

где  $N^v(k) = \sum_{i=1}^n x_i^v(k)$ . Введем обозначения

$$g_{ij}^{v\eta} = m_{ij}^{v\eta} u_i^\eta h_{ij}^\eta u_{ij}^v. \quad (4.72)$$

Параметры  $g_{ij}^{v\eta}$  будем называть коэффициентами приспособленностей. Они имеют смысл числа гамет типа  $A_i$ , формирующих зиготы  $(k+1)$ -го поколения в нише с номером  $\eta$ , приходящихся на одну зиготу типа  $A_i A_j$ , появившуюся в начале  $k$ -го поколения в нише с номером  $v$ . Сопоставляя уравнение (4.71) с уравнениями общей теории популяции (2.46), найдем для приспособленностей гамет  $g_i^\eta$  в нише  $\eta$  выражение

$$g_i^\eta = \frac{1}{x_i^\eta(k)} \sum_{v=1}^{\rho} \sum_{j=1}^n g_{ij}^{v\eta} \frac{x_j^v(k)}{N^v(k)}. \quad (4.73)$$

Докажем, что приспособленность  $g_i^\eta$  не зависит от общей численности гамет, а определяется лишь структурой популяции. Введем переменные  $N^v(k)$ , характеризующие общее количество гамет  $k$ -го поколения:

$$N(k) = \sum_{v=1}^{\rho} N^v(k) = \sum_{v=1}^{\rho} \sum_{i=1}^n x_i^v(k) \quad (4.74)$$

и абсолютные частоты гамет  $A_i$ , формирующих зиготы в нише  $v$ :

$$p_i^v(k) = \frac{x_i^v(k)}{N^v(k)} \quad (i = 1, \dots, n; v = 1, \dots, \rho). \quad (4.75)$$



Тогда вместо соотношения (4.73) получим

$$g_i^n = \frac{1}{p_i^n(k)} \sum_{v=1}^{\rho} \sum_{j=1}^n g_{ij}^{v\eta} \frac{p_i^v(k) p_j^v(k)}{\sum_{l=1}^n p_l^v(k)}. \quad (4.76)$$

Так как правая часть этого выражения зависит только от частот гамет, а не от их численностей, то популяция гамет в изучаемом нами случае нейтральна. Ее приспособленность  $g^M(p(k))$  равна

$$\begin{aligned} g^M(p(k)) &= \sum_{\eta=1}^{\rho} \sum_{i=1}^n p_i^{\eta}(k) g_i^{\eta}(p(k)) = \\ &= \sum_{v, \eta=1}^{\rho} \sum_{i, j=1}^n g_{ij}^{v\eta} \frac{p_i^v(k) p_j^v(k)}{\sum_{l=1}^n p_l^v(k)}. \end{aligned} \quad (4.77)$$

Отметим, что появление в знаменателе выражения  $\sum_{l=1}^n p_l^v(k)$  приводит к тому, что приспособленность популяции отличается от квадратичной формы. Это является следствием того обстоятельства, что процесс миграции особей не относится к типу парного взаимодействия. Квадратичность  $g^M(p(k))$  может быть обеспечена лишь в том случае, если в популяции существует некоторый механизм, обеспечивающий постоянство частот гамет в каждой нише  $\sum_{l=1}^n p_l^v(k) = \text{const}$ . Отметим, что модель микроэволюции с учетом миграций особей является единственным исключением, выпадающим из общей схемы динамических взаимодействий в популяциях, исследованной нами в главе 2.

Перейдем к уравнениям динамики в частотной форме. С учетом выражений (4.71), (4.74), (4.75) и условия нормировки

$$\sum_{\eta=1}^{\rho} \sum_{i=1}^n p_i^{\eta}(k) = 1,$$

эта система примет вид

$$\left. \begin{aligned} p_i^\eta(k+1) &= \frac{1}{g^M(p(k))} \sum_{\nu=1}^{\rho} \sum_{j=1}^n g_{ij}^{\nu\eta} \frac{p_i^\nu(k) p_j^\nu(k)}{\sum_{l=1}^n p_l^\nu(k)} \\ (i &= 1, \dots, n; \eta = 1, \dots, \rho), \\ N(k+1) &= N(k) g^M(p(k)), \\ g^M(p(k)) &= \sum_{\nu=1}^{\rho} \sum_{i,j=1}^n g_{ij}^{\nu\eta} \frac{p_i^\nu(k) p_j^\nu(k)}{\sum_l p_l^\nu(k)}. \end{aligned} \right\} (4.78)$$

Популяция гамет в данном случае является невозстанавливающей по отношению к группам гамет, принадлежащих определенному генотипу: если в каком-либо поколении гаметы  $i$ -го типа отсутствуют во всех нишах, то они не появятся в популяции. Иначе говоря, из справедливости равенства

$$\sum_{\nu=1}^{\rho} p_i^\nu(k) = 0$$

для  $k$ -го поколения следует, что оно выполняется и для всех последующих поколений. Однако по отношению к классам гамет, принадлежащих определенной нише, это не так. Благодаря миграциям ниша, свободная в некотором поколении, может оказаться занятой в последующем.

Популяции особей, обитающих в различных экологических нишах, а значит, и популяции гамет, формирующих зиготы этих особей, имеют две структуры, одна из которых связана с расселением по нишам, а другая — с наличием различных генотипов. Поэтому в данном случае, кроме абсолютных частот  $p_i^\eta$ , характеризующих двойную структуру популяции, можно рассматривать и относительные частоты  $q_i^\eta$ . Эти частоты будут иметь смысл относительного числа гамет типа  $A_i$  среди всех гамет, формирующих зиготы в нише с номером  $\eta$ :

$$q_i^\eta = \frac{p_i^\eta}{\sum_j p_j^\eta} \quad (i = 1, \dots, n; \eta = 1, \dots, \rho).$$

Если подставить эти выражения в систему уравнений для динамики абсолютных частот (4.78), то можно увидеть, что относительные частоты  $(k + 1)$ -го поколения не выражаются только через относительные частоты  $k$ -го поколения, а именно:

$$q_i^n(k+1) = \frac{p_i^n(k+1)}{\sum_{i=1}^p p_i^n(k+1)} = \frac{\sum_{v=1}^p \sum_{j=1}^n g_{ij}^{vn} q_i^v(k) p_j^n(k)}{\sum_{v=1}^p \sum_{i,j=1}^n g_{ij}^{vn} q_i^v(k) p_j^n(k)}.$$

Это означает, что популяция гамет, формирующих зиготы в различных нишах, содержит неразделяющиеся классы.

### 5. Однолокусная полиаллельная популяция с половой структурой

При выводе уравнений динамики популяций в предыдущих случаях мы предполагали, что скрещиваться друг с другом и давать потомство могут любые две особи, достигшие стадии размножения. Хотя для ряда живых организмов (например, для многих видов растений) такое допущение справедливо, у большинства менделевских популяций процесс размножения протекает иначе. Они имеют, как правило, половую структуру, и скрещивание может осуществляться только между особями разного пола. Механизм наследования признаков, зависящих от пола, описан в Приложении 2. Для построения модели остается пояснить некоторые детали. Предположим, что женский пол является гомогаметным, а мужской — гетерогаметным. Это означает, что определяющие пол хромосомы (половые хромосомы) у женского пола гомологичны, а у мужского — нет. Если зигота (а следовательно, и все клетки) некоторой особи содержит пару хромосом XX, то особь является самкой; если же зигота содержит пару хромосом XY, то данная особь — самец. Заметим, что в тех случаях, когда некоторый признак контролируется генами, расположенными на неполовых хромосомах (аутосомах), и проявление этих генов не зависит от пола несущей их особи, то динамика генетической структуры популяции по такому признаку никак

не связана с ее половой структурой. Именно такая ситуация и была описана в предыдущих параграфах. Поэтому все предшествующие модели пригодны для исследования динамики как бесполок популяций, так и двуполок популяций в случае, если признак, по которому осуществляется отбор, не зависит от пола особи. Исследуем теперь случай зависящих от пола признаков.

Существует два типа признаков, зависящих от пола. К одному из них принадлежат те, которые контролируются генами, расположенными на аутосомах, т. е. наследуемые как обычные признаки, но формируемые по-разному в зависимости от пола особи. Такие признаки носят название ограниченных полом. К другому типу принадлежат признаки, контролируемые непосредственно генами, расположенными на половых хромосомах. Они называются сцепленными с полом. В таких случаях, как правило, контролирующие признак гены расположены на X-хромосоме и отсутствуют на Y-хромосоме.

При построении математических моделей динамики популяции в случае зависящих от пола признаков необходимо учитывать ряд обстоятельств, связанных с особенностями полового размножения. Во-первых, участвовать в формировании зиготы могут только гаметы, образованные особями противоположных полов. Во-вторых, сформированная зигота может быть как зиготой самки, так и зиготой самца. Частота, с которой реализуется тот или иной из вариантов, определяется соотношениями, в которых встречаются в зиготах половые хромосомы. Кроме того, мы будем предполагать, что в популяциях осуществляется такая система скрещивания, при которой гаметы противоположных полов равнодоступны друг другу, т. е. реализуется своеобразная панмиксия. И, наконец, примем, что число гамет, производимых самцами, намного превышает число гамет, производимых самками, т. е. численность популяции потомков лимитируется числом родителей — самок. В большинстве реальных популяций так чаще всего и бывает.

В моделях динамики популяции для зависящих от пола признаков (как и в случае признаков, не зависящих от пола) должен учитываться процесс, который протекает в популяции от момента появления новых зигот до образования гамет и формирования зигот следующего поко-

ления. Элементарные акты этого процесса могут быть при этом учтены так же, как и прежде, с тем отличием, что все характеризующие их коэффициенты должны вводиться раздельно для особей каждого пола. В момент размножения, как и ранее, наряду с популяцией особей существует популяция гамет, формирующих зиготы следующего поколения. Эта популяция более удобна для исследования, чем популяция особей. Однако в рассматриваемом случае она состоит из двух подпопуляций (классов): женских гамет, т. е. тех, которые были образованы самками, и мужских, т. е. тех, которые были образованы самцами. Кроме того, правила формирования зигот гаметами должны быть несколько видоизменены с учетом особенностей полового размножения.

Рассмотрим сначала динамику популяции для случая ограниченных полом признаков. Пусть этот признак контролируется одним полиаллельным локусом, расположенным на аутосоме (т. е. на неполовой хромосоме). Обозначим множество аллелей данного локуса через  $\{A_1, A_2, \dots, A_n\}$ . Пусть  $z_{ij}^{\varnothing}(k)$  — число появившихся в начале  $k$ -го поколения самок с генотипом  $A_i A_j$ , а  $z_{ij}^{\sigma}(k)$  — число появившихся самцов. Пусть далее  $x_i^{\varnothing}(k+1)$  — количество женских гамет типа  $A_i$ , формирующих зиготы  $(k+1)$ -го поколения, а  $x_i^{\sigma}(k+1)$  — количество аналогичных мужских гамет. Между этими величинами, по аналогии с моделью однолокусной панмиктической популяции без половой структуры, могут быть установлены следующие соотношения:

$$\left. \begin{aligned} x_i^{\varnothing}(k+1) &= \sum_{j=1}^n u_{ij}^{\varnothing} h_{ij}^{\varnothing} u_i^{\varnothing} z_{ij}^{\varnothing}(k), \\ x_i^{\sigma}(k+1) &= \sum_{j=1}^n u_{ij}^{\sigma} h_{ij}^{\sigma} u_i^{\sigma} z_{ij}^{\sigma}(k). \end{aligned} \right\} (4.79)$$

Все входящие в уравнения (4.79) параметры — это уже известные нам коэффициенты выживаемости зигот, гаметопродукции и выживаемости гамет. Только теперь они зависят от пола. Отметим, что здесь при гаметообразовании не учитываются никакие иные процессы, кроме простого менделевского расщепления.

При выводе соотношений, описывающих правила формирования зигот гаметами, необходимо учитывать перечисленные выше обстоятельства, связанные с особенностями полового размножения. Для случая ограниченных полом признаков с целью простоты мы будем считать, что число новорожденных самок в каждом поколении равно числу новорожденных самцов, т. е. каждая вновь сформированная зигота с вероятностью  $1/2$  является зиготой самки и с вероятностью  $1/2$  — зиготой самца. Правила формирования зигот гаметами для ограниченных полом признаков будут иметь следующий вид:

$$\left. \begin{aligned} z_{ij}^{\varnothing 0}(k) &= \frac{1}{2} x_i^{\varnothing}(k) \frac{x_j^{\sigma}(k)}{N^{\sigma}(k)}, \\ z_{ij}^{\sigma 0}(k) &= \frac{1}{2} x_i^{\sigma}(k) \frac{x_j^{\varnothing}(k)}{N^{\varnothing}(k)}, \end{aligned} \right\} \quad (4.80)$$

где через  $N^{\sigma}(k) = \sum_{j=1}^n x_j^{\sigma}(k)$  обозначено общее число мужских гамет, формирующих зиготы  $k$ -го поколения.

Поясним эти соотношения. Вероятность гаметы любого типа сформировать зиготу с мужской гаметой  $A_j$ , как очевидно, пропорциональна частоте этой последней в популяции, т. е. величине  $\frac{x_j^{\sigma}(k)}{N^{\sigma}(k)}$ , а общее число зигот

$A_i A_j$  должно быть пропорционально количеству женских гамет  $i$ -го типа. Здесь учтено то обстоятельство, что лимитирующей при образовании зигот является численность женских гамет. Число же мужских гамет достаточно велико и влияет лишь на тип сформированной зиготы. Далее общее количество вновь образованных (и мужских и женских) зигот совпадает с количеством женских гамет,

т. е. с величиной  $\sum_{j=1}^n x_i^{\varnothing}(k) = N^{\varnothing}(k)$ . При этом коэффициент  $1/2$  означает, что вновь появившаяся особь с равной вероятностью будет либо самцом, либо самкой.

Обозначим  $g_{ij}^{\varnothing} = u_{ij}^{\varnothing} h_{ij}^{\varnothing} u_i^{\varnothing}$ ,  $g_{ij}^{\sigma} = u_{ij}^{\sigma} h_{ij}^{\sigma} u_i^{\sigma}$  и подставив выражение (4.80) в (4.79), получим систему разностных уравнений, описывающую динамику популяции гамет

в случае ограниченных полов признаков:

$$\left. \begin{aligned} x_i^{\varphi}(k+1) &= \frac{1}{2} x_i^{\varphi}(k) \sum_{j=1}^n g_{ij}^{\varphi} \frac{x_j^{\sigma}(k)}{N^{\sigma}(k)}, \\ x_i^{\sigma}(k+1) &= \frac{1}{2} x_i^{\sigma}(k) \sum_{j=1}^n g_{ij}^{\sigma} \frac{x_j^{\varphi}(k)}{N^{\varphi}(k)}. \end{aligned} \right\} (4.81)$$

Если рассматривать отдельно генетическую структуру для подпопуляций гамет, образованных самками и самцами, то необходимо ввести в рассмотрение следующие относительные частоты:

$q_i^{\varphi} = \frac{x_i^{\varphi}}{N^{\varphi}}$  — частота гамет типа  $A_i$  в подпопуляции женских гамет,

$q_i^{\sigma} = \frac{x_i^{\sigma}}{N^{\sigma}}$  — частота гамет типа  $A_i$  в подпопуляции мужских гамет.

При этом  $N^{\varphi} = \sum_{j=1}^n x_j^{\varphi}$  — общая численность женских,

а  $N^{\sigma} = \sum_{j=1}^n x_j^{\sigma}$  — общая численность мужских гамет.

Используя введенные обозначения, систему уравнений (4.81) можно переписать в иной форме:

$$\left. \begin{aligned} N^{\varphi}(k+1) q_i^{\varphi}(k+1) &= \frac{1}{2} N^{\varphi}(k) q_i^{\varphi}(k) \sum_{j=1}^n q_j^{\sigma}(k) g_{ij}^{\varphi}, \\ N^{\sigma}(k+1) q_i^{\sigma}(k+1) &= \frac{1}{2} N^{\sigma}(k) q_i^{\sigma}(k) \sum_{j=1}^n q_j^{\varphi}(k) g_{ij}^{\sigma}. \end{aligned} \right\} (4.82)$$

Исключив из этих уравнений переменные, означающие численности, и просуммировав соотношения (4.82) по  $i$ , получим

$$\left. \begin{aligned} N^{\varphi}(k+1) &= \frac{1}{2} N^{\varphi}(k) \sum_{i,j=1}^n q_i^{\varphi}(k) q_j^{\sigma}(k) g_{ij}^{\varphi}, \\ N^{\sigma}(k+1) &= \frac{1}{2} N^{\sigma}(k) \sum_{i,j=1}^n q_i^{\sigma}(k) q_j^{\varphi}(k) g_{ij}^{\sigma}. \end{aligned} \right\} (4.83)$$

Подставляя соотношения (4.83) в (4.82), получим окончательно систему уравнений, описывающих динамику генетической структуры и численности подпопуляций женских и мужских гамет в случае признаков, ограниченных полом:

$$\left. \begin{aligned} q_i^{\varphi}(k+1) &= \frac{1}{2g^{\varphi}(k)} \sum_{j=1}^n q_i^{\varphi}(k) q_j^{\sigma}(k) g_{ij}^{\sigma}, \\ N^{\varphi}(k+1) &= g^{\varphi}(k) N^{\varphi}(k), \\ g^{\varphi}(k) &= \frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^n q_i^{\varphi}(k) q_j^{\sigma}(k) g_{ij}^{\varphi} \end{aligned} \right\} (4.84)$$

для женских гамет и

$$\left. \begin{aligned} q_i^{\sigma}(k+1) &= \frac{1}{2g^{\sigma}(k)} \sum_{j=1}^n q_i^{\varphi}(k) q_j^{\sigma}(k) g_{ij}^{\sigma}, \\ N^{\sigma}(k+1) &= g^{\sigma}(k) N^{\sigma}(k), \\ g^{\sigma}(k) &= \frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^n q_i^{\varphi}(k) q_j^{\sigma}(k) g_{ij}^{\sigma}. \end{aligned} \right\} (4.85)$$

для мужских гамет.

Заметим, что если все  $g_{ij}^{\varphi} = g_{ij}^{\sigma}$ , т. е. отбор действует независимо от пола, то динамика генетической структуры подпопуляций женских и мужских гамет одинакова. Системы уравнений (4.84) и (4.85) описывают динамику подпопуляций гамет, формирующих зиготы. Динамика же популяции особей может быть определена с помощью соотношений (4.80). Интересно, что частота особей, имеющих генотип  $A_i A_j$ , равна произведению  $q_i^{\varphi}(k) q_j^{\sigma}(k)$  независимо от пола особи.

Перейдем к исследованию динамики популяции в случае признака, сцепленного с полом. Пусть этот признак контролируется одним полиаллельным локусом, расположенным на X-хромосоме. Если этот локус имеет  $n$  аллелей  $\{A_1, A_2, \dots, A_n\}$ , то очевидно, что самки могут иметь любой из  $\frac{n(n+1)}{2}$  генотипов  $A_i A_j$  ( $i, j = 1, \dots, n$ ), тогда как для самцов имеется только  $n$  возможных гено-



типов  $A_i0$ . Через 0 мы условно обозначим Y-хромосому, которая не несет генов, контролирующих изучаемый признак. Будем обозначать численности женских и мужских гамет типа  $A_i$  в  $k$ -м поколении через  $x_i^{\ominus}(k)$  и  $x_i^{\sigma}(k)$  соответственно, а через  $x_0^{\sigma}(k)$  обозначим численность мужских гамет, несущих Y-хромосому. Процессы выживаемости зигот, образования гамет и выживаемости гамет учитываются с помощью соотношений:

$$\left. \begin{aligned} x_i^{\ominus}(k+1) &= \sum_{j=1}^n u_{ij}^{\ominus} h_{ij}^{\ominus} u_i^{\ominus} z_{ij}^{\ominus 0}(k), \\ x_i^{\sigma}(k+1) &= \frac{1}{2} u_{i0}^{\sigma} h_{i0}^{\sigma} u_i^{\sigma} z_{i0}^{\sigma 0}(k), \\ x_0^{\sigma}(k+1) &= \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n u_{i0}^{\sigma} h_{i0}^{\sigma} u_0^{\sigma} z_{i0}^{\sigma 0}(k), \end{aligned} \right\} \quad (4.86)$$

где  $u_{i0}^{\sigma}$  — выживаемость самцов с генотипом  $A_i0$ ,  $h_{i0}^{\sigma}$  — гаметопродуктивность таких самцов, а  $u_0^{\sigma}$  — выживаемость мужских гамет, несущих Y-хромосому.

Здесь, как и прежде, мы не рассматриваем при гаметообразовании никаких иных процессов, кроме простого менделевского расщепления. Учет особенностей полового размножения приводит в случае сцепленного с полом признака к следующим правилам формирования зигот гаметами:

$$\left. \begin{aligned} z_{ij}^{\ominus 0}(k) &= x_i^{\ominus}(k) \frac{x_j^{\sigma}(k)}{N^{\sigma}(k)}, \\ z_{i0}^{\sigma 0}(k) &= x_i^{\ominus}(k) \frac{x_0^{\sigma}(k)}{N^{\sigma}(k)}. \end{aligned} \right\} \quad (4.87)$$

Подчеркнем еще раз, что мы предполагаем, что гаметы противоположных полов равнодоступны друг другу и что число мужских гамет много больше числа женских. Подставляя соотношение (4.87) в (4.86), получим систему уравнений, связывающую численности гамет,

формирующих зиготы двух смежных поколений:

$$\left. \begin{aligned} x_i^{\varphi}(k+1) &= \sum_{j=1}^n g_{ij}^{\varphi} x_i^{\varphi}(k) \frac{x_j^{\sigma}(k)}{N^{\sigma}(k)}, \\ x_i^{\sigma}(k+1) &= \frac{1}{2} g_{i0}^{\sigma} x_i^{\varphi}(k) \frac{x_0^{\sigma}(k)}{N^{\sigma}(k)}, \\ x_0^{\sigma}(k+1) &= \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n g_{0i}^{\sigma} x_i^{\varphi}(k) \frac{x_0^{\sigma}(k)}{N^{\sigma}(k)}, \end{aligned} \right\} (4.88)$$

где  $g_{ij}^{\varphi} = u_{ij}^{\varphi} h_{ij}^{\varphi} u_i^{\varphi}$ ,  $g_{i0}^{\sigma} = u_{i0}^{\sigma} h_{i0}^{\sigma} u_i^{\sigma}$ ,  $g_{0i}^{\sigma} = u_{i0}^{\sigma} h_{i0}^{\sigma} u_0^{\sigma}$ . Вводя, как и прежде, относительные частоты:

$$q_i^{\varphi} = \frac{x_i^{\varphi}}{N^{\varphi}}, \quad q_i^{\sigma} = \frac{x_i^{\sigma}}{N^{\sigma}}, \quad q_0^{\sigma} = \frac{x_0^{\sigma}}{N^{\sigma}},$$

мы можем записать уравнения динамики подпопуляций женских и мужских гамет в следующей форме:

$$\left. \begin{aligned} N^{\varphi}(k+1) q_i^{\varphi}(k+1) &= N^{\varphi}(k) \sum_{j=1}^n g_{ij}^{\varphi} q_i^{\varphi}(k) q_j^{\sigma}(k), \\ N^{\sigma}(k+1) q_i^{\sigma}(k+1) &= \frac{N^{\varphi}(k)}{2} g_{i0}^{\sigma} q_i^{\varphi}(k) q_0^{\sigma}(k), \\ N^{\sigma}(k+1) q_0^{\sigma}(k+1) &= \frac{N^{\varphi}(k)}{2} \sum_{i=1}^n g_{0i}^{\sigma} q_i^{\varphi}(k) q_0^{\sigma}(k). \end{aligned} \right\} (4.89)$$

Величины

$$\begin{aligned} N^{\varphi}(k+1) &= \sum_{i=1}^n x_i^{\varphi}(k+1), \\ N^{\sigma}(k+1) &= \sum_{i=1}^n x_i^{\sigma}(k+1) + x_0^{\sigma}(k+1) \end{aligned}$$

легко получаются из уравнений (4.88) суммированием их по  $i$ . Подставляя эти величины в (4.89), найдем уравнения динамики подпопуляций гамет в частотной форме:

$$\left. \begin{aligned} q_i^{\varphi}(k+1) &= \frac{1}{g^{\varphi}(k)} \sum_{j=1}^n g_{ij}^{\varphi} q_i^{\varphi}(k) q_j^{\sigma}(k), \\ N^{\varphi}(k+1) &= g^{\varphi}(k) N^{\varphi}(k) \end{aligned} \right\} (4.90)$$

для женских гамет и

$$\left. \begin{aligned} q_i^\sigma(k+1) &= \frac{1}{2g_*^\sigma(k)} g_{i0}^\sigma q_i^\varphi(k) q_0^\sigma(k), \\ q_0^\sigma(k+1) &= \frac{1}{2g_*^\sigma(k)} \sum_{i=1}^n g_{0i} q_i^\varphi(k) q_0^\sigma(k), \\ N^\sigma(k+1) &= g_*^\sigma(k) N^\varphi(k) \end{aligned} \right\} (4.91)$$

для мужских.

Здесь  $g^\varphi(k) = \sum_{i,j=1}^n g_{ij}^\varphi q_i^\varphi(k) q_j^\varphi(k)$  представляет собой приспособленность подпопуляции женских гамет, т. е.

$$g^\varphi(k) = \frac{N^\varphi(k+1)}{N^\varphi(k)}, \quad (4.92)$$

тогда как величина  $g_*^\sigma(k) = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n (g_{i0}^\sigma + g_{0i}^\sigma) q_i^\varphi(k) q_0^\sigma(k)$  не является приспособленностью подпопуляции мужских гамет, так как она равна отношению численности мужских гамет  $(k+1)$ -го поколения к числу женских гамет  $k$ -го поколения, т. е.

$$g_*^\sigma(k) = \frac{N^\sigma(k+1)}{N^\varphi(k)}. \quad (4.93)$$

Одним из предположений, сделанных нами при выводе уравнений (4.90) и (4.91), было то, что число мужских гамет много больше числа женских гамет, т. е. что  $N^\sigma(k) \gg \gg N^\varphi(k)$ . Для выполнения этого условия, как это следует из выражений (4.92) и (4.93), необходимо, чтобы в каждом поколении

$$g_*^\sigma(k) \gg g^\varphi(k).$$

Это соотношение является условием применимости построенной модели.

В заключение рассмотрим вопрос о соотношении полов в популяции при наследовании признаков, сцепленных с полом. Обозначим через  $\omega$  величину, равную отношению

числа самок к числу самцов, т. е.

$$\omega = \frac{\sum_{i,j=1}^n z_{ij}^{\sigma}}{\sum_{i=1}^n z_{i0}^{\sigma}}. \quad (4.94)$$

Из выражения (4.87) следует, что в  $(k + 1)$ -м поколении  $\omega$  примет следующее значение:

$$\omega(k + 1) = \frac{\sum_{i=1}^n x_i^{\sigma}(k + 1)}{x_0^{\sigma}(k + 1)}.$$

Учитывая уравнение (4.88), получим

$$\omega(k + 1) = \frac{\sum_{i=1}^n g_{0i}^{\sigma} q_i^{\sigma}(k) q_0^{\sigma}(k)}{\sum_{i=1}^n g_{0i}^{\sigma} q_i^{\sigma}(k) q_0^{\sigma}(k)} = \frac{\sum_{i=1}^n g_{i0}^{\sigma} q_i^{\sigma}(k)}{\sum_{i=1}^n g_{0i}^{\sigma} q_i^{\sigma}(k)}. \quad (4.95)$$

Таким образом, соотношение полов в популяции может изменяться от поколения к поколению. Если, однако, выживаемости мужских гамет, несущих X-хромосому, одинаковы, т. е.

$$u_i^{\sigma} = u^{\sigma} = \text{const},$$

то, подставляя в выражение (4.95)

$$g_{i0}^{\sigma} = u_{i0}^{\sigma} h_{i0}^{\sigma} u^{\sigma} \quad \text{и} \quad g_{0i}^{\sigma} = u_{i0}^{\sigma} h_{i0}^{\sigma} u_0^{\sigma},$$

найдем

$$\omega(k + 1) = \frac{u^{\sigma}}{u_0^{\sigma}}.$$

В этом случае соотношение полов устанавливается за одно поколение. Оно равно отношению выживаемости мужских гамет, несущих X-хромосому, к выживаемости гамет, несущих Y-хромосому. Если и эти выживаемости равны, т. е. отбор мужских гамет отсутствует, то соотношение полов в любом поколении популяции устанавливается равным 1 : 1.

#### § 4.4. Общие свойства уравнений популяционной генетики

Два предыдущих параграфа были посвящены построению моделей микроэволюции менделевских популяций, в которых учитывалось влияние на генетическую структуру как отдельных факторов эволюции, так и их сочетаний. Для удобства дальнейшего анализа этих моделей все уравнения сведены в таблицу 4.1. В этой же таблице представлены значения функций приспособленности и величины коэффициентов приспособленности. Как видно из таблицы (и это уже отмечалось выше), во всех исследуемых случаях уравнения, описывающие изменение структуры популяции, отделяются от уравнения динамики общей численности. Поэтому в системе может устанавливаться равновесие генетической структуры при изменяющейся во времени численности. Поскольку приспособленность популяции в равновесии становится постоянной, то изменение общего размера популяции гамет происходит при этом с постоянным темпом (т. е. в геометрической прогрессии). Общее число гамет возрастает, убывает или остается постоянным, в зависимости от того, больше единицы, меньше единицы или равна единице равновесная приспособленность. Отметим, что факт независимости структуры популяции от ее численности не является следствием неких непреложных биологических законов. В данном случае эта независимость есть просто следствие гипотез, принятых при построении модели. В реальных ситуациях при росте численности популяции, как правило, вступают в действие лимитирующие факторы, снижающие темп размножения и приводящие к стабилизации размера популяции. В построенных нами моделях это обстоятельство не учитывалось. По существу это означает, что мы рассматривали популяции сравнительно малой плотности, находящиеся в так называемой «логарифмической фазе роста».

Учет лимитирования при росте численности популяции в ряде случаев может быть выполнен без существенного усложнения модели. Проиллюстрируем это утверждение на примере однолокусной полиаллельной популяции. В соответствии с общими представлениями, развитыми в главе 2, предположим, что коэффициенты приспособленности

Модель	Система уравнений генетической структуры	Уравнение для численности	Приспособленность популяции	Коэффициенты приспособленности
Однолокусная полиаллельная	$p_i(k+1) = \frac{p_i(k) \sum_{j=1}^n g_{ij} p_j(k)}{g(k)}$	$N(k+1) = g(k) N(k)$	$g(k) = \sum_{i,j=1}^n g_{ij} p_i(k) p_j(k)$	$g_{ij} = u_i h_{ij} u_{ij}$
Инбридинг и отбор	$p_i(k+1) = \frac{p_i(k) \sum_{j=1}^n g_{ij}^{\mathcal{F}} p_j(k)}{g^{\mathcal{F}}(k)}$	$N(k+1) = g^{\mathcal{F}}(k) N(k)$	$g^{\mathcal{F}}(p) = \sum_{i,j=1}^n g_{ij}^{\mathcal{F}} p_i(k) p_j(k)$	$g_{ij}^{\mathcal{F}} = g_{ii} \mathcal{F} + g_{ij} (1 - \mathcal{F})$
Мутации и отбор	$p_l(k+1) = \frac{\sum_{i,j=1}^n g_{ij}^l p_i(k) p_j(k)}{g^\mu(k)}$	$N(k+1) = g^\mu(k) N(k)$	$g^\mu(p) = \sum_{i,j,l=1}^n g_{ij}^l p_i(k) p_j(k)$	$g_{ij}^l = \frac{u_l}{2} (\mu_{li} + \mu_{lj}) h_{ij} u_{ij}$

<p>Рекомбинация и отбор</p>	$p_{ij}(k+1) = \frac{1}{g^r(k)} \times$ $\times \sum_{l=1}^{n_1} \sum_{m=1}^{n_2} g_{lm}^{ij} [(1 -$ $- r) p_{ij}(k) p_{lm}(k) +$ $+ r p_{im}(k) p_{lj}(k)]$	$N(k+1) =$ $= g^r(k) N(k)$	$g^r = \sum_{i, l=1}^{n_1} \sum_{j, m=1}^{n_2} g_{lm}^{ij} \times$ $\times [(1 - r) p_{ij}(k) \times$ $\times p_{lm}(k) + r p_{im}(k) \times$ $\times p_{lj}(k)]$	$g_{lm}^{ij} = u_{ij} h_{lm}^{ij} u_{lm}$
<p>Миграция и отбор</p>	$p_i^{\eta}(k+1) = \frac{1}{g^M(k)} \times$ $\times \sum_{v=1}^{\rho} \sum_{j=1}^n g_{ij}^{v\eta} \frac{p_i^{\nu}(k) p_j^{\nu}(k)}{\sum_{l=1}^n p_l^{\nu}(k)}$	$N(k+1) =$ $= g^M(k) N(k)$	$g^M = \sum_{v, \eta=1}^{\rho} \sum_{i, j=1}^n g_{ij}^{v\eta} \times$ $\times \frac{p_i^{\nu}(k) p_j^{\nu}(k)}{\sum_{l=1}^n p_l^{\nu}(k)}$	$g_{ij}^{v\eta} = m_{ij}^{\nu\eta} u_i^{\eta} h_{ij}^{\eta} u_{ij}^{\nu}$
<p>Половая структура. Ограниченный полом признак</p>	$q_i^{\varphi}(k+1) = \frac{1}{2g^{\varphi}(k)} \times$ $\times \sum_{j=1}^n g_{ij}^{\varphi} q_i^{\varphi}(k) q_j^{\varphi}(k),$ $q_i^{\sigma}(k+1) = \frac{1}{2g^{\sigma}(k)} \times$ $\times \sum_{j=1}^n g_{ij}^{\sigma} q_i^{\sigma}(k) q_j^{\sigma}(k)$	$N^{\varphi}(k+1) =$ $= g^{\varphi}(k) N^{\varphi}(k),$ $N^{\sigma}(k+1) =$ $= g^{\sigma}(k) N^{\sigma}(k)$	$g^{\varphi}(k) = \frac{1}{2} \sum_{i, j=1}^n g_{ij}^{\varphi} \times$ $\times q_i^{\varphi}(k) q_j^{\varphi}(k),$ $g^{\sigma}(k) = \frac{1}{2} \sum_{i, j=1}^n g_{ij}^{\sigma} \times$ $\times q_i^{\sigma}(k) q_j^{\sigma}(k)$	$g_{ij}^{\varphi} = u_i^{\varphi} h_{ij}^{\varphi} u_{ij}^{\varphi},$ $g_{ij}^{\sigma} = u_i^{\sigma} h_{ij}^{\sigma} u_{ij}^{\sigma}$

Модель	Система уравнений генетической структуры	Уравнение для численности	Приспособленность популяции	Коэффициенты приспособленности
Половая структура. Сцепленный с полом признак	$q_i^{\varphi}(k+1) = \frac{1}{g^{\varphi}(k)} \times$ $\times \sum_{j=1}^n g_{ij}^{\varphi} q_i^{\varphi}(k) q_j^{\sigma}(k),$ $q_i^{\sigma}(k+1) = \frac{1}{2g_{\bullet}^{\sigma}(k)} \times$ $\times g_{i0}^{\sigma} q_i^{\varphi}(k) q_0^{\sigma}(k),$ $q_0^{\sigma}(k+1) = \frac{1}{2g_{\bullet}^{\sigma}(k)} \times$ $\times \sum_{i=1}^n g_{0i}^{\sigma} q_i^{\varphi}(k) q_0^{\sigma}(k)$	$N^{\varphi}(k+1) =$ $= g^{\varphi}(k) N^{\varphi}(k),$ $N^{\sigma}(k+1) =$ $= g_{\bullet}^{\sigma}(k) N^{\sigma}(k)$	$g^{\varphi}(k) = \sum_{i,j=1}^n g_{ij}^{\varphi} \times$ $\times q_i^{\varphi} q_j^{\sigma}(k),$ $g_{\bullet}^{\sigma}(k) = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n (g_{0j}^{\sigma} + g_{i0}^{\sigma}) \times$ $\times q_i^{\varphi}(k) q_0^{\sigma}(k)$	$g_{ij}^{\varphi} = u_i^{\varphi} h_{ij}^{\varphi} u_{ij}^{\varphi},$ $g_{i0}^{\sigma} = u_i^{\sigma} h_{i0}^{\sigma} u_{i0}^{\sigma},$ $g_{0i}^{\sigma} = u_0^{\sigma} h_{0i}^{\sigma} u_{0i}^{\sigma}$



модели  $g_{ij}$ , оставаясь неотрицательными, экспоненциально убывают при увеличении численности популяции. Точнее говоря, примем, что

$$g_{ij}(N) = g_{ij}^0 e^{-\gamma N},$$

где  $g_{ij}^0$  — предельные коэффициенты приспособленностей, формально соответствующие нулевой численности популяции. Очевидно, что уравнения для частот гамет в популяции примут при этом вид

$$\left. \begin{aligned} p_i(k+1) &= \frac{p_i(k)}{g^0(p(k))} \sum_{j=1}^n g_{ij}^0 p_j(k), \\ g^0(p(k)) &= \sum_{i,j=1}^n g_{ij}^0 p_i(k) p_j(k), \end{aligned} \right\} \quad (4.96)$$

а для общей численности популяции найдем

$$N(k+1) = g^0(p(k)) e^{-\gamma N(k)} N(k). \quad (4.97)$$

Соотношения (4.96) имеют тот же вид, что и уравнения динамики популяции, выведенные без учета влияния лимитирования. В частности, отвечающая им равновесная структура  $p_i = \hat{p}_i$  ( $i = 1, \dots, n$ ) определяет некоторую равновесную величину

$$\hat{g}^0 = \sum_{i,j=1}^n g_{ij}^0 \hat{p}_i \hat{p}_j,$$

формально соответствующую установившейся приспособленности популяции при нулевой численности. Пусть  $\hat{g}^0 > 1$ . Тогда уравнение (4.97), определяющее размер популяции, также имеет установившееся решение. Действительно, полагая  $N(k+1) = N(k) = \hat{N}$ , где  $\hat{N}$  — равновесное значение численности популяции, найдем

$$\hat{N} = \frac{1}{\gamma} \ln \hat{g}^0.$$

Таким образом, при изучении равновесных точек этой модели необходимо первоначально определить установившуюся структуру популяции точно так же, как и без учета лимитирования, а затем найти равновесную численность, пользуясь последним соотношением.

Перейдем к рассмотрению других общих свойств уравнений популяционной генетики. Для этого воспользуемся введенным в § 4 главы 2 понятием классов особей.

Из анализа моделей следует, что в ряде случаев в популяции можно выделить группы особей, отличающихся, кроме генотипа, по какому-либо другому признаку — полу или занимаемой экологической нише. Объединение особей по такому признаку было названо классом. При наличии классов можно ввести переменные двух типов — абсолютные и относительные частоты групп особей в популяции, связь между которыми дается формулами § 2.4. Если правые части уравнений динамики записываются как функции относительных частот, то мы говорим, что в данном случае классы в популяции разделяются. Принципиальное отличие популяций с неразделяющимися классами от популяций с разделяющимися классами заключается в том, что в последнем случае система уравнений имеет больше одного первого интеграла. Обозначим, как и ранее, каждую переменную соответствующей буквой с двумя индексами — нижним, означающим генотип гамет, и верхним, означающим класс. При нумерации классов будем использовать греческие буквы, а при нумерации гамет — латинские. Пусть в общем случае  $x_i^v(k)$  — количество гамет типа  $A_i$  в  $v$ -м классе,  $n_v$  — общее число гамет в этом же классе,  $\rho$  — число классов. Тогда

$$p_i^v(k) = \frac{x_i^v(k)}{N^v(k)} \text{ — абсолютная частота гамет } A_i \text{ в } v\text{-м классе.}$$

$$q_i^v(k) = \frac{x_i^v(k)}{N^v(k)} \text{ — относительная частота гамет } A_i \text{ в том же}$$

классе,

где

$$N^v(k) = \sum_{i=1}^{n_v} x_i^v(k), \quad N(k) = \sum_{v=1}^{\rho} N^v(k) = \sum_{v=1}^{\rho} \sum_{i=1}^{n_v} x_i^v(k).$$

Указанные переменные обладают следующими свойствами:

$$\sum_{v=1}^{\rho} \sum_{i=1}^{n_v} p_i^v(k) = 1, \quad p_i^v \geq 0,$$

II

$$\sum_{i=1}^{n_v} q_i^v(k) = 1, \quad q_i^v \geq 0 \quad (v = 1, \dots, \rho), \quad (4.98)$$

$$q_i^v(k) = \frac{p_i^v(k)}{\sum_{j=1}^{n_v} p_j^v(k)}.$$

Введем также вектор частот  $p(k)$  размерности  $n = \sum_{v=1}^{\rho} n_v$

с компонентами  $p_i^v(k)$ , упорядоченными следующим образом:

$$p = \{p_1, p_2, \dots, p_n\} = \{p_1^1, p_2^1, \dots, p_{n_1}^1, p_1^2, p_2^2, \dots, p_{n_\rho}^\rho\}.$$

Тогда все выведенные нами в этой главе уравнения популяционной генетики с неразделяющимися классами можно записать в следующей общей форме:

$$\left. \begin{aligned} p_i^v(k+1) &= \frac{1}{g(p(k))} p_i^v(k) g_i^v(p(k)), \\ N(k+1) &= N(k) g(p(k)), \\ g(p(k)) &= \sum_{v=1}^{\rho} \sum_{i=1}^{n_v} p_i^v(k) g_i^v(p(k)), \end{aligned} \right\} \quad (4.99)$$

где  $g_i^v(p(k))$  — приспособленность гамет  $i$ -го типа в  $v$ -м классе,  $g(p(k))$  — приспособленность популяции.

Переменные модели  $p_i^v(k)$  при этом связаны равенством

$$\sum_{v=1}^{\rho} \sum_{i=1}^{n_v} p_i^v(k) = 1. \quad (4.100)$$

Из всех моделей, помещенных в таблицу 4.1, первые четыре не содержат классов, т. е. для них  $\rho = 1$ ,  $n_1 = n$ . В этих случаях верхний индекс, разумеется, может быть опущен. В модели, учитывающей миграционный процесс, число классов равно числу имеющихся экологических ниш, а число типов гамет в каждом классе в этой модели одинаково. Оставшиеся две модели содержат разделяющиеся классы. Общий вид уравнений популяционной

генетики для случая разделяющихся классов имеет вид

$$\left. \begin{aligned} q_i^v(k+1) &= \frac{1}{g^v(q(k))} q_i^v(k) g_i^v(q(k)), \\ N^v(k+1) &= N(k) g^v(q(k)), \\ g^v(q(k)) &= \sum_{i=1}^{n_v} q_i^v(k) g_i^v(q(k)). \end{aligned} \right\} \quad (4.101)$$

При этом система (4.101) имеет  $\rho$  первых интегралов:

$$\sum_{i=1}^{n_v} q_i^v(k) = 1 \quad (v = 1, \dots, \rho). \quad (4.102)$$

Из таблицы 4.1 следует, что разделяющиеся классы возникают в модели, учитывающей половую структуру. В данном случае мы имеем два класса,  $\rho = 2$ . Как видно из таблицы 4.1, число типов мужских гамет на единицу превышает число типов женских гамет для случая локуса, сцепленного с полом и равно числу типов женских гамет для ограниченного полом признака.

Как показывает анализ всех имеющихся моделей, переменная  $p_i^v(k)$  (или  $q_i^v(k)$ ) часто не выносится в качестве множителя в правой части соответствующего уравнения \*). Это приводит к тому, что приспособленность  $g_i^v(p)$  при  $p_i^v \rightarrow 0$  неограниченно возрастает. Поэтому удобно, следуя общим положениям главы 2, ввести, помимо функций приспособленности, так называемые функции перехода

$$f_i^v(p(k)) = p_i^v(k) g_i^v(p(k)) \quad (4.103)$$

или

$$f_i^v(q(k)) = q_i^v(k) g_i^v(q(k)) \quad (4.104)$$

Кстати, именно в терминах функций перехода была дана классификация типов внутрипопуляционных взаимодействий в главе 2. В этих обозначениях уравнения

---

\*) Отметим, что наличие этого сомножителя в уравнении означает, что популяция является невозстановливающейся.

(4.99) и (4.101) переписываются в виде:

$$\left. \begin{aligned} p_i^v(k+1) &= \frac{f_i^v(p(k))}{g(p(k))} \quad (i = 1, \dots, n; \quad v = 1, \dots, \rho), \\ N(k+1) &= N(k)g(p(k)), \\ g(p(k)) &= \sum_{v=1}^{\rho} \sum_{i=1}^{n_v} f_i^v(p(k)), \end{aligned} \right\} \quad (4.105)$$

$$\left. \begin{aligned} q_i^v(k+1) &= \frac{f_i^v(q(k))}{g^v(q(k))} \quad (i = 1, \dots, n_v), \\ N^v(k+1) &= N(k)g^v(q(k)) \quad (v = 1, \dots, \rho), \\ g^v(q(k)) &= \sum_{i=1}^{n_v} f_i^v(q(k)). \end{aligned} \right\} \quad (4.106)$$

Поясним биологический смысл всех введенных функций.

### 1. Приспособленность популяции

$$g(p(k)) = \frac{N(k+1)}{N(k)},$$

как и ранее, характеризует рост популяции в целом.

### 2. Приспособленность $v$ -го класса

$$g^v(p(k)) = \frac{N^v(k+1)}{N(k)}$$

определяет относительное изменение числа гамет в  $v$ -м классе по сравнению с общим размером популяции в предшествующем поколении.

### 3. Функция перехода

$$f_i^v(p(k)) = \frac{N_i^v(k+1)}{N(k)}$$

показывает относительное изменение числа типа  $A_i$  в  $v$ -м классе по сравнению с их общим числом в предыдущем поколении.

## 4. Функция приспособленности гамет

$$g_i^v(p(k)) = \frac{N_i^v(k+1)}{N_i^v(k)}$$

представляет собой показатель роста гамет типа  $A_i$  в  $v$ -м классе.

Отметим, что функции перехода  $f_i^v(p(k))$  или  $f_i^v(q(k))$  для исследуемых нами случаев являются многочленами с положительными коэффициентами. Исключение в этом плане составляет лишь модель, учитывающая миграционный процесс. Для нее функция перехода

$$f_i^v(p(k)) = \sum_{\eta=1}^{\rho} \sum_{j=1}^n g_{ij}^{\eta,v} \frac{p_i^v(k) p_j^v(k)}{\sum_{l=1}^n p_l^v(k)}$$

содержит в знаменателе  $\sum_{l=1}^n p_l^v$ .

Итак, в данной главе мы получили разностные уравнения динамики менделевских популяций и исследовали их общие свойства. При дальнейшем анализе часто будет более удобно использовать вместо дискретной непрерывную модель. Поэтому, полагая, что изменения, происходящие в генетической структуре популяции за одно поколение, достаточно малы, запишем разностные уравнения в дифференциальной форме:

$$\left. \begin{aligned} \dot{p}_i^v &= p_i^v [g_i^v(p) - g(p)] = f_i^v(p) - p_i^v g(p), \\ g(p) &= \sum_{v=1}^{\rho} \sum_{i=1}^{n_v} f_i^v(p) = \sum_{v=1}^{\rho} \sum_{i=1}^{n_v} p_i^v g_i^v(p). \end{aligned} \right\} (4.107)$$

в абсолютных частотах для систем с неразделяющимися классами и

$$\left. \begin{aligned} \dot{q}_i^v &= q_i^v [g_i^v(q) - g^v(q)] = f_i^v(q) - q_i^v g^v(q), \\ g^v(q) &= \sum_{i=1}^{n_v} f_i^v(q) = \sum_{i=1}^{n_v} q_i^v g_i^v(q) \end{aligned} \right\} (4.108)$$

в относительных частотах для случая систем, классы в которых разделяются. Используемые здесь обозначения очевидны и поэтому не поясняются.

Полученные уравнения представляют собой общую модель, описывающую в зависимости от конкретного вида функций  $f_i^*(p)$  изменения в генетическом составе популяции для того или иного случая, представленного в таблице 4.1. Исследование этих моделей позволит получить ответ на ряд вопросов, возникающих в популяционной генетике. Среди них будут такие, как существование равновесных структур популяции, условия устойчивости этих равновесных структур, изменения стационарных состояний, связанные с изменением параметров модели, влияние начального состояния популяции на ее дальнейшую эволюцию и ряд других. Рассмотрению этих вопросов и посвящены три последующих главы книги.

## ДИНАМИКА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ДВУХАЛЛЕЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Все модели, построенные в предыдущей главе, представляют собой рекуррентные соотношения между структурой и численностью популяции гамет, формирующих зиготы  $k$ -го поколения, и структурой и численностью популяции гамет, формирующих зиготы  $(k + 1)$ -го поколения. Пользуясь этими соотношениями, можно, начиная с любой начальной структуры, проследить за изменением структуры популяции от поколения к поколению под действием различных факторов эволюции. Хотя такая процедура и может представлять определенный практический интерес, гораздо более важным и интересным представляется другой подход, связанный с изучением качественного характера изменения генетической структуры популяций. Именно такой подход, начало которому было положено работами Р. Фишера, С. Райта и Дж. Холдена, позволяет получить ответ на основные вопросы популяционной генетики, важнейшим из которых является вопрос об источниках полиморфизма в биологических популяциях. Полиморфизмом называют такую структуру популяции, при которой в ней одновременно существуют различающиеся друг от друга особи. Различающиеся по каким-либо признакам особи, как правило, имеют и различные приспособленности, и кажется, что дарвиновский принцип естественного отбора, т. е. переживания наиболее приспособленных, должен был бы приводить к сохранению в популяции только таких особей, которые имеют максимальную приспособленность. Однако большинство реальных биологических популяций являются полиморфными. Причиной этого служит совместное действие различных факторов эволюции. Вопрос о том, действие каких именно факторов может приводить и в каких именно случаях приводит к возникновению и существованию полиморфизма в биологических популяциях, является важнейшим вопросом популяционной генетики. Ответ на этот вопрос,



как и на многие другие, можно получить при исследовании моделей динамики генетической структуры популяций. Конечно, модель, которая учитывала бы действия сразу многих факторов эволюции, оказалась бы очень сложной и не поддающейся исследованию. Но даже исследование сравнительно простых случаев, когда учитывается действие небольшого числа факторов, может быть использовано для ответа на многие вопросы популяционной генетики. В этой главе мы рассмотрим модели динамики однолокусных двухаллельных популяций. Это, с одной стороны, позволит читателю познакомиться с основными принципами исследования такого рода моделей, а с другой — позволит получить ряд биологически интересных результатов, относящихся к динамике структуры популяций.

### § 5.1. Постоянный отбор в панмиктичных популяциях

Начнем с исследования модели динамики генетической структуры однолокусной двухаллельной панмиктичной популяции, т. е. такой менделевской популяции, в которой, кроме отбора на уровне зигот и отбора на уровне гамет, никакие другие факторы эволюции не действуют. Обозначим один из аллелей символом  $A_1$ , а другой — символом  $A_2$ . Тогда в популяции могут быть только особи трех типов: гомозиготы  $A_1A_1$ , гомозиготы  $A_2A_2$  и гетерозиготы  $A_1A_2$ . Модель динамики структуры популяции гамет, формирующих зиготы однолокусной полиаллельной панмиктичной популяции (4.32), в случае двух аллелей представляет собой следующую систему двух разностных уравнений:

$$\left. \begin{aligned} p_1(k+1) &= \frac{p_1(k) [g_{11}p_1(k) + g_{12}p_2(k)]}{g_{11}p_1^2(k) + (g_{12} + g_{21})p_1(k)p_2(k) + g_{22}p_2^2(k)}, \\ p_2(k+1) &= \frac{p_2(k) [g_{21}p_1(k) + g_{22}p_2(k)]}{g_{11}p_1^2(k) + (g_{12} + g_{21})p_1(k)p_2(k) + g_{22}p_2^2(k)}. \end{aligned} \right\} (5.1)$$

Здесь  $p_1(k)$  и  $p_2(k)$  — частоты аллелей  $A_1$  и  $A_2$  в  $k$ -м поколении, а  $g_{11}$ ,  $g_{12}$ ,  $g_{21}$ ,  $g_{22}$  — коэффициенты приспособленности. Так как частоты  $p_1$  и  $p_2$  в любом поколении

связаны условием нормировки

$$p_1 + p_2 = 1 \quad (5.2)$$

и неотрицательны, то точка, изображающая состояние популяции в координатах  $(p_1, p_2)$  для любого поколения будет принадлежать одномерному симплексу (прямая  $AB$ , рис. 5.1).

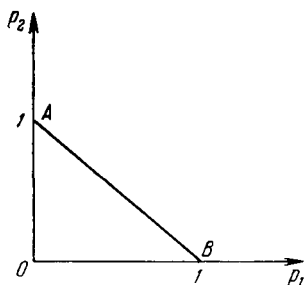


Рис. 5.1.

В связи с этим система уравнений (5.1) может быть заменена одним уравнением с одной переменной, в качестве которой можно выбрать, например, частоту аллеля  $A_1$ . Условимся в дальнейшем для обозначения этой частоты в  $k$ -м поколении вместо  $p_1(k)$  использовать символ  $p$ , а в  $(k+1)$ -м поколении вместо  $p_1(k+1)$  — символ  $p'$ . Тогда динамика структуры популяции гамет

однолокусной двухаллельной панмиктической популяции описывается следующим рекуррентным уравнением:

$$p' = \frac{p(g_{11}p + g_{12}(1-p))}{g_{11}p^2 + (g_{12} + g_{21})p(1-p) + g_{22}(1-p)^2}. \quad (5.3)$$

Знаменатель в правой части этого уравнения представляет собой приспособленность популяции гамет в  $k$ -м поколении:

$$g(p) = g_{11}p^2 + (g_{12} + g_{21})p(1-p) + g_{22}(1-p)^2. \quad (5.4)$$

Уравнение (5.3) описывает динамику частоты аллеля  $A_1$  в популяции. Частота же аллеля  $A_2$  может быть вычислена для любого поколения из условия нормировки:  $p_2 = 1 - p$ . Так же легко могут быть вычислены и частоты зигот  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  и  $A_2A_2$ . Они равны соответственно  $p^2$ ,  $2p(1-p)$  и  $(1-p)^2$ .

Напомним, что входящие в уравнение (5.3) коэффициенты приспособленности равны произведениям фишеровских приспособленностей особей на коэффициенты выживаемости гамет:

$$\left. \begin{aligned} g_{11} &= u_1s_{11}, & g_{12} &= u_1s_{12}, \\ g_{21} &= u_2s_{12}, & g_{22} &= u_2s_{22}. \end{aligned} \right\} \quad (5.5)$$

В пределах данного параграфа мы будем предполагать все эти коэффициенты постоянными величинами, не изменяющимися от поколения к поколению. Это соответствует предположению о том, что рассматриваемые популяции длительное время развиваются в постоянных условиях.

Прежде всего мы рассмотрим такую популяцию, для которой все коэффициенты приспособленности одинаковы:

$$g_{11} = g_{12} = g_{21} = g_{22} = c.$$

Это может быть тогда, когда изучаемая генетическая структура популяции связана с селективно нейтральным признаком, т. е. с признаком, на который естественный отбор практически не влияет. Из выражения (5.3) следует, что в этом случае

$$p' = p \frac{cp + c(1-p)}{cp^2 + 2cp(1-p) + c(1-p)^2} = p. \quad (5.6)$$

Частота аллеля  $A_1$  в  $(k+1)$ -м поколении равна частоте этого же аллеля в  $k$ -м поколении, т. е. частота аллеля  $A_1$  от поколения к поколению не изменяется и равна частоте этого аллеля в начальном поколении  $p(0)$ . Очевидно, что частота аллеля  $A_2$  также не изменяется и равняется  $1-p(0)$ . Этот факт постоянства частот аллелей в отсутствие отбора без труда обобщается на произвольное число аллелей и с учетом менделевских правил формирования зигот приводит к известному закону Харди — Вайнберга [3, 4, 9], согласно которому в отсутствие отбора в популяции зигот равновесная структура устанавливается за одно поколение. При этом частоты генотипов  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  и  $A_2A_2$  равны соответственно  $p^2(0)$ ,  $2p(0)(1-p(0))$ ,  $(1-p(0))^2$ .

Приспособленность популяции  $g(k)$  при отсутствии отбора не изменяется от поколения к поколению и равна  $c$ . Так как приспособленность определяет динамику общей численности популяции, т. е.

$$N(k+1) = g(k)N(k), \quad (5.7)$$

то, подставив в данное уравнение  $g(k) = c = \text{const}$ , легко заключить, что численность популяции, структура которой находится в равновесии по Харди — Вайнбергу, изменяется в геометрической прогрессии с показателем,

равным  $s$ . Отметим, что если в популяции не действует отбор, то внутренние взаимодействия в ней являются консервативными, т. е. график зависимости приспособленности  $g$  от частоты  $p$  представляет собой в этом случае прямую линию, параллельную оси абсцисс (рис. 5.2).

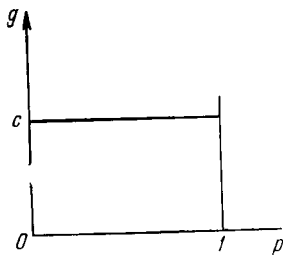


Рис. 5.2.

Перейдем теперь к рассмотрению таких популяций, у которых коэффициенты приспособленности различны. Сначала попытаемся определить возможные для таких популяций равновесные структуры. Из уравнения (5.3) легко получить выражение для величины  $\Delta p$  — приращения частоты аллеля  $A_1$  за одно поколение

$$\Delta p = p' - p = \psi(p),$$

где

$$\psi(p) = \frac{p(1-p)[(g_{11} + g_{22} - g_{12} - g_{21})p - (g_{22} - g_{12})]}{g(p)} \quad (5.8)$$

— функция, определяющая зависимость приращения  $\Delta p$  от частоты аллеля  $A_1$ . Если популяция имеет равновесную генетическую структуру, то  $\Delta p$  должно равняться нулю. Приравняв нулю правую часть (5.8), нетрудно убедиться в том, что в рассматриваемой популяции принципиально возможны три равновесные генетические структуры, при которых частота аллеля  $A_1$  —  $\hat{p}$  принимает следующие значения:

$$\hat{p} = 0, \quad \hat{p} = 1, \quad \hat{p} = p^*, \quad (5.9)$$

где

$$p^* = \frac{g_{22} - g_{12}}{(g_{11} - g_{21}) + (g_{22} - g_{12})}. \quad (5.10)$$

В случае равновесия с частотой  $\hat{p}$ , равной нулю, все особи в равновесной популяции будут гомозиготами типа  $A_2A_2$ , а при  $\hat{p} = 1$  все особи будут гомозиготами типа  $A_1A_1$ . Такие положения равновесия, которые соответствуют утрате или фиксации аллеля  $A_1$ , мы будем называть тривиальными. Они существуют для популяций с любыми коэффициентами приспособленности, так как

их существование связано только с тем, что популяция гамет, формирующих зиготы однолокусной популяции, является невосстанавливающей.

Третье положение равновесия  $\hat{p} = p^*$ , при котором в популяции гамет представлены оба аллеля: и  $A_1$ , и  $A_2$ , а в популяции особей все три генотипа:  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  и  $A_2A_2$ , и которое соответствует наличию в популяции полиморфизма, мы назовем нетривиальным. Это положение равновесия существует не всегда. Для того чтобы величина  $p^*$ , определяемая выражением (5.10), была фактически частотой нетривиального равновесия, необходимо, чтобы  $0 \leq p^* \leq 1$ . Из выражения (5.10) следует, что в популяции существует нетривиальное равновесие тогда и только тогда, когда выполнены неравенства

$$\left. \begin{array}{l} g_{11} \geq g_{21} \\ g_{22} \geq g_{12} \end{array} \right\} \quad \text{или} \quad \left. \begin{array}{l} g_{11} \leq g_{21} \\ g_{22} \leq g_{12} \end{array} \right\}. \quad (5.11)$$

Итак, в принципе однолокусные двухаллельные панмиктичные популяции могут иметь три равновесные генетические структуры. Однако фактически реализованы могут быть только те из них, которые являются устойчивыми.

Исследование устойчивости положений равновесия однолокусных двухаллельных панмиктичных популяций мы начнем со случая, когда отбор на уровне гамет не действует, т. е. когда коэффициенты приспособленности равны фишеровским приспособленностям особей  $g_{11} = s_{11}$ ,  $g_{12} = g_{21} = s_{12}$ ,  $g_{22} = s_{22}$  и, значит, матрица коэффициентов приспособленности  $G = \|g_{ij}\|$  симметрична. Условия устойчивости связаны с поведением приспособленности популяции. Посмотрим, как изменяется приспособленность за одно поколение. Пусть в некотором поколении генетическая структура популяции такова, что частота аллеля  $A_1$  равна  $p$ . Приспособленность популяции в этом поколении  $g(p)$  определится выражением (5.4). Пусть в следующем поколении частота аллеля  $A_1$  примет значение  $p'$ , определяемое уравнением (5.3). Тогда приспособленность популяции в следующем поколении станет равной

$$g' = g_{11}(p')^2 + (g_{12} + g_{21})p'(1 - p') + g_{22}(1 - p')^2. \quad (5.12)$$

Подставив в это выражение значение  $p' = p + \Delta p$  и обозначив приращение приспособленности за одно поколение через  $\Delta g$ , получим

$$\Delta g = \Delta p [2(g_{11} + g_{22} - g_{12} - g_{21})p + (g_{12} + g_{21} - 2g_{22}) + (g_{11} + g_{22} - g_{12} - g_{21})\Delta p]. \quad (5.13)$$

Если теперь воспользоваться выражением (5.8) для величины  $\Delta p$ , то для  $\Delta g$  можно найти

$$\Delta g = \frac{p(1-p)(p-p^*)^2(g_{11} + g_{22} - g_{12} - g_{21})}{g(p)} \left[ \frac{g_{11}p + g_{22}(1-p)}{g(p)} + \frac{(g_{11} + g_{22} - g_{12} - g_{21})p - (g_{22} - g_{21})}{(g_{11} + g_{22} - g_{12} - g_{21})p - (g_{22} - g_{12})} \right]. \quad (5.14)$$

Знак последней дроби в этом выражении определяется соотношением между величинами  $g_{22} - g_{21}$  и  $g_{22} - g_{12}$ . Поэтому правая часть выражения (5.14) может быть как положительной, так и отрицательной, т. е. в общем случае приспособленность популяции может как возрастать, так и убывать. Если, однако, отбор на уровне гамет отсутствует, то  $g_{22} = g_{21} = s_{12}$  и последняя дробь в (5.14) тождественно равна единице. Все выражение для  $\Delta g$  в этом случае приводится к виду

$$\Delta g = \frac{p(1-p)}{g^2(p)} [(s_{11} + s_{22} - 2s_{12})p - (s_{22} - s_{12})]^2 \times [s_{11}p + s_{12}(1-p) + g(p)]. \quad (5.15)$$

Нетрудно видеть, что правая часть (5.15) всегда положительна, за исключением точек  $p = 0$ ,  $p = 1$  и  $p = p^*$ , т. е. положений равновесия, в которых она принимает нулевое значение. Значит, при отсутствии отбора гамет приращение приспособленности за поколение в неравновесной популяции всегда положительно, т. е. приспособленность неравновесной популяции возрастает. В следующей главе будет показано, что этот же факт имеет место и для одноклусных панмиктических популяций с произвольным числом аллелей, для которых матрица приспособленностей симметрична. Впервые этот результат был получен Р. Фишером и сформулирован им в виде «фундаментальной теоремы естественного отбора» [8].

Исследуем теперь зависимость приспособленности популяции от ее генетической структуры. Из выражения

(5.4) следует, что

$$g(p) = (g_{11} + g_{22} - g_{12} - g_{21})p^2 + (g_{12} + g_{21} - 2g_{22})p + g_{22}. \quad (5.16)$$

Найдем значение частоты  $p$  аллеля  $A_1$ , при котором  $g(p)$  достигает экстремума. Обозначив через  $\bar{p}$  точку экстремума, из условия  $\frac{dg(p)}{dp} = 0$  получим

$$\begin{aligned} \bar{p} &= \frac{g_{22} - g_{12}}{g_{11} + g_{22} - g_{12} - g_{21}} + \frac{g_{12} - g_{21}}{2(g_{11} + g_{21} - g_{12} - g_{21})} = \\ &= p^* + \frac{g_{12} - g_{21}}{2(g_{11} + g_{22} - g_{12} - g_{21})}, \end{aligned} \quad (5.17)$$

где  $p^*$  обозначает частоту нетривиального равновесия, определяемую выражением (5.10). Из соотношения (5.17) следует, что при отсутствии отбора гамет, т. е. при  $g_{12} = g_{21}$  значение  $p$ , при котором приспособленность популяции принимает экстремальное значение, совпадает с величиной, соответствующей частоте нетривиального равновесия. Так же, как и теорема Фишера, этот результат справедлив для однолокусной панмиктической популяции с произвольным числом аллелей, если ее матрица приспособленности симметрична.

Итак, для популяций, в которых отсутствует отбор на уровне гамет, нами установлены два важных факта. Во-первых, приспособленность таких популяций, если они не находятся в положении равновесия, всегда возрастает, т. е. структура таких популяций в процессе эволюции изменяется в сторону увеличения их приспособленности. А во-вторых, в положении нетривиального равновесия, если оно существует, их приспособленность принимает экстремальное значение. Из этих двух фактов немедленно следует, что нетривиальное положение равновесия в такой популяции при условии его существования является устойчивым, если в этом положении достигается максимум приспособленности, и оно неустойчиво, если в нем достигается минимум приспособленности. Рассматривая  $g$  как функцию от  $p$  при отсутствии отбора гамет:

$$g(p) = (s_{11} + s_{22} - 2s_{12})p^2 + 2(s_{12} - s_{22})p + s_{22}, \quad (5.18)$$

мы видим, что условием существования максимума у этой

функции является отрицательность выражения  $s_{11} + s_{22} - 2s_{12}$ , а условием существования минимума — положительность этого выражения. Объединяя эти условия с условиями существования в популяции нетривиального равновесия (5.14), мы получим, что необходимым и достаточным условием того, что в популяции при отсутствии отбора гамет существует устойчивый полиморфизм, является одновременное выполнение неравенств

$$\left. \begin{aligned} s_{12} &> s_{11}, \\ s_{12} &> s_{22}, \end{aligned} \right\} \quad (5.19)$$

т. е. фишеровские приспособленности обеих гомозигот должны быть меньше фишеровской приспособленности гетерозигот. Условия же

$$\left. \begin{aligned} s_{12} &< s_{11}, \\ s_{12} &< s_{22} \end{aligned} \right\} \quad (5.20)$$

являются необходимыми и достаточными для существования в популяции неустойчивого полиморфизма. Так как траектории изменения структуры однолокусных двухаллельных популяций всегда лежат в одномерном симплексе и нетривиальное положение равновесия в рассматриваемом случае единственно, то условия существования в популяции устойчивого полиморфизма (5.19) одновременно являются условиями неустойчивости обоих тривиальных положений равновесия. В случае, когда состояние полиморфизма отсутствует, наибольшее значение приспособленности будет достигаться в одном из тривиальных положений равновесия, и в соответствии с теоремой Фишера генетическая структура популяции будет приближаться к тому положению тривиального равновесия, в котором приспособленность принимает наибольшее значение.

Приведенные выше рассуждения позволяют дать классификацию популяций в зависимости от соотношений между фишеровскими приспособленностями особей.

1. При  $s_{12} \leq s_{11}$ ;  $s_{12} \geq s_{22}$  зависимость  $g$  от  $p$  имеет вид, показанный на рис. 5.3, а. Если  $s_{11} + s_{22} < 2s_{12}$  (кривая 1), то внутренние взаимодействия в популяции гамет симбиотические (см. рис. 2.2, б), если  $s_{11} + s_{22} > 2s_{12}$  (кривая 2), то взаимодействия конкурентные (см.



рис. 2.2, а) и, наконец, если  $s_{11} + s_{22} = 2s_{12}$  (кривая 3), то внутренние взаимодействия консервативные (см. рис. 2.2, в). Для любого из этих случаев состояние полиморфизма отсутствует, а единственным устойчивым положением равновесия является  $\hat{p} = 1$ . Любая начальная генетическая структура переходит в такую, при которой в популяции исчезает аллель  $A_2$  и фиксируется аллель  $A_1$ , а все особи становятся гомозиготами  $A_1A_1$ .

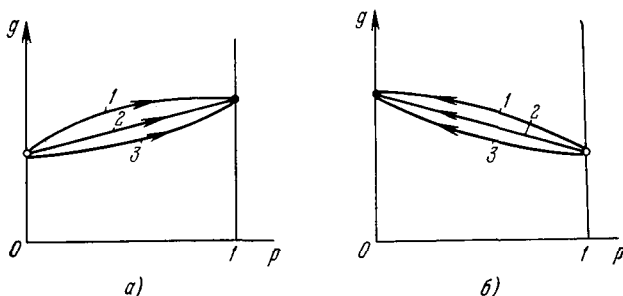


Рис. 5.3.

2. При  $s_{12} \geq s_{11}$ ,  $s_{12} \leq s_{22}$  зависимость  $g$  от  $p$  имеет вид, показанный на рис. 5.3, б. Как и прежде, при  $s_{11} + s_{22} < 2s_{12}$  (кривая 1) популяция гамет симбиотическая, при  $s_{11} + s_{22} > 2s_{12}$  — конкурентная, а при  $s_{11} + s_{22} = 2s_{12}$  — консервативная. Полиморфизм в любом случае отсутствует, и единственное устойчивое положение равновесия, это  $\hat{p} = 0$ . В популяции происходит утрата аллеля  $A_1$  и фиксация аллеля  $A_2$ . Все особи становятся гомозиготами  $A_2A_2$ .

3. При  $s_{12} < s_{11}$ ;  $s_{12} < s_{22}$  примерный вид зависимости  $g(p)$  показан на рис. 5.4, а. Популяция гамет всегда конкурентна. Полиморфизм в этом случае существует, но он неустойчив. Имеются два устойчивых равновесия, в которых либо  $\hat{p} = 0$ , либо  $\hat{p} = 1$ . К какому из положений равновесия будет стремиться популяция, зависит от ее начальной структуры. Если в начальном поколении частота аллеля  $A_1$  меньше, чем  $p^*$ , то в популяции будет фиксирован аллель  $A_2$ . Если же в начальном поколении частота аллеля  $A_1$  превышает  $p^*$ , то будет фиксирован аллель  $A_1$ .

4. При  $s_{12} > s_{11}$ ;  $s_{12} > s_{22}$  зависимость  $g$  от  $p$  имеет вид, изображенный на рис. 5.4, б. Популяция гамет — симбиотическая. Состояние полиморфизма существует и оно устойчиво. Оба тривиальных положения равновесия неустойчивы. Из любой начальной структуры в популяции

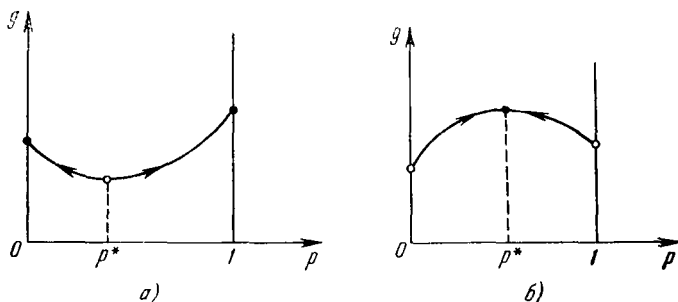


Рис. 5.4.

установится структура с частотой аллеля  $A_1$ , равной  $p^*$ :

$$p^* = \frac{s_{22} - s_{12}}{s_{11} + s_{22} - 2s_{12}}.$$

Частоты генотипов  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  и  $A_2A_2$  в равновесном состоянии равны  $(p^*)^2$ ,  $2p^*(1 - p^*)$ ,  $(1 - p^*)^2$ .

Перейдем к исследованию устойчивости положений равновесия однолокусных двухаллельных панмиктических популяций, в которых, помимо отбора на уровне зигот, действует отбор на уровне гамет. К этому случаю как уже отмечалось, теорема Фишера неприменима, а устойчивость равновесной точки не связана с поведением средней приспособленности популяции. Рассмотрим приращение частоты аллеля  $A_1$  за одно поколение:  $\Delta p$  как функцию частоты этого же аллеля в исходном поколении. Выражение для этой функции  $\psi(p)$  дается формулой (5.8), и устойчивость положения равновесия связана, как видно из дальнейшего, с величиной, производной от этой функции в равновесной точке.

Введем новую переменную  $\xi$ , представляющую собой отклонение частоты аллеля  $A_1$  в данном поколении от ее равновесного значения, т. е.  $\xi = p - \hat{p}$ . Через  $\xi'$  обозначим отклонение от равновесного значения частоты

аллеля  $A_1$  в следующем поколении, т. е.  $\xi' = p' - \hat{p}$ . Тогда для устойчивости положения равновесия в точке  $\hat{p}$  достаточно (это нетрудно увидеть из рис. 5.5), чтобы существовала окрестность этой точки, в которой при любых значениях  $\xi$  величина  $\Delta\xi = \xi' - \xi$  удовлетворяла одному из следующих неравенств:

$$\left. \begin{aligned} -2\xi &\leq \Delta\xi \leq 0, \text{ если } \xi > 0, \\ -2\xi &\geq \Delta\xi \geq 0, \text{ если } \xi < 0. \end{aligned} \right\} \quad (5.21)$$

Выполнение неравенств  $\Delta\xi \leq 0$  при  $\xi > 0$  и  $\Delta\xi \geq 0$  при  $\xi < 0$  гарантирует, что структура популяции будет изменяться в сторону, противоположную отклонению. Если

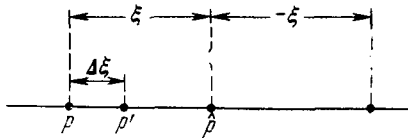


Рис. 5.5.

выполнены неравенства  $-2\xi \leq \Delta\xi$  при  $\xi > 0$  и  $-2\xi \geq \Delta\xi$  при  $\xi < 0$ , то изображающая точка при своем движении в сторону, противоположную отклонению, не выйдет из окрестности положения равновесия радиусом  $\xi$ . Отметим, что если  $-\xi \leq \Delta\xi$  при  $\xi > 0$  и  $-\xi \geq \Delta\xi$  при  $\xi < 0$ , то изображающая точка приближается к положению равновесия только с одной стороны. Очевидно, что для тривиальных положений равновесия эти два последних неравенства всегда выполняются, так как изображающая точка не может выходить за пределы симплекса.

Линеаризуя  $\Delta\xi$  в окрестности равновесной точки с учетом того, что в равновесии функция  $\psi(p)$  равна нулю, получим

$$\Delta\xi = \xi \left. \frac{d\psi(p)}{dp} \right|_{p=\hat{p}}$$

Подставив это выражение в (5.21), мы получим достаточные условия устойчивости положения равновесия (в

малом)

$$-2 < \left. \frac{d\psi(p)}{dp} \right|_{p=\hat{p}} < 0. \quad (5.22)$$

Итак, для определения устойчивости положения равновесия необходимо знать значение производной  $\frac{d\psi(p)}{dp}$  в равновесной точке. Продифференцируя (5.8):

$$\begin{aligned} \frac{d\psi(p)}{dp} &= \\ &= [(g_{11} + g_{22} - g_{12} - g_{21})p - (g_{22} - g_{12})] \frac{d}{dp} \frac{p(1-p)}{g(p)} + \\ &+ \frac{p(1-p)}{g(p)} \frac{d}{dp} [(g_{11} + g_{22} - g_{12} - g_{21})p - (g_{22} - g_{12})]. \end{aligned} \quad (5.23)$$

Можно показать, что это выражение всегда больше, чем  $(-1)$ , т. е. в случае постоянных коэффициентов приспособленности при любом значении частоты  $p$  производная  $\frac{d\psi(p)}{dp} \geq -1$ . Это означает, что изображающая точка в данном случае перемещается на симплексе всегда только в одну сторону. Значит, и к положению равновесия она может приближаться только с одной стороны.

Таким образом, так как в рассматриваемом случае неравенство  $-2 < \frac{d\psi(p)}{dp}$  всегда выполнено, то достаточным условием устойчивости положения равновесия (в малом) является отрицательность производной  $\frac{d\psi(p)}{dp}$ . С учетом грубости модели это условие является и необходимым. Подставляя в (5.23) значения равновесных частот  $\hat{p} = 0$ ,  $\hat{p} = 1$  и  $\hat{p} = p^*$ , найдем соответствующие значения производных:

$$\left. \begin{aligned} \left. \frac{d\psi(p)}{dp} \right|_{p=0} &= \frac{g_{12} - g_{22}}{g_{22}}, \\ \left. \frac{d\psi(p)}{dp} \right|_{p=1} &= \frac{g_{21} - g_{11}}{g_{11}}, \\ \left. \frac{d\psi(p)}{dp} \right|_{p=p^*} &= \frac{p^*(1-p^*)}{g(p^*)} (g_{11} + g_{22} - g_{12} - g_{21}). \end{aligned} \right\} \quad (5.24)$$

Так как для устойчивости положения равновесия необходима и достаточна отрицательность производной  $\frac{d\psi(p)}{dp}$

в равновесной точке, то окончательно условия устойчивости (в малом) положений равновесия имеют следующий вид. Положение равновесия  $\hat{p} = 0$  устойчиво тогда и только тогда, когда

$$g_{12} < g_{22}. \quad (5.25)$$

Положение равновесия  $\hat{p} = 1$  устойчиво тогда и только тогда, когда

$$g_{21} < g_{11}. \quad (5.26)$$

Положение равновесия  $\hat{p} = p^*$  устойчиво тогда и только тогда, когда

$$g_{11} + g_{22} < g_{12} + g_{21}. \quad (5.27)$$

Присоединяя к (5.27) условия существования нетривиального равновесия (5.11), мы получим, что необходимым и достаточным условием существования в популяции с отбором зигот и отбором гамет устойчивого полиморфизма является одновременное выполнение неравенств

$$g_{12} > g_{22}, \quad g_{21} > g_{11}. \quad (5.28)$$

Можно показать, что в случае, когда

$$g_{21} = g_{11}, \quad g_{12} < g_{22},$$

устойчиво тривиальное равновесие  $\hat{p} = 0$  и неустойчиво  $\hat{p} = 1$ . Если же

$$g_{21} < g_{11}, \quad g_{12} = g_{22},$$

то устойчиво равновесие  $\hat{p} = 1$ , а  $\hat{p} = 0$  неустойчиво. Наконец, если

$$g_{21} = g_{11}, \quad g_{12} = g_{22},$$

то все точки симплекса являются равновесными. Учитывая, что коэффициенты приспособленности представляют собой произведения фишеровских приспособленностей особей на коэффициенты выживаемости гамет, условия (5.28) можно записать в виде

$$s_{12} > \frac{u_2}{u_1} s_{22}, \quad s_{12} > \frac{u_1}{u_2} s_{11}. \quad (5.29)$$

Выполнение противоположных неравенств

$$s_{12} < \frac{u_2}{u_1} s_{22}, \quad s_{12} < \frac{u_1}{u_2} s_{11} \quad (5.30)$$

является необходимым и достаточным условием существования в популяции состояния неустойчивого полиморфизма.

Отметим, что неравенства (5.28) автоматически выполняются, если не выполнены оба условия устойчивости тривиальных положений равновесия (5.25) и (5.26), т. е.,

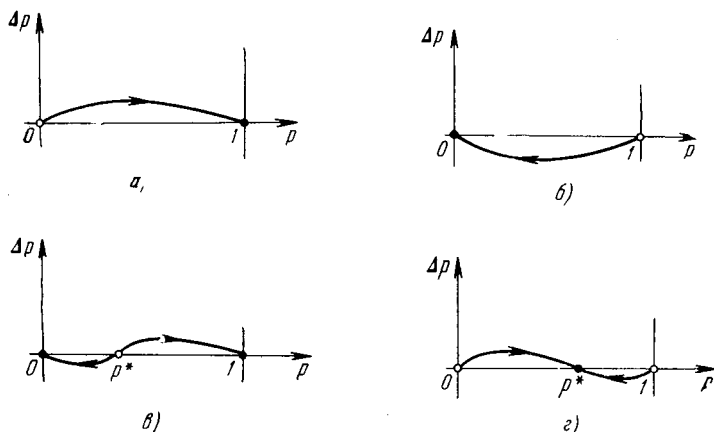


Рис. 5.6.

как и при отборе только зигот, неустойчивость обоих тривиальных равновесий обеспечивает существование устойчивого полиморфизма. Из соотношений (5.29) следует, что при наличии отбора только на уровне гамет, т. е. в том случае, когда  $s_{11} = s_{12} = s_{22}$ , а  $u_1 \neq u_2$ , полиморфизм в популяции невозможен, так как при этом неравенства (5.29) противоречивы. В этом случае всегда происходит вытеснение того аллеля, для которого коэффициент выживаемости несущих его гамет ниже.

Подводя итог, дадим классификацию всех случаев, которые могут встретиться при исследовании динамики однолокусной диаллельной панмиктической популяции при наличии отбора зигот и гамет.

1. При  $s_{12} \leq \frac{u_1}{u_2} s_{11}$ ,  $s_{12} \geq \frac{u_2}{u_1} s_{22}$  зависимость  $\Delta p$  от  $p$  имеет вид, показанный на рис. 5.6, а. В этом случае поли-

морфизм отсутствует. Единственная устойчивая равновесная точка —  $\hat{p} = 1$ . В популяции фиксируется аллель  $A_1$ .

2. При  $s_{12} \geq \frac{u_1}{u_2} s_{11}$ ,  $s_{12} \leq \frac{u_2}{u_1} s_{22}$  зависимость  $\Delta p$  от  $p$  имеет вид, показанный на рис. 5.6, б. Полиморфизм отсутствует, единственное устойчивое равновесие  $\hat{p} = 0$ . В популяции фиксируется аллель  $A_2$ .

3. При  $s_{12} < \frac{u_1}{u_2} s_{11}$ ,  $s_{12} < \frac{u_2}{u_1} s_{22}$  примерный вид зависимости  $\Delta p$  от  $p$  приведен на рис. 5.6, в. Состояние полиморфизма существует, но оно неустойчиво. Оба тривиальных положения равновесия устойчивы. К какому из них придет популяция, зависит от ее начальной структуры. Если в начальном поколении  $p_0 < p^*$ , то будет фиксироваться аллель  $A_2$ , а если  $p_0 > p^*$ , то будет фиксироваться аллель  $A_1$ .

4. При  $s_{12} > \frac{u_1}{u_2}$ ,  $s_{12} > \frac{u_2}{u_1} s_{22}$  примерный вид зависимости  $\Delta p$  от  $p$  показан на рис. 5.6, г. Существует устойчивый полиморфизм. Оба нетривиальных равновесия неустойчивы. Отметим, что, в отличие от популяций без отбора на уровне гамет, в данном случае средняя приспособленность популяции, находящейся в состоянии устойчивого полиморфизма, не достигает максимальной величины.

В заключение приведем ряд примеров однолокусных диаллельных популяций. Так как динамика структуры таких популяций (в силу их нейтральности) определяется относительными величинами коэффициентов приспособленности, а не абсолютными, то во всех примерах величина фишеровской приспособленности  $s_{12}$  гетерозигот  $A_1A_2$  принята равной единице.

**Пример 5.1.** Рассмотрим популяцию, в которой отбор гамет отсутствует, а фишеровские приспособленности особей равны

$$s_{11} = 1,5; \quad s_{12} = 1,0; \quad s_{22} = 1,25.$$

В этой популяции обе гомозиготы имеют повышенную по сравнению с гетерозиготой приспособленность. Значит, в ней существует состояние неустойчивого полиморфизма с частотой аллеля  $A_1$ , которая определяется формулой (5.10). Расчет дает следующую величину:

$$p^* = 0,333.$$

На рис. 5.7 приведены кривые изменения частоты аллеля  $A_1$ , рассчитанные по формуле (5.3) при разных начальных частотах аллеля

$A_1$ . Видно, что при начальных частотах  $p(0)$ , меньших чем 0,333, происходит вытеснение аллеля  $A_1$  (приспособленность популяции достигает величины  $s_{22} = 1,25$ ). При любых же начальных

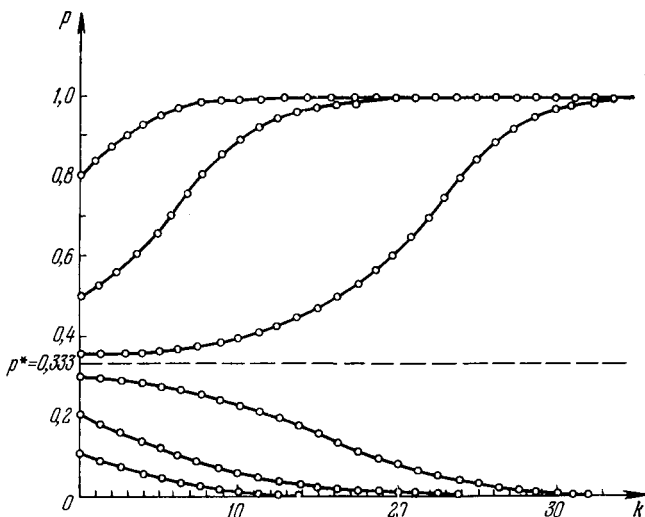


Рис. 5.7.

частотах, больших чем 0,333, происходит фиксация аллеля  $A_1$  (приспособленность популяции становится равной  $s_{11} = 1,5$ ).

**Пример 5.2.** Рассмотрим популяцию, в которой отбор гамет тоже не действует, а фишеровские приспособленности особей принимают следующие значения:

$$s_{11} = 1,2; \quad s_{12} = 1,0; \quad s_{22} = 0,8.$$

В этой популяции приспособленность гомозигот  $A_1A_1$  больше, чем у гетерозигот  $A_1A_2$  и у гомозигот  $A_2A_2$ . Значит, в ней существует единственное устойчивое равновесие, в котором происходит фиксация аллеля  $A_1$ . Кривые динамики частоты  $p$ , приведенные на рис. 5.8, подтверждают, что это состояние равновесия достигается при любой начальной частоте аллеля  $A_1$ .

**Пример 5.3.** Пусть опять отбор на уровне гамет не действует, и пусть фишеровские приспособленности особей равны

$$s_{11} = 0,923; \quad s_{12} = 1,0; \quad s_{22} = 0,689.$$

Это пример популяции, в которой гетерозиготы имеют повышенную по сравнению с обеими гомозиготами приспособленность. В такой популяции независимо от ее начальной структуры устанавливается полиморфизм с равновесной частотой аллеля  $A_1$ , равной (5.10):

$$p^* = 0,8.$$



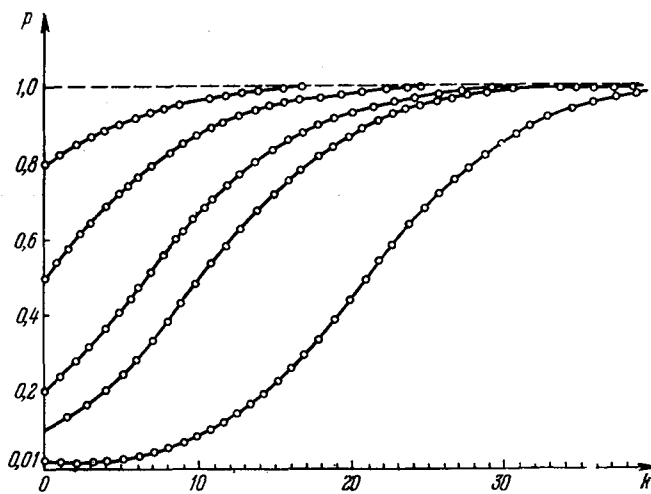


Рис. 5.8.

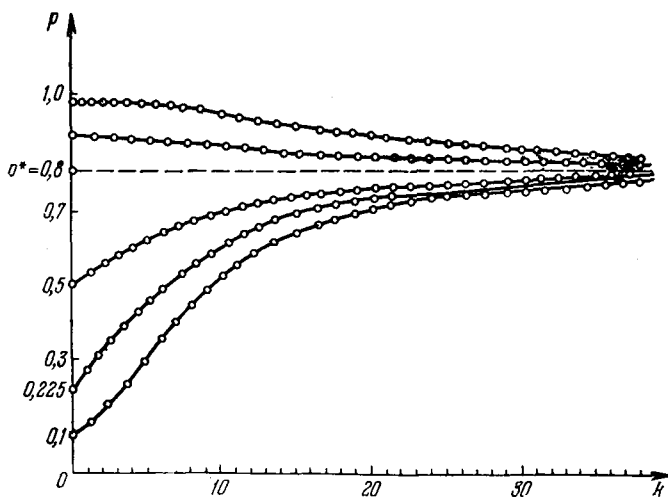


Рис. 5.9.

Динамика установления полиморфного состояния при различных начальных частотах аллеля  $A_1$  показана на рис. 5.9. Значения фишеровских приспособленностей особей, рассматриваемые в этом примере, были определены экспериментально [1] для одного конкретного признака, контролируемого одним двухаллельным локусом у плодовой мушки *Drosophila melanogaster*, которая давно уже служит основным объектом экспериментальной генетики. Интересно сравнить результаты, предсказываемые теорией, с полученными в эксперименте. На рис. 5.10 приведены две кривые изменения частоты аллеля  $A_1$  при начальной частоте этого аллеля,

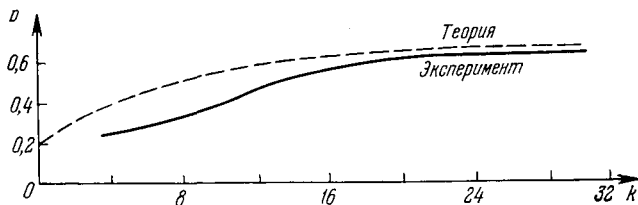


Рис. 5.10.

равной 0,225. Одна из них (сплошная) была снята экспериментально в специально созданной модельной популяции *Drosophila melanogaster*, а другая (прерывистая) рассчитана по формуле (5.3). Видно довольно хорошее, с учетом большой сложности эксперимента и наличия разного рода случайных факторов, соответствие между экспериментальной и теоретической кривыми.

**Пример 5.4.** Рассмотрим популяцию, в которой действует отбор гамет. Фишеровские приспособленности особей и коэффициенты выживаемости гамет равны следующим величинам:

$$s_{11} = 0,4; \quad s_{12} = 1,0; \quad s_{22} = 0,86;$$

$$u_1 = 1,0; \quad u_2 = 0,7.$$

Так как  $s_{12} > \frac{u_1}{u_2} s_{11}$  и  $s_{22} > \frac{u_2}{u_1} s_{22}$ , то в этой популяции существует устойчивый полиморфизм. Из рис. 5.11, на котором приведены кривые изменения частоты аллеля  $A_1$ , видно, что это равновесное состояние ( $p^* = 0,571$ ) достигается при любой начальной частоте. Характер же изменения приспособленности популяции (рис. 5.12) оказывается различным при разных начальных структурах. При одной она возрастает, а при других может и убывать (чего, естественно, не могло быть ни в одном из предыдущих примеров, где отбор гамет отсутствовал). Пусть теперь фишеровские приспособленности останутся теми же, а выживаемостям гамет мы придадим другие значения

$$u_1 = 1,0; \quad u_2 = 0,3.$$

Теперь уже  $s_{12} < \frac{u_1}{u_2} s_{11}$  и  $s_{12} > \frac{u_2}{u_1} s_{22}$  и, несмотря на то, что

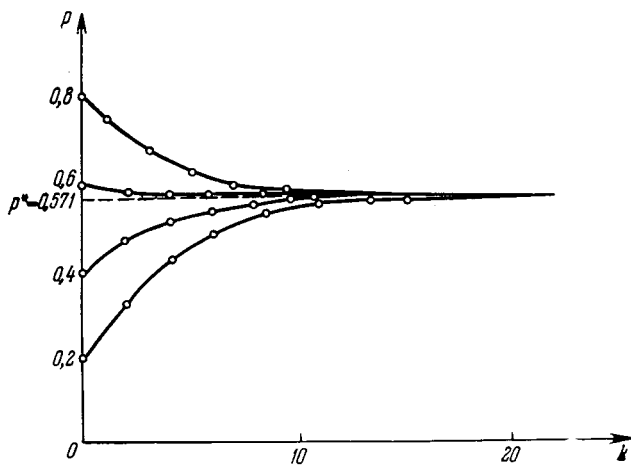


Рис. 5.11.

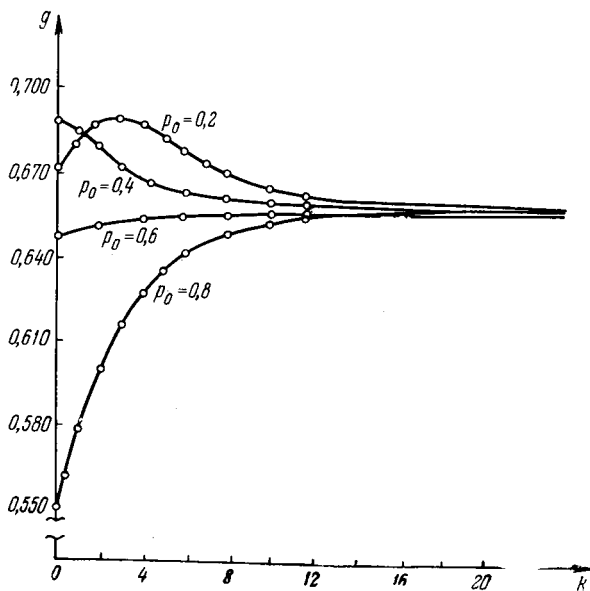


Рис. 5.12.

фишеровская приспособленность гетерозигот по-прежнему выше, чем обеих гомозигот, давление гаметного отбора оказывается сильнее, и полиморфизма в этой популяции быть не может. Из рис. 5.13 видно, что при тех же начальных частотах теперь всегда происходит фиксация аллеля  $A_1$ .

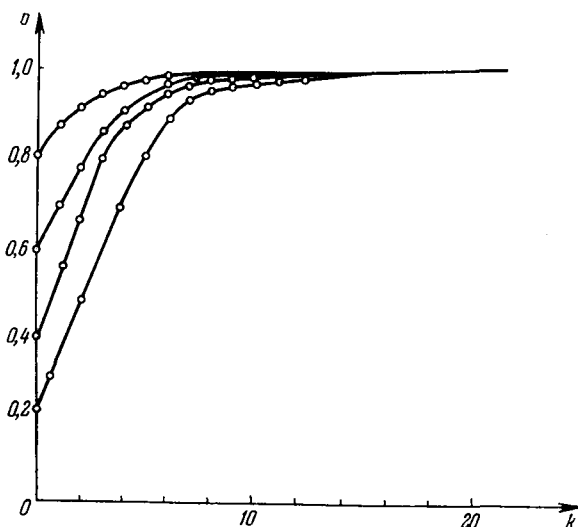


Рис. 5.13.

**Пример 5.5.** Рассматриваемый пример, с одной стороны, проиллюстрирует слабую эффективность отбора в некоторых случаях, а с другой стороны, продемонстрирует некоторую ограниченность детерминистических моделей.

Пусть особи некоторой популяции обладают признаком, генетическая система которого такова, что особи  $A_1A_1$  и  $A_1A_2$  друг от друга фенотипически не отличаются (они, конечно, отличаются от особей  $A_2A_2$ , иначе популяция была бы фенотипически однородна). В таком случае говорят, что аллель  $A_1$  доминирует над аллелем  $A_2$ , и особи типа  $A_1A_1$  называют доминантными гомозиготами, а особи типа  $A_2A_2$  — рецессивными гомозиготами. Пусть отбор действует против рецессивных гомозигот, причем эти особи погибают, не оставив потомства, т. е. их приспособленность равна нулю. Тогда фишеровские приспособленности особей будут иметь чрезвычайно простой вид:

$$s_{11} = 1,0; \quad s_{12} = 1,0; \quad s_{22} = 0.$$

Популяция с такими значениями приспособленностей не имеет нетривиального положения равновесия, а единственным устойчивым

равновесием является тривиальное, в котором  $\hat{p} = 1$ . Это означает, что в такой популяции будет происходить вытеснение аллеля  $A_2$ , и теоретически вся популяция в конце концов будет состоять только из доминантных гомозигот. Однако интересно выяснить, сколь эффективен будет этот процесс. Будем оценивать эффективность действия отбора числом поколений, за которое частота аллеля  $A_2$  уменьшается в два раза. В табл. 5.1 приведены соответствующие числа поколений для различных исходных частот аллеля  $A_2$ , которые обозначены  $1 - p(0)$ . Оказывается, что чем меньше эта частота, тем меньше эффективность отбора, т. е. тем большее число поколений требуется для уменьшения частоты.

Этот пример свидетельствует о том, что при близких к положению равновесия состояниях популяции (в данном случае при малом значении  $1 - p$ ) отбор может быть неэффективным. В самом деле, чтобы уменьшить частоту рецессивного аллеля с 0,001 до 0,0005, т. е. всего в два раза, даже при таком огромном давлении отбора (напомним, что рецессивные гомозиготы вовсе не оставляют потомства) необходимо 1000 поколений, т. е. цифра практически нереальная по отношению к экспериментальным, например, или искусственным популяциям. Кроме того, следует заметить, что в реальных популяциях, обладающих конечной численностью, при сравнительно малых частотах рецессивного аллеля существенно возрастает роль случайных факторов, за счет действия которых и может происходить вытеснение аллеля  $A_2$  со скоростью, превышающей ту, которая предсказывается детерминистической моделью. Для исследования динамики популяции в таких случаях необходимо применять стохастические модели.

Таблица 5.1

Число поколений, которое необходимо для уменьшения частоты рецессивного аллеля в два раза

$1 - p(0)$	$k$
0,5	2
0,1	10
0,01	97
0,001	961

## § 5.2. Переменный отбор в панмиктических популяциях

Модели предыдущего параграфа описывали динамику генетической структуры только таких популяций, которые развиваются в стационарной среде. Однако для многих биологических популяций предположение о стационарности среды оказывается неоправданным. Если популяция дает несколько поколений в год (так бывает, например, у многих видов растений и насекомых), то среда, в которой существуют особи одного поколения, может резко отличаться от среды, в которой существуют особи другого поколения. В математических моделях динамики структуры популяций учет нестационарности

среды приводит к тому, что коэффициенты приспособленности оказываются зависящими от номера поколения. При учете сезонных колебаний внешних условий эта зависимость оказывается периодической.

Рассмотрим, например, популяцию, которая дает два поколения в год, скажем весной и осенью, и введем для фишеровских приспособленностей особей весеннего и осеннего поколения следующие обозначения:

$$\text{весеннее: } s_{11}^B, s_{12}^B, s_{22}^B;$$

$$\text{осеннее: } s_{11}^O, s_{12}^O, s_{22}^O.$$

Тогда динамика генетической структуры популяции, если не учитывать отбор гамет, может быть описана системой двух уравнений, в которой переменными являются частота аллеля  $A_1$  среди гамет, формирующих зиготы весной —  $p^B$  и частота аллеля  $A_1$  среди гамет, формирующих зиготы осенью —  $p^O$ :

$$\left. \begin{aligned} p^B(k+1) &= \frac{p^O(k) [s_{11}^O p^O(k) + s_{12}^O (1 - p^O(k))]}{g^O(p^O(k))}, \\ p^O(k+1) &= \frac{p^B(k+1) [s_{11}^B p^B(k+1) + s_{12}^B (1 - p^B(k+1))]}{g^B(p^B(k+1))}. \end{aligned} \right\} (5.31)$$

В этих уравнениях аргумент  $k$  указывает не номер поколения, а год, в котором рассматривается популяция, величины  $g^O(p^O(k))$ ,  $g^B(p^B(k+1))$  — приспособленности осеннего поколения в  $k$ -ом году и весеннего поколения в  $(k+1)$ -м году:

$$\left. \begin{aligned} g^O(p^O(k)) &= s_{11}^O (p^O(k))^2 + \\ &+ 2s_{12}^O p^O(k)(1 - p^O(k)) + s_{22}^O (1 - p^O(k))^2, \\ g^B(p^B(k+1)) &= s_{11}^B (p^B(k+1))^2 + 2s_{12}^B p^B(k+1) \times \\ &\times (1 - p^B(k+1)) + s_{22}^B (1 - p^B(k+1))^2. \end{aligned} \right\} (5.32)$$

Если во второе из уравнений (5.31) подставить выражение для  $p^B(k+1)$  из первого, то получится одно рекуррентное уравнение  $p^O(k+1) = f_1(p^O(k))$ , которое описывает динамику структуры только осеннего поколения популяции. Точно так же можно получить уравнение  $p^B(k+1) = f_2(p^B(k))$ , которое описывает динамику

только весеннего поколения. Исследуя в отдельности каждое из этих уравнений, можно получить представление о характере изменения генетической структуры каждого из поколений. В частности, можно попытаться найти равновесные структуры и оценить их устойчивость.

Отметим, что исследование указанных уравнений при произвольных величинах фишеровских приспособленностей особей довольно затруднительно. Поэтому мы рассмотрим частный случай, который изучался в [7], сделав предварительно ряд общих замечаний. Во-первых, из системы уравнений (5.31) следует, что, если генетическая структура весеннего поколения находится в равновесии, то и генетическая структура осеннего поколения тоже обязательно находится в равновесии, и наоборот. Во-вторых, из этой же системы уравнений вытекает, что в одном поколении не может быть тривиального равновесия, если в другом поколении реализуется нетривиальное.

Предположим теперь, что в рассматриваемой нами популяции аллель  $A_1$  в любом поколении доминирует над аллелем  $A_2$ , т. е. приспособленности особей  $A_1A_1$  и  $A_1A_2$  всегда одинаковы и только приспособленности гомозигот  $A_2A_2$  в весеннем и в осеннем поколениях различаются. Тогда величины приспособленностей для весеннего и осеннего поколений могут быть заданы следующим образом:

$$\left. \begin{aligned} \text{весеннее: } s_{11}^B &= 1, s_{12}^B = 1, s_{22}^B = s^B; \\ \text{осеннее: } s_{11}^O &= 1, s_{12}^O = 1, s_{22}^O = s^O. \end{aligned} \right\} \quad (5.33)$$

С учетом данного вида коэффициентов приспособленности уравнения (5.31) примут следующий вид:

$$\begin{aligned} p^B(k+1) &= \frac{p^O(k)}{(p^O(k))^2 + 2p^O(k)(1-p^O(k)) + s^O(1-p^O(k))^2}, \\ p^O(k+1) &= \frac{p^B(k+1)}{(p^B(k+1))^2 + 2p^B(k+1)(1-p^B(k+1)) + s^B(1-p^B(k+1))^2}. \end{aligned} \quad (5.34)$$

Исключая из (5.34) переменную  $p^B(k+1)$ , получим уравнение динамики генетической структуры для осеннего поколения популяции, пользуясь которым можно вычи-

слить величину приращения частоты аллеля  $A_1$  при переходе от одного осеннего поколения к другому, т. е. через год:

$$\Delta p^o = \varphi(p^o) = \frac{p^o(1-p^o)}{g(p^o)} [(p^o)^2 (s^B - 1)^2 s^o - 2p^o (s^B - 1)(s^B s^o - 1) + s^B (s^B s^o - 1)] \quad (5.35)$$

Приравнявая это выражение нулю для отыскания положений равновесия, мы видим, что генетическая структура осеннего поколения популяции всегда имеет тривиальные положения равновесия  $\hat{p}^o = 0$  и  $\hat{p}^o = 1$ , а также нетривиальные, частота которых определяется уравнением

$$(s^B - 1)^2 s^o (p^o)^2 - 2(s^B - 1)(s^B s^o - 1)p^o + s^B (s^B s^o - 1) = 0. \quad (5.36)$$

Данное уравнение имеет два корня

$$p_{1,2}^{*o} = \frac{1 - s^B s^o \pm \sqrt{1 - s^B s^o}}{s^o (1 - s^B)}. \quad (5.37)$$

Для выполнения условий нормировки частоты  $p^{*o}$  необходимо, чтобы, во-первых,

$$s^B s^o < 1, \quad (5.38)$$

(это следует из того, что  $p^{*o}$  должно быть действительным числом), а во-вторых,

$$s^B + s^o > 2, \quad (5.39)$$

(так как величина  $p^{*o}$  должна быть положительна и меньше единицы). При выполнении этих неравенств только один из корней (5.37) будет положительным. В частности, при  $s^B < 1$  таким решением будет  $p_1^{*o}$ , а при  $s^B > 1$  — корень  $p_2^{*o}$ . Значит, одновременное выполнение неравенств (5.38) и (5.39) является необходимым и достаточным условием существования полиморфизма, который в то же время является единственным. Как уже отмечалось выше, существование полиморфизма в осеннем поколении означает, что и для весеннего поколения популяции полиморфизм также существует. Его частота может быть вычислена после подстановки  $p^{*o}$  в первое



из уравнений (5.34). Для проверки условия устойчивости полиморфизма следует вычислить производную  $\frac{d\varphi(p^0)}{dp^0}$  в точке  $\hat{p}^0$ . Соответствующие вычисления показывают, что в положении нетривиального равновесия эта производная всегда отрицательна, а ее модуль меньше двух. Таким образом, всякое нетривиальное равновесие, если оно существует, устойчиво, и выполнение неравенств (5.38) и (5.39) необходимо и достаточно для существования в рассматриваемой популяции устойчивого полиморфизма. Содержательный смысл неравенств (5.38) и (5.39) сводится к следующему. Если они выполнены, то  $s^B$  и  $s^0$ , т. е. приспособленности гомозигот  $A_2A_2$  в весеннем и в осеннем поколениях не могут быть одновременно больше или одновременно меньше единицы. Значит, для существования устойчивого полиморфизма необходимо, чтобы отбор в разных поколениях действовал в разных направлениях. Если в одном поколении приспособленность гомозигот  $A_2A_2$  повышена по сравнению с приспособленностями особей типа  $A_1A_1$  и  $A_1A_2$ , то в другом поколении она должна быть понижена. Полиморфизм, возникающий в популяциях, благодаря действию разнонаправленного в разных поколениях отбора, в работе [2] был назван адаптационным. Заметим, что если и в осеннем и в весеннем поколениях установились полиморфные состояния, и при этом  $p^{*0} \neq p^{*B}$ , то это означает, что при наблюдении за популяцией от поколения к поколению, ее генетическая структура будет совершать незатухающие колебания. Значит, адаптационный полиморфизм в популяции сопровождается устойчивыми колебаниями ее генетической структуры.

На рис. 5.14 приведена кривая изменения частоты аллеля в популяции с переменным отбором. Начальное значение  $p$  было выбрано равным 0,8. Приспособленности гомозигот  $A_1A_1$  и гетерозигот  $A_1A_2$  и в весеннем и в осеннем поколениях равны 1, а приспособленности гомозигот  $A_2A_2$  принимают следующие значения:

$$\text{весеннее: } s^B = 100;$$

$$\text{осеннее: } s^0 = 0,01.$$

Видно, что в популяции устанавливается адаптационный

полиморфизм, сопровождаемый колебаниями ее генетической структуры.

В заключение отметим, что для популяции с переменным отбором, которая находится в состоянии адапционного полиморфизма, приспособленности весеннего  $g^{*в}$  и осеннего  $g^{*о}$  поколений не совпадают, т. е.  $g^{*в} \neq g^{*о}$ . Как известно, приспособленность некоторого поколения

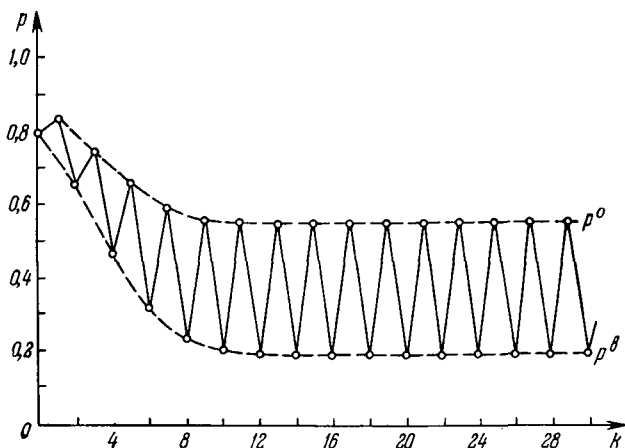


Рис. 5.14.

популяции представляет собой относительное изменение ее общей численности при переходе от данного поколения к следующему. Поэтому динамика общей численности популяции, находящейся в состоянии адапционного полиморфизма, описывается следующими соотношениями:

$$N(n+1) = g^{*о} N(n),$$

$$N(n+2) = g^{*в} N(n+1),$$

где через  $n$  обозначен номер поколения. Если же наблюдать за динамикой общей численности с интервалом в один год, то она описывается соотношением

$$N(k+1) = g^{*о} g^{*в} N(k).$$

Таким образом, если популяция находится в состоянии адаптационного полиморфизма, то ее общая численность из года в год изменяется в геометрической прогрессии с показателем  $g^* = g^{*0}g^{*n}$ .

### § 5.3. Отбор, зависящий от генетической структуры популяции

В этом параграфе мы будем исследовать двухаллельные популяции, коэффициенты приспособленности которых  $g_{11}(p)$ ,  $g_{12}(p)$ ,  $g_{21}(p)$ ,  $g_{22}(p)$  в любом поколении зависят от их генетической структуры. Динамика таких популяций описывается уравнением вида

$$p' = p \frac{g_{11}(p)p + g_{12}(p)(1-p)}{g(p)}, \quad (5.40)$$

причем для приспособленности  $g(p)$  имеем

$$g(p) = p^2 g_{11}(p) + p(1-p)[g_{12}(p) + g_{21}(p)] + (1-p)^2 g_{22}(p). \quad (5.41)$$

В главе 2 было показано, что если приспособленность некоторой популяции может быть выражена в виде квадратичной формы от частот групп, которые определяют ее структуру, то это соответствует предположению о наличии парных взаимодействий составляющих популяцию особей. Так как выражение (5.41) не является квадратичной формой, то зависимость коэффициентов приспособленности от генетической структуры популяции характеризует наличие взаимодействий более высокого порядка, чем парные.

Конечно, каждое уравнение, связывающее частоты гамет в двух смежных поколениях, может быть записано в виде (5.40). Это означает, что формально модели динамики любых двухаллельных популяций, находящихся под воздействием самых различных факторов, можно привести к эквивалентной модели панмиктической популяции с коэффициентами приспособленности, зависящими от  $p$ . Впервые это было отмечено в [10]. Однако такой вид уравнений может быть получен и не формально, а как отражение содержательного смысла изучаемых явлений. Так, например, очень часто действие

естественного отбора на особей в реальных биологических популяциях не является абсолютным, а зависит от структуры всей популяции [3, 4, 5]. В математической модели действие естественного отбора отражают с помощью коэффициентов выживаемости и гаметопродукции, которые в этом случае оказываются функциями частоты  $p$ .

Для исследования положений равновесия популяций с отбором, зависящим от их генетической структуры, запишем выражение для приращения частоты  $p$  за одно поколение, которое аналогично уравнению (5.8):

$$\Delta p = \psi(p) = \frac{p(1-p)\{p[g_{11}(p) + g_{22}(p) - g_{12}(p) - g_{21}(p)] - [g_{22}(p) - g_{12}(p)]\}}{g(p)} \quad (5.42)$$

Для нахождения значений  $\hat{p}$ , соответствующих положениям равновесия, приравняем это выражение к нулю. В результате получим, что здесь также в принципе возможны положения равновесия с частотами

$$\hat{p} = 0, \quad \hat{p} = 1, \quad \hat{p} = p^*, \quad (5.43)$$

причем величина  $p^*$  находится из соотношения, аналогичного (5.10),

$$p^* = \frac{g_{22}(p^*) - g_{12}(p^*)}{g_{11}(p^*) + g_{22}(p^*) - g_{12}(p^*) - g_{21}(p^*)}. \quad (5.44)$$

Однако, если при постоянных коэффициентах приспособленности соотношение (5.10) сразу же давало величину  $p^*$ , то в случае приспособленностей, зависящих от частоты, соотношение (5.44) представляет собой уравнение, решение которого и определяет величину  $p^*$ . Так как это уравнение может иметь не единственный корень, то популяция с отбором, зависящим от структуры, в отличие от популяций с постоянным отбором может иметь несколько полиморфных состояний.

Для исследования устойчивости положений равновесия мы опять будем рассматривать поведение  $\Delta p$ , как функции  $p$ , в окрестности положений равновесия. Рассуждая так же, как и в случае постоянного отбора, придем к выводу, что достаточным условием устойчивости положения равновесия в точке  $p = \hat{p}$  является

выполнение неравенств

$$-2 < \left. \frac{d\psi(p)}{dp} \right|_{p=\hat{p}} < 0, \quad (5.45)$$

где функция  $\psi(p)$  определяется выражением (5.42).

Дифференцируя (5.42) по  $p$  и подставляя значения  $\hat{p}$ , соответствующие различным положениям равновесия, можно вычислить  $\left. \frac{d\psi(p)}{dp} \right|_{p=\hat{p}}$  в равновесных точках. Для тривиальных положений равновесия значения производной будут следующими:

$$\left. \frac{d\psi(p)}{dp} \right|_{p=0} = \frac{g_{12}(0) - g_{22}(0)}{g_{22}(0)},$$

$$\left. \frac{d\psi(p)}{dp} \right|_{p=1} = \frac{g_{21}(1) - g_{11}(1)}{g_{11}(1)}.$$

Нетрудно установить, что неравенство  $-2 < \left. \frac{d\psi(p)}{dp} \right|_{p=\hat{p}}$  для тривиальных равновесий всегда выполняется. Таким образом, выполнение неравенства  $\left. \frac{d\psi(p)}{dp} \right|_{p=\hat{p}} < 0$  является необходимым и достаточным условием устойчивости тривиальных положений равновесия. Учитывая, что коэффициенты приспособленности всегда неотрицательны, легко получить, что равновесие  $\hat{p} = 0$  устойчиво тогда и только тогда, когда

$$g_{12}(0) < g_{22}(0), \quad (5.46)$$

а равновесие  $\hat{p} = 1$  устойчиво тогда и только тогда, когда

$$g_{21}(1) < g_{11}(1). \quad (5.47)$$

В точках нетривиального равновесия производная от  $\psi(p)$  имеет более сложный вид:

$$\left. \frac{d\psi(p)}{dp} \right|_{p=p^*} = \frac{p^*(1-p^*)}{g(p^*)} [g_{11}(p^*) + g_{22}(p^*) - g_{12}(p^*) - g_{21}(p^*)] \left\{ 1 - \frac{d}{dp} \left[ \frac{g_{22}(p) - g_{12}(p)}{g_{11}(p) + g_{22}(p) - g_{12}(p) - g_{21}(p)} \right]_{p=p^*} \right\}. \quad (5.48)$$

В отличие от случаев постоянного отбора, в данном случае значение  $\left. \frac{d\psi(p)}{dp} \right|_{p=p^*}$  в точке  $p = p^*$  может быть меньше,

чем  $-2$ . Поэтому отрицательность выражения (5.48) является только необходимым условием устойчивости положения равновесия в точке  $p^*$ . Для устойчивости нетривиального положения равновесия в случае отбора, зависящего от генетической структуры, необходимо, чтобы:

либо

$$\left. \begin{aligned} g_{11}(p^*) + g_{22}(p^*) < g_{12}(p^*) + g_{21}(p^*), \\ \frac{d}{dp} \left[ \frac{g_{22}(p) - g_{12}(p)}{g_{11}(p) + g_{22}(p) - g_{12}(p) - g_{21}(p)} \right]_{p=p^*} > 1, \end{aligned} \right\} (5.49)$$

либо

$$\left. \begin{aligned} g_{11}(p^*) + g_{22}(p^*) > g_{12}(p^*) + g_{21}(p^*), \\ \frac{d}{dp} \left[ \frac{g_{22}(p) - g_{12}(p)}{g_{11}(p) + g_{22}(p) - g_{12}(p) - g_{21}(p)} \right]_{p=p^*} < 1. \end{aligned} \right\} (5.50)$$

Если условия (5.49) и (5.50) нарушены, т. е.  $\frac{d\psi(p)}{dp}$  в точке  $p = p^*$  положительна, то при малом возмущении частота аллеля  $A_1$  монотонно удаляется от равновесного значения. Если же  $\frac{d\psi(p)}{dp}$  в точке  $p = p^*$  меньше чем  $-2$ , то малые возмущения приводят к возникновению в окрестности равновесной точки расходящихся колебаний.

Отметим одно обстоятельство, которое вытекает из (5.49) и (5.50). При отборе, зависящем от структуры популяции, повышенная по сравнению с обеими гомозиготами приспособленность гетерозигот в положении нетривиального равновесия не является ни необходимым, ни достаточным условием устойчивости данного положения равновесия.

Одним из видов отбора, зависящего от генетической структуры популяции, является отбор, при котором приспособленность особи, несущей некоторый признак, тем больше, чем меньше в популяции особей с этим признаком, т. е. чем меньше частота данного признака. Такой вид отбора, способствующего выживанию особей, обладающих редким фенотипом, возникает, например, в популяциях, которые подвергаются нападению каких-либо врагов (хищников или паразитов), причем приспособленности особей определяются в основном тем, как им удается избежать нападения. В этом случае особи ред-

кого типа, как правило, будут меньше подвергаться нападению, так как враги будут распознавать их хуже, чем особей часто встречающегося в популяции типа.

Рассмотрим в качестве примера случай, когда приспособленность особи, обладающей некоторым фенотипом, отклоняется от максимально возможной для данного фенотипа на величину, пропорциональную частоте этого фенотипа [6]. Предположим сначала, что фенотипическое проявление всех трех генотипов:  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  и  $A_2A_2$  — различно. Это значит, что в популяции имеются особи трех фенотипических классов, причем частоты этих классов совпадают с частотами генотипов, а приспособленности всех трех генотипов различны. Пусть отбор гамет не действует, а фишеровские приспособленности особей принимают следующие значения:

$$\left. \begin{aligned} s_{11}(p) &= s_{11}(1 - \kappa p^2), \\ s_{12}(p) &= s_{12}(1 - 2\kappa p(1 - p)), \\ s_{22}(p) &= s_{22}(1 - \kappa(1 - p)^2). \end{aligned} \right\} \quad (5.51)$$

Здесь  $s_{11}$ ,  $s_{12}$  и  $s_{22}$  — постоянные составляющие приспособленностей, показатель  $\kappa$  характеризует влияние отбора, зависящего от структуры. При  $\kappa = 0$  этот вид отбора в популяции не действует. Так как коэффициенты приспособленности по смыслу всегда неотрицательны, то величина  $\kappa$  должна удовлетворять ограничениям  $-1 \leq \kappa \leq 1$ . Учитывая то, что мы хотим отобразить действие отбора в пользу редких фенотипов, будем предполагать, что  $0 \leq \kappa \leq 1$ . Динамика генетической структуры рассматриваемой популяции в соответствии с выражением (5.40) описывается следующим уравнением:

$$p' = p \frac{s_{11}p(1 - \kappa p^2) + s_{12}(1 - p)(1 - 2\kappa p(1 - p))}{g(p)}, \quad (5.52)$$

где приспособленность популяции  $g(p)$  равна:

$$g(p) = g_0(p) - \kappa [(s_{11} + s_{22} + 4s_{12})p^4 - 4(s_{22} + 2s_{12})p^3 + 2(s_{22} + 2s_{12})p^2 + 4s_{22}p + s_{22}]. \quad (5.53)$$

Функция  $g_0(p) = s_{11}p^2 + 2s_{12}p(1 - p) + s_{22}(1 - p)^2$  представляет собой величину приспособленности популяции, имеющей те же частоты генотипов, что и рассматриваемая популяция, но в которой не действует отбор,

зависящий от структуры. Из выражения (5.53) следует, что действие дополнительной составляющей отбора может как уменьшать приспособленность популяции, так и увеличивать ее.

Записав по аналогии с соотношением (5.42) выражение для приращения частоты за одно поколение  $\Delta p$  и приравняв его нулю, легко заключить, что в рассматриваемой популяции, помимо тривиальных положений равновесия, могут существовать и нетривиальные, которые можно найти из следующего уравнения:

$$\kappa [(s_{11} + s_{22} + 4s_{12}) p^2 - 3(s_{22} + 2s_{12}) p^2 + (3s_{22} + 2s_{12}) p - s_{22}] = (s_{11} + s_{22} - 2s_{12}) p - (s_{22} - s_{12}). \quad (5.54)$$

Это уравнение демонстрирует баланс действия двух видов отбора: с постоянными приспособленностями и зависящего от структуры. При  $\kappa = 0$ , т. е. в том случае, когда второй вид отбора не действует, из уравнения (5.54) немедленно следует выражение (5.10) для частоты нетривиального равновесия при постоянных коэффициентах приспособленности. Если же все  $s_{ij}$  в (5.54) равны друг другу, то правая часть этого выражения обращается в нуль, и мы получаем уравнение для отыскания частот нетривиального равновесия при действии только отбора, зависящего от структуры. Наконец, когда действуют оба вида отбора, то положение нетривиального равновесия определяется их взаимодействием.

Определение положений равновесия и исследование их устойчивости при совместном действии двух видов отбора чрезвычайно затруднительно. Поэтому мы рассмотрим только такие популяции, в которых постоянные составляющие приспособленностей равны друг другу и действует только зависящий от структуры популяции отбор в пользу редких генотипов. Коэффициенты приспособленности принимают в этом случае следующий вид:

$$\left. \begin{aligned} g_{11}(p) &= 1 - \kappa p^2, \\ g_{12}(p) &= g_{21}(p) = 1 - 2\kappa p(1 - p), \\ g_{22}(p) &= 1 - \kappa(1 - p)^2. \end{aligned} \right\} \quad (5.55)$$

В популяции с такими коэффициентами приспособленности, помимо тривиальных равновесий могут существо-



вать и нетривиальные, частоты которых можно найти из уравнения, которое получается из (5.54), если в нем положить все  $s_{ij}$  равными друг другу:

$$6p^3 - 9p^2 + 5p - 1 = 0. \quad (5.56)$$

Это уравнение имеет только один вещественный корень, который независимо от величины  $\kappa$  и определяет частоту единственного состояния полиморфизма:

$$p^* = \frac{1}{2}. \quad (5.57)$$

Для оценки устойчивости этого положения равновесия, воспользовавшись выражением (5.48), найдем значение производной  $d\psi(p)/dp$  в точке  $p = 1/2$ . Проведя необходимые вычисления, получим

$$\left. \frac{d\psi(p)}{dp} \right|_{p=\frac{1}{2}} = -\frac{\kappa}{8-3\kappa}. \quad (5.58)$$

Так как при отборе в пользу редких фенотипов величина  $\kappa$  всегда положительна, то отсюда следует, что  $-2 < \frac{d\psi(p)}{dp} < 0$ . Это означает, что при таком виде отбора в пользу редких фенотипов в популяции существует устойчивый полиморфизм с частотой аллеля  $A_1$ , равной  $1/2$ . Вычислим величины коэффициентов приспособленности для популяции, находящейся в полиморфном состоянии:

$$g_{11}\left(\frac{1}{2}\right) = 1 - \frac{\kappa}{4}, \quad g_{12}\left(\frac{1}{2}\right) = 1 - \frac{\kappa}{2}, \quad g_{22}\left(\frac{1}{2}\right) = 1 - \frac{\kappa}{4}.$$

Оказывается, что, хотя приспособленность гетерозиготы ниже, чем у обеих гомозигот, тем не менее это полиморфное состояние устойчиво.

Из того, что единственное нетривиальное равновесие устойчиво, сразу же следует, что оба тривиальных положения равновесия неустойчивы. Это же следует и из сравнения величин коэффициентов приспособленностей, вычисленных в точках тривиальных равновесий:

$$\begin{aligned} g_{11}(0) &= 1, & g_{11}(1) &= 1 - \kappa, \\ g_{12}(0) &= g_{21}(0) = 1, & g_{12}(1) &= g_{21}(1) = 1, \\ g_{22}(0) &= 1 - \kappa, & g_{22}(1) &= 1. \end{aligned}$$

Так как  $\kappa > 0$ , то  $g_{12}(0) > g_{22}(0)$  и  $g_{21}(1) > g_{11}(1)$ , а это и означает (см. соотношение (5.47)), что оба тривиальных положения равновесия неустойчивы. Отметим, что так как при  $\kappa < 0$  выражение (5.58) становится положительным, то, если бы отбор действовал не в пользу, а против редких фенотипов, точка  $p = 1/2$  соответствовала бы неустойчивому полиморфизму. При таком отборе структура популяции приближалась бы к одному из тривиальных равновесий.

Фишеровские приспособленности особей для популяции с отбором в пользу редких фенотипов имеют вид (5.55) тогда, когда фенотипическое проявление всех трех генотипов различно. Предположим теперь, что генотипы  $A_1A_1$  и  $A_1A_2$  фенотипически неразличимы, т. е. аллель  $A_1$  доминирует над аллелем  $A_2$ . В этом случае приспособленности генотипов  $A_1A_1$  и  $A_1A_2$  также неразличимы. Полная частота особей, обладающих доминантным признаком, будет  $p^2 + 2p(1-p) = 2p - p^2$ . Если опять принять допущение, состоящее в том, что приспособленность особи, несущей некоторый признак, отклоняется от единицы на величину, пропорциональную частоте этого признака в популяции, то при доминировании аллеля  $A_1$  над аллелем  $A_2$  коэффициенты приспособленности будут равны следующим величинам:

$$\left. \begin{aligned} g_{11}(p) &= 1 - \kappa(2p - p^2), \\ g_{12}(p) &= g_{21}(p) = 1 - \kappa(2p - p^2), \\ g_{22}(p) &= 1 - \kappa(1 - p)^2. \end{aligned} \right\} \quad (5.59)$$

Расчеты, аналогичные предыдущим, показывают, что и при полном доминировании имеется единственное устойчивое нетривиальное равновесие. Его частота равна  $\sqrt{\frac{1}{2}} \approx 0,707$ , т. е. выше, чем при отсутствии доминирования. Отметим, что при отборе с постоянными приспособленностями полиморфизм при полном доминировании ( $s_{11} = s_{12}$ ) вообще не существует, так как в этом случае

$$p^* = \frac{s_{22} - s_{12}}{s_{11} + s_{22} - 2s_{12}} = 1,$$

т. е.  $p^*$  совпадает с точкой тривиального равновесия.

Еще одним примером популяций, в которых отбор зависит от генетической структуры, служат популяции

особей, вступающих в конкурентные столкновения друг с другом [12]. Повод для такого рода столкновений может быть самым различным (конкуренция за пищу, борьба за обладание территорией и т. д.). Не вдаваясь в конкретное содержание этих столкновений, представим себе следующую абстрактную схему конкуренции между особями. Пусть в некоторый предшествующий размножению момент времени особи образуют друг с другом конкурирующие пары, причем образование этих пар происходит совершенно случайным образом. В результате конкуренции одна из особей пары становится победителем, а другая оказывается побежденной. Все побежденные особи в размножении не участвуют, т. е. практически выбывают из популяции. Это означает, что общая численность популяции особей в результате конкуренции уменьшается в два раза. Если конкурентоспособность особей разных типов различна, то такая схема конкурентных столкновений эквивалентна действию отбора с приспособленностями, зависящими от структуры популяции. Исход конкурентного столкновения для каждой пары особей определяется «таблицей побед» (табл. 5.2). Коэффициенты этой таблицы представляют собой вероятности победы особи, генотип которой указан в строке, над особью, генотип которой указан в столбце. Очевидно, что все коэффициенты  $k_{ii}$ , соответствующие конкуренции между одинаковыми особями, должны быть равны  $1/2$ , а все  $k_{ij} = 1 - k_{ji}$ , так как вероятность победы особи  $i$ -го типа над особью  $j$ -го типа равна вероятности поражения особи  $j$ -го типа от особи  $i$ -го типа. Учитывая это, «таблица побед» может быть приведена к виду таблицы 5.3, коэффициент  $k_1$  которой определяет конкурентоспособность особи с генотипом  $A_1A_1$  в столкновении с особью типа  $A_1A_2$ ,  $k_2$  определяет конкурентоспособность особи  $A_1A_1$  в столкновении с особью  $A_2A_2$ , а  $k_3$  — конкурентоспособность  $A_2A_2$  в столкновении с  $A_1A_2$ . В частности, если например,  $k_1 > 0$ , то при столкновении особи  $A_1A_1$  с особью  $A_1A_2$  более вероятна победа  $A_1A_1$ ; если же  $k_1 < 0$ , то более вероятна победа

Таблица 5.2  
 $A_1A_1$   $A_1A_2$   $A_2A_2$

$A_1A_1$	$\frac{1}{2}$	$k_{12}$	$k_{13}$
$A_1A_2$	$k_{21}$	$\frac{1}{2}$	$k_{23}$
$A_2A_2$	$k_{31}$	$k_{32}$	$\frac{1}{2}$

в два раза. Если конкурентоспособность особей разных типов различна, то такая схема конкурентных столкновений эквивалентна действию отбора с приспособленностями, зависящими от структуры популяции. Исход конкурентного столкновения для каждой пары особей определяется «таблицей побед» (табл. 5.2). Коэффициенты этой таблицы представляют собой вероятности победы особи, генотип которой указан в строке, над особью, генотип которой указан в столбце. Очевидно, что все коэффициенты  $k_{ii}$ , соответствующие конкуренции между одинаковыми особями, должны быть равны  $1/2$ , а все  $k_{ij} = 1 - k_{ji}$ , так как вероятность победы особи  $i$ -го типа над особью  $j$ -го типа равна вероятности поражения особи  $j$ -го типа от особи  $i$ -го типа. Учитывая это, «таблица побед» может быть приведена к виду таблицы 5.3, коэффициент  $k_1$  которой определяет конкурентоспособность особи с генотипом  $A_1A_1$  в столкновении с особью типа  $A_1A_2$ ,  $k_2$  определяет конкурентоспособность особи  $A_1A_1$  в столкновении с особью  $A_2A_2$ , а  $k_3$  — конкурентоспособность  $A_2A_2$  в столкновении с  $A_1A_2$ . В частности, если например,  $k_1 > 0$ , то при столкновении особи  $A_1A_1$  с особью  $A_1A_2$  более вероятна победа  $A_1A_1$ ; если же  $k_1 < 0$ , то более вероятна победа

$A_1A_2$ . Так как вероятность не может быть отрицательной и превышать единицу, то все  $k_i$  в табл. 5.3 удовлетворяют условию  $-1 \leq k_i \leq 1$ . Если какое-либо из  $k_i$  равно 0, то это означает, что конкурентоспособности особей соответствующих генотипов при конкуренции друг с другом одинаковы.

Таблица 5.3

	$A_1A_1$	$A_1A_2$	$A_2A_2$
$A_1A_1$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}(1+k_1)$	$\frac{1}{2}(1+k_2)$
$A_1A_2$	$\frac{1}{2}(1-k_1)$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}(1-k_2)$
$A_2A_2$	$\frac{1}{2}(1-k_2)$	$\frac{1}{2}(1+k_2)$	$\frac{1}{2}$

Пользуясь таблицей 5.3 и учитывая сделанное ранее предположение о том, что конкурирующие пары образуются чисто случайно, т. е. что вероятность, с которой произвольно выбранная особь вступает в столкновение с особью определенного генотипа, равна частоте этого генотипа в популяции, нетрудно найти выражения для приспособленностей особей с различными генотипами.

Если предположить, что никакие виды отбора, кроме конкурентного, не действуют, то можно записать:

$$\left. \begin{aligned}
 g_{11}(p) &= \frac{1}{2} [p^2 + 2(1+k_1)p(1-p) + \\
 &\quad + (1+k_2)(1-p)^2], \\
 g_{12}(p) = g_{21}(p) &= \frac{1}{2} [(1-k_1)p^2 + 2p(1-p) + \\
 &\quad + (1-k_2)(1-p)^2], \\
 g_{22}(p) &= \frac{1}{2} [(1-k_2)p^2 + 2(1+k_2)p(1-p) + \\
 &\quad + (1-p)^2].
 \end{aligned} \right\} (5.60)$$

Подставив эти значения коэффициентов приспособленности в выражение (5.44), получим уравнение для отыскания частоты нетривиального равновесия:

$$(k_1 - k_2 - k_3)p^2 + (k_2 + 2k_3)p - k_3 = 0. \quad (5.61)$$

Это уравнение имеет два корня:

$$P_{1,2}^* = \frac{k_2 + 2k_3 \pm \sqrt{k_2^2 + 4k_1k_3}}{2(k_3 + k_2 - k_1)}. \quad (5.62)$$

Чтобы быть частотами нетривиального равновесия, корни  $p_1^*$  и  $p_2^*$  должны быть действительными, а для этого необходимо выполнение неравенства  $k_2^2 + 4k_1k_3 \geq 0$ . Значит, в популяции с конкурентными столкновениями в принципе возможны два нетривиальных положения равновесия. Однако нетрудно заключить, что только одно из них, а именно  $p_1^*$ , если оно существует, является устойчивым. Это следует из соотношений:

$$\begin{aligned} -2 < \left. \frac{d\psi(p)}{dp} \right|_{p=p_1^*} &= -P_1^*(1 - P_1^*) \sqrt{k_2^2 + 4k_1k_3} < 0, \\ \left. \frac{d\psi(p)}{dp} \right|_{p=p_2^*} &= P_2^*(1 - P_2^*) \sqrt{k_2^2 + 4k_1k_3} > 0. \end{aligned} \quad (5.63)$$

Помимо нетривиальных равновесий, рассматриваемая популяция имеет, конечно, и тривиальные. Их устойчивость проверяется сопоставлением величин коэффициентов приспособленностей в положении тривиальных равновесий. Эти величины легко могут быть вычислены подстановкой  $p = 0$  и  $p = 1$  в соотношения (5.60):

$$\left. \begin{aligned} g_{11}(0) &= \frac{1 + k_3}{2}, & g_{11}(1) &= \frac{1}{2}, \\ g_{12}(0) &= g_{21}(0) = \frac{1 - k_3}{2}, & g_{12}(1) &= g_{21}(1) = \frac{1 - k_1}{2}, \\ g_{22}(0) &= \frac{1}{2}, & g_{22}(1) &= \frac{1 - k_2}{2}. \end{aligned} \right\} \quad (5.64)$$

Из условия устойчивости тривиальных равновесий (см. соотношения (5.46), (5.47)) следует, что равновесие с частотой  $p = 0$  устойчиво тогда и только тогда, когда  $k_3 > 0$ , т. е. если при конкурентном столкновении особей типа  $A_2A_2$  с особями типа  $A_1A_2$  более вероятна победа особей  $A_2A_2$ . Теперь можно рассмотреть положения равновесия при различных значениях конкурентоспособностей особей. На рис. 5.15 показан вид зависимостей  $\Delta p$  от  $p$  и отмечены устойчивые (●) и неустойчивые (○)

равновесия для различных значений конкурентоспособностей собой. В трех случаях:

(2)  $k_1 < 0$ ;  $k_3 < 0$ ; (5)  $k_1 > 0$ ;  $k_3 < 0$ ;  $k_2^2 + 4k_1k_3 > 0$ ;

(6)  $k_1 < 0$ ;  $k_3 > 0$ ;  $k_2^2 + 4k_1k_3 > 0$

— конкурентные столкновения между особями приводят

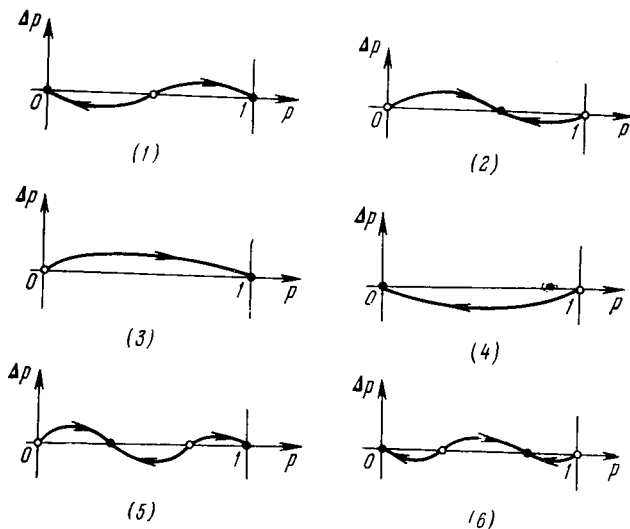


Рис. 5.15.

к существованию в популяции устойчивого полиморфизма. Любопытно, что в двух последних случаях, помимо устойчивого полиморфизма, в популяции существуют и устойчивые тривиальные равновесия; в зависимости от начальной структуры популяция может прийти либо в полиморфное, либо в мономорфное состояние.

#### § 5.4. Взаимодействие отбора и инбридинга

В предыдущих параграфах мы рассматривали только такие популяции, для которых отбор был единственным фактором эволюции. Теперь же мы перейдем к изучению популяций, структура которых изменяется не только под

действием отбора, но и других эволюционных факторов. Начнем с популяций, в которых нарушена панмиксия, и источником этого нарушения является инбридинг. Система уравнений динамики однолокусной полиаллельной популяции с учетом инбридинга была выведена в главе 4. В случае двух аллелей эта система сводится к единственному уравнению

$$p(k+1) = p(k) \frac{g_{11}^{\mathcal{F}}(k)p(k) + g_{12}^{\mathcal{F}}(k)(1-p(k))}{g^{\mathcal{F}}(k)}, \quad (5.65)$$

где  $p(k)$  и  $p(k+1)$  — частоты аллеля  $A_1$  в  $k$ -м и  $(k+1)$ -м поколении,  $g^{\mathcal{F}}(k)$  — средняя приспособленность популяции с инбридингом:

$$g^{\mathcal{F}}(k) = g_{11}^{\mathcal{F}}(k)p^2(k) + (g_{12}^{\mathcal{F}}(k) + g_{21}^{\mathcal{F}}(k))p(k)(1-p(k)) + g_{22}^{\mathcal{F}}(k)(1-p(k))^2, \quad (5.66)$$

а  $g_{11}^{\mathcal{F}}(k)$ ,  $g_{12}^{\mathcal{F}}(k)$ ,  $g_{21}^{\mathcal{F}}(k)$ ,  $g_{22}^{\mathcal{F}}(k)$  — коэффициенты приспособленности, которые следующим образом выражаются через коэффициенты приспособленности панмиктической популяции и коэффициент инбридинга:

$$\left. \begin{aligned} g_{11}^{\mathcal{F}}(k) &= g_{11}, \\ g_{12}^{\mathcal{F}}(k) &= g_{11}\mathcal{F}(k) + g_{12}(1-\mathcal{F}(k)), \\ g_{21}^{\mathcal{F}}(k) &= g_{22}\mathcal{F}(k) + g_{21}(1-\mathcal{F}(k)), \\ g_{22}^{\mathcal{F}}(k) &= g_{22}. \end{aligned} \right\} \quad (5.67)$$

Заметим, что если  $g_{11} \neq g_{22}$ , то матрица коэффициентов приспособленности при инбридинге несимметрична даже при условии  $g_{12} = g_{21}$ , так как и в этом случае  $g_{12}^{\mathcal{F}} \neq g_{21}^{\mathcal{F}}$ .

Рассмотрим сначала динамику популяции для случая, когда отбор в ней не действует и инбридинг является единственным фактором ее эволюции. Из соотношения (5.67) следует, что все коэффициенты приспособленности в такой популяции равны друг другу. Полагая в выражении (5.65)  $g_{11}^{\mathcal{F}}(k) = g_{12}^{\mathcal{F}}(k) = g_{21}^{\mathcal{F}}(k) = g_{22}^{\mathcal{F}}(k)$  мы видим, что независимо от величины коэффициента инбридинга  $p(k+1) = p(k)$ , т. е. частота аллеля  $A_1$  (а значит, и  $A_2$ ) от поколения к поколению не изменяется. Поэтому на структуру популяции гамет инбридинг в отсутствие

отбора не оказывает никакого влияния. Это однако не означает, что он не влияет на структуру популяции зигот. В самом деле, из соотношений (4.42) следует, что частоты зигот в популяции с инбридингом следующим образом выражаются через частоты гамет:

$$\left. \begin{aligned} \pi_{11}(k) &= p^2(k) + p(k)(1-p(k))\mathcal{F}(k), \\ \pi_{12}(k) &= 2p(k)(1-p(k)) - 2p(k)(1-p(k))\mathcal{F}(k), \\ \pi_{22}(k) &= (1-p(k))^2 + p(k)(1-p(k))\mathcal{F}(k), \end{aligned} \right\} (5.68)$$

где  $\pi_{11}$ ,  $\pi_{12}$  и  $\pi_{22}$  — соответственно частоты зигот типа  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  и  $A_2A_2$ . Если коэффициент инбридинга зависит от номера поколения, то структура популяции зигот не остается постоянной.

Зависимость коэффициента инбридинга от номера поколения определяется принятой в популяции системой скрещивания; во многих случаях она может быть получена в явном виде.

Пусть, например, особи некоторой популяции размножаются самооплодотворением. Это означает, что любая зигота может быть сформирована только такими гаметами, которые были образованы одной и той же особью. Такой способ размножения, невозможный для большинства животных, довольно обычен среди растений. Пусть в  $k$ -м поколении коэффициент инбридинга этой популяции равен  $\mathcal{F}(k)$ . Каким будет его значение в  $(k+1)$ -м поколении? Чтобы определить это, выберем случайным образом некоторую особь. Вероятность того, что сформировавшие ее зиготу гаметы были идентичны по происхождению, в соответствии с определением коэффициента инбридинга, равна  $\mathcal{F}(k)$ . Обозначим генотип этой особи  $\Gamma\Gamma'$ , где  $\Gamma$  и  $\Gamma'$  могут принимать значения  $A_1$  или  $A_2$ , т. е. предполагается, что выбранная особь может иметь произвольный генотип. При самооплодотворении среди потомков этой особи одна четвертая часть будет иметь генотип  $\Gamma\Gamma$ , одна четвертая — генотип  $\Gamma'\Gamma'$  и половина — генотип  $\Gamma\Gamma'$ . Зиготы типа  $\Gamma\Gamma$  и  $\Gamma'\Gamma'$  являются гомозиготами и были сформированы идентичными гаметами, поэтому входящие в них гены идентичны по происхождению с вероятностью единица. Для зигот же типа  $\Gamma\Gamma'$  вероятность того, что сформировавшие их гаметы идентичны, равна вероятности идентичности по происхождению генов у ро-



дательской особи, т. е.  $\mathcal{F}(k)$ . Теперь нетрудно получить выражение для величины коэффициента инбридинга в  $(k + 1)$ -м поколении:

$$\mathcal{F}(k + 1) = 2 \cdot \frac{1}{4} + \frac{1}{2} \mathcal{F}(k) = \frac{1}{2} (1 + \mathcal{F}(k)). \quad (5.69)$$

Решив полученное рекуррентное уравнение, мы найдем явную зависимость коэффициента инбридинга от номера поколения для популяции с самооплодотворением в отсутствие отбора,

$$\mathcal{F}(k) = 1 - \left(\frac{1}{2}\right)^k \mathcal{F}(0), \quad (5.70)$$

где  $\mathcal{F}(0)$  — значение коэффициента инбридинга в начальном поколении. Из выражения (5.70) следует, что

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \mathcal{F}(k) = 1$$

независимо от начальной величины коэффициента инбридинга. Как видно из соотношений (5.68) популяция, в которой коэффициент инбридинга равен 1, состоит из одних гомозигот. Значит, при достаточно долгом самооплодотворении в отсутствие отбора, любая популяция особей в конце концов приобретает такую структуру, при которой все особи оказываются гомозиготными.

Рассмотрим теперь изменение коэффициента инбридинга в популяции с частичным самооплодотворением. Пусть в каждом поколении  $r$ -я часть популяции размножается самооплодотворением, а  $(1 - r)$ -я часть — панмиктично. Тогда среди потомства особи с генотипом  $\Gamma\Gamma'$ ,  $r/4$ -я часть будет иметь генотип  $\Gamma\Gamma$ ,  $r/4$ -я — генотип  $\Gamma'\Gamma'$ , а  $r/2$ -я часть — генотип  $\Gamma\Gamma'$ , и коэффициент инбридинга в  $(k + 1)$ -м поколении, если в  $k$ -м поколении его величина была  $\mathcal{F}(k)$ , станет равен

$$\mathcal{F}(k + 1) = 2 \cdot \frac{r}{4} + \frac{r}{2} \mathcal{F}(k) = \frac{r}{2} (1 + \mathcal{F}(k)). \quad (5.71)$$

Решив это уравнение, получим

$$\mathcal{F}(k) = \frac{r}{2-r} \left(1 - \left(\frac{r}{2}\right)^k\right) + \left(\frac{r}{2}\right)^k \mathcal{F}(0), \quad (5.72)$$

откуда следует, что независимо от начального значения коэффициента инбридинга

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \mathcal{F}(k) = \frac{r}{2-r}. \quad (5.73)$$

Проводя аналогичные рассуждения, можно получить зависимость коэффициента инбридинга от номера поколения и для других регулярных форм инбридинга [9]. Однако сделать это можно только в случае отсутствия отбора. Если же в популяции наряду с инбридингом действует отбор, то найти явную зависимость коэффициента инбридинга от номера поколения не удастся, так как в этом случае его величина в каждом поколении зависит от структуры популяции. Поэтому при изучении совместного действия инбридинга и отбора, как правило, принимают, что коэффициент инбридинга в каждом поколении остается постоянным. Тогда уравнение (5.65) приобретает следующий вид, аналогичный уравнению (5.3) для панмиктической популяции, для которой коэффициенты приспособленности равны  $g_{11}^{\mathcal{F}}, g_{12}^{\mathcal{F}}, g_{21}^{\mathcal{F}}, g_{22}^{\mathcal{F}}$ :

$$p' = p \frac{g_{11}^{\mathcal{F}}p + g_{12}^{\mathcal{F}}(1-p)}{g^{\mathcal{F}}(p)}. \quad (5.74)$$

Вообще говоря, все исследование динамики структуры для популяции с постоянным коэффициентом инбридинга целиком совпадает с таковым для панмиктической популяции с несимметричной матрицей коэффициентов приспособленности. Поэтому сразу же можно утверждать, что для такой популяции возможны три положения равновесия, из которых два тривиальных  $\hat{p} = 0$  и  $\hat{p} = 1$  всегда существуют и одно нетривиальное  $\hat{p} = p^*$  может либо существовать, либо не существовать. Частота аллеля  $A_1$  в нетривиальном положении равновесия равна

$$p^* = \frac{g_{22}^{\mathcal{F}} - g_{12}^{\mathcal{F}}}{g_{11}^{\mathcal{F}} + g_{22}^{\mathcal{F}} - g_{12}^{\mathcal{F}} - g_{21}^{\mathcal{F}}} = \frac{(g_{22} - g_{12}) - (g_{11} - g_{12})\mathcal{F}}{(g_{11} + g_{22} - g_{12} - g_{21})(1-\mathcal{F})}. \quad (5.75)$$

Условия устойчивости тривиальных равновесий аналогичны (5.25) и (5.26), а условие существования устойчивого полиморфизма аналогично (5.28). Заменяя коэффи-

коэффициенты приспособленности при инбридинге их выражениями через коэффициенты приспособленности при панмиксии и коэффициент инбридинга (5.67), получим условия существования устойчивого полиморфизма в следующем виде:

$$\left. \begin{aligned} g_{11} \mathcal{F} + g_{12} (1 - \mathcal{F}) &> g_{22}, \\ g_{22} \mathcal{F} + g_{21} (1 - \mathcal{F}) &> g_{11}. \end{aligned} \right\} \quad (5.76)$$

Нетрудно показать, что эта система неравенств выполняется, а в популяции с инбридингом существует устойчивый полиморфизм тогда и только тогда, когда одновременно выполнены неравенства

$$\left. \begin{aligned} g_{11} &< g_{21}, \\ g_{22} &< g_{12}, \\ \mathcal{F} &< \min \left\{ \frac{g_{11} - g_{21}}{g_{22} - g_{21}}, \frac{g_{22} - g_{12}}{g_{11} - g_{12}} \right\}. \end{aligned} \right\} \quad (5.77)$$

Два верхних неравенства (5.77) свидетельствуют о том, что для существования устойчивого полиморфизма необходимо, чтобы, как и при панмиксии, отбор действовал в пользу гетерозигот. Однако при инбридинге этого недостаточно, так как сам инбридинг действует против гетерозигот, уменьшая их частоту в популяции. Устойчивый полиморфизм возможен, если только давление инбридинга не превышает давление отбора, что и обеспечивается при выполнении последнего из неравенств (5.77).

Проиллюстрируем это на примере популяции, в которой отбор гамет не действует, а фишеровские приспособленности принимают следующие значения [11]:

$$s_{11} = 0,5; \quad s_{12} = 1,0; \quad s_{22} = 0,25.$$

В отсутствие инбридинга, т. е. при  $\mathcal{F} = 0$ , в этой популяции существует устойчивый полиморфизм с частотой  $p^* = 0,6$ . При  $\mathcal{F} = 0,5$  частота  $p^*$  будет равна уже 0,8, а при  $\mathcal{F} = 0,7$  полиморфизм вообще не существует, а единственным устойчивым равновесием является тривиальное  $\hat{p} = 1$ . При такой величине  $\mathcal{F}$  давление инбридинга против гетерозигот столь велико, что превышает давление отбора в пользу гетерозигот, и полиморфизм оказывается невозможным.

### § 5.5. Взаимодействие отбора и мутационного процесса

Пусть в однолокусной двухаллельной популяции действует мутационный процесс, переводящий аллели  $A_1$  в аллели  $A_2$  и наоборот. Назовем мутации, в результате которых аллели  $A_1$  превращаются в аллели  $A_2$  ( $A_1 \rightarrow A_2$ ), прямыми, а мутации, в результате которых аллели  $A_2$  переходят в аллели  $A_1$  ( $A_2 \rightarrow A_1$ ), — обратными. И пусть частота прямых мутаций будет равна  $\mu_1$ , а обратных —  $\mu_2$ . Тогда аллели  $A_1$  будут оставаться неизменными с частотой  $1 - \mu_1$ , а аллели  $A_2$  — с частотой  $1 - \mu_2$ .

На основе выражений (4.53), описывающих динамику популяции гамет при наличии мутационного процесса, в случае двух аллелей получим следующую систему двух уравнений, описывающую изменение структуры популяции за одно поколение:

$$\left. \begin{aligned} p_1(k+1) &= \frac{g_{11}^1 p_1^2(k) + 2g_{12}^1 p_1(k) p_2(k) + g_{22}^1 p_2^2(k)}{g^{1t}(p(k))}, \\ p_2(k+1) &= \frac{g_{11}^2 p_1^2(k) + 2g_{12}^2 p_1(k) p_2(k) + g_{22}^2 p_2^2(k)}{g^{2t}(p(k))}, \end{aligned} \right\} (5.78)$$

где

$$g^{it}(p(k)) = (g_{11}^1 + g_{11}^2) p_1^2 + 2(g_{12}^1 + g_{12}^2) p_1(k) p_2(k) + (g_{22}^1 + g_{22}^2) p_2^2(k) \quad (5.79)$$

представляет собой приспособленность популяции, а коэффициенты приспособленности популяции с мутациями  $g_{ij}^i$  равны

$$\left. \begin{aligned} g_{11}^1 &= (1 - \mu_1) s_{11}, & g_{11}^2 &= \mu_1 s_{11}, \\ g_{12}^1 &= \frac{1 - \mu_1 + \mu_2}{2} s_{12}, & g_{12}^2 &= \frac{1 - \mu_2 + \mu_1}{2} s_{12}, \\ g_{22}^1 &= \mu_2 s_{22}, & g_{22}^2 &= (1 - \mu_2) s_{22}. \end{aligned} \right\} (5.80)$$

Здесь  $s_{11}$ ,  $s_{12}$  и  $s_{22}$  — фишеровские приспособленности особей с генотипами  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  и  $A_2A_2$ , а  $\mu_1$  и  $\mu_2$  — частоты прямых и обратных мутаций. Если ни одна из величин  $s_{11}$ ,  $s_{22}$ ,  $\mu_1$ ,  $\mu_2$  не равна нулю, то популяция гамет восстанавливает оба аллеля, и, значит, тривиальных равновесий ее структура иметь не может.

Поскольку частоты аллелей подчиняются условию нормировки, то, как и раньше, система двух уравнений может быть заменена одним:

$$p' = \frac{g_{11}^1 p^3 + 2g_{12}^1 p(1-p) + g_{22}^1 (1-p)^2}{g^{\mu}(p)}, \quad (5.81)$$

где  $p$  — частота аллеля  $A_1$  в  $k$ -м поколении, а  $p'$  — та же частота в  $(k+1)$ -м поколении. Если это уравнение переписать в несколько иной форме:

$$p' = p \frac{g_{11}^1 p + \left(2g_{12}^1 + \frac{1-p}{p} g_{22}^1\right) (1-p)}{g^{\mu}(p)}, \quad (5.82)$$

то легко заметить, что получившееся уравнение совпадает (за исключением точек  $p=0$  и  $p=1$ , в которых оно может вырождаться) с уравнением динамики однолокусной двухаллельной популяции без мутаций, но с зависящими от генетической структуры коэффициентами приспособленности, т. е.

$$\left. \begin{aligned} g_{11}^{\mu}(p) &= g_{11}^1, & g_{12}^{\mu}(p) &= 2g_{12}^1 + \frac{1-p}{p} g_{22}^1, \\ g_{21}^{\mu}(p) &= 2g_{21}^1 + \frac{p}{1-p} g_{11}^1, & g_{22}^{\mu}(p) &= g_{22}^1. \end{aligned} \right\} (5.83)$$

Поэтому уравнению (5.81) может быть придан следующий вид:

$$p' = p \frac{g_{11}^{\mu}(p) p + g_{12}^{\mu}(p) (1-p)}{g^{\mu}(p)}, \quad (5.84)$$

и исследование нетривиальных положений равновесия для популяций с мутациями может быть проведено с помощью методов § 5.3.

Мы начнем с популяций, в которых отбор не действует, а единственным фактором эволюции является мутационный процесс. Если  $0 < \mu_1 < 1$ ;  $0 < \mu_2 < 1$ , то ни один из коэффициентов приспособленности (5.80) такой популяции не равен нулю. Тривиальных положений равновесия популяция в этом случае не имеет, а коэффициенты приспособленности эквивалентной популяции без

мутаций (5.83) принимают следующие значения:

$$\left. \begin{aligned} g_{11}^{\mu}(p) &= 1 - \mu_1, \\ g_{12}^{\mu}(p) &= 1 - \mu_1 + \frac{\mu_2}{p}, \\ g_{21}^{\mu}(p) &= 1 - \mu_2 + \frac{\mu_1}{1-p}, \\ g_{22}^{\mu}(p) &= 1 - \mu_2. \end{aligned} \right\} \quad (5.85)$$

Подставляя эти величины в выражение (5.44), мы получим уравнение для отыскания частоты нетривиального равновесия

$$\begin{aligned} p^* &= \frac{g_{22}^{\mu}(p^*) - g_{12}^{\mu}(p^*)}{g_{11}^{\mu}(p^*) + g_{22}^{\mu}(p^*) - g_{12}^{\mu}(p^*) - g_{21}^{\mu}(p^*)} = \\ &= \frac{(\mu_1 p^* - \mu_2 p^* - \mu_2)(1 - p^*)}{\mu_2 p^* - \mu_1 p^* - \mu_2}. \end{aligned} \quad (5.86)$$

Это уравнение имеет единственное решение. Таким образом, в популяции существует единственное нетривиальное положение равновесия с частотой аллеля  $A_1$

$$p^* = \frac{\mu_2}{\mu_1 + \mu_2}, \quad (5.87)$$

которая зависит от соотношения между частотами прямых и обратных мутаций. Так,  $p^* > \frac{1}{2}$  при  $\mu_2 > \mu_1$ ;  $p^* < \frac{1}{2}$  при  $\mu_2 < \mu_1$  и, наконец, если  $\mu_2 = \mu_1$ , то  $p^* = \frac{1}{2}$ . Нетрудно показать, что устойчивость нетривиального равновесия следует из того, что независимо от величины  $p$   $\frac{d\psi(p)}{dp} = -(\mu_1 + \mu_2)$ , т. е. всегда выполняются неравенства  $-2 < \frac{d\psi(p)}{dp} < 0$ . Итак, при отсутствии отбора, но при наличии мутационного процесса в популяции существует устойчивый полиморфизм, возникающий благодаря взаимодействию между прямыми и обратными мутациями.

Теперь рассмотрим популяции, в которых действуют совместно отбор и мутационный процесс. Исследование динамики таких популяций в общем случае затрудни-

тельно, и мы остановимся лишь на одном частном случае, иллюстрирующем существование полиморфизма, связанного с балансом действия отбора и мутационного процесса. Пусть генетическая система, контролирующая некоторый признак, такова, что аллель  $A_1$  доминирует над аллелем  $A_2$ , т. е. приспособленности особей, имеющих генотипы  $A_1A_1$  и  $A_1A_2$ , одинаковы (положим  $s_{11} = s_{12} = 1$ ). Пусть, кроме того, в популяции имеют место только прямые мутации  $A_1 \rightarrow A_2$ , а обратные, т. е.  $A_2 \rightarrow A_1$  не действуют. При сделанных допущениях коэффициенты приспособленности эквивалентной популяции без мутаций (5.83) будут равны следующим величинам:

$$\left. \begin{aligned} g_{11}^{\mu}(p) &= 1 - \mu, \\ g_{12}^{\mu}(p) &= 1 - \mu, \\ g_{21}^{\mu}(p) &= 1 + \frac{\mu}{1-p}, \\ g_{22}^{\mu}(p) &= 1 - \alpha. \end{aligned} \right\} \quad (5.88)$$

Здесь за  $1 - \alpha$  принята величина приспособленности гомозигот  $A_2A_2$ , т. е.  $s_{22}$ , а  $\mu$  представляет собой частоту прямых мутаций  $A_1 \rightarrow A_2$ .

Если в популяции действуют и прямые и обратные мутации, то она восстанавливает оба аллеля, и поэтому тривиальных положений равновесия вообще нет. В данном же случае, когда действуют только прямые мутации, популяция по-прежнему восстанавливает аллель  $A_2$ , но зато аллель  $A_1$  теперь не восстанавливается. Поэтому не существует тривиального равновесия, для которого  $\hat{p} = 1$ , а существует лишь равновесие  $\hat{p} = 0$ . Условие устойчивости тривиального равновесия можно получить, пользуясь условием (5.47), так как при  $p = 0$  ни один из коэффициентов (5.85) не вырождается. Для этого необходимо вычислить величины коэффициентов  $g_{12}^{\mu}(p)$  и  $g_{22}^{\mu}(p)$  в точке  $p = 0$ . Так как  $g_{12}^{\mu}(0) = 1 - \mu$ , а  $g_{22}^{\mu}(0) = 1 - \alpha$  (заметим, что это не только в точке  $p = 0$ , но и в любой другой), то для выполнения условия (5.47) необходимо, чтобы

$$\mu > \alpha. \quad (5.89)$$

При этом условии тривиальное положение равновесия будет устойчивым.

Частота нетривиального положения равновесия может быть найдена из уравнения (5.84), если в него подставить величины коэффициентов приспособленности (5.88). В результате получим

$$p^* = \frac{(\alpha - \mu)(1 - p^*)}{\alpha(1 - p^*) + \mu}. \quad (5.90)$$

Это уравнение приводится к квадратному, имеющему корни:

$$p_{1,2}^* = 1 \pm \sqrt{\frac{\mu}{\alpha}}. \quad (5.91)$$

При выполнении условия

$$\mu < \alpha \quad (5.92)$$

только один из этих корней, а именно

$$p^* = 1 - \sqrt{\frac{\mu}{\alpha}}, \quad (5.93)$$

представляет собой частоту нетривиального равновесия. Значит, полиморфизм в такой популяции существует только тогда, когда, с одной стороны, отбор действует против аллеля  $A_2$  (так как  $p^*$  должно быть положительно), но, с другой стороны, его действие не подавляет давления прямых мутаций  $A_1 \rightarrow A_2$ , создающих аллелю  $A_2$  своеобразное преимущество. Исследование показывает, что полиморфизм, если он существует, всегда устойчив. Условие (5.93) противоречит условию устойчивости тривиального равновесия (5.89). Это означает, что в популяции не может быть двух устойчивых положений равновесия. Если давление отбора превышает давление мутационного процесса, то в популяции фиксируется аллель  $A_2$ ; если же давление отбора и давление мутационного процесса сбалансированы, то в популяции устанавливается полиморфизм.

В природных популяциях частота мутаций чрезвычайно мала ( $\mu \approx 10^{-6} \div 10^{-8}$ ), а давление отбора против мутантных особей может быть достаточно сильным, поэтому условие существования полиморфизма  $\mu < \alpha$ , как правило, выполняется. Если, например, гомозиготные по мутантному аллелю особи абсолютно нежизнеспособны, то  $\alpha = 1$ , что значительно превышает возможные зна-



чения  $\mu$ . В этом случае в популяции существует устойчивый полиморфизм с частотой мутантного аллеля  $A_2$ , равной

$$1 - p^* = \sqrt{\frac{\mu}{\alpha}} \approx 10^{-3} \div 10^{-4}.$$

Несмотря на достаточно жесткий отбор (гомозиготные по мутантному аллелю особи нежизнеспособны), мутации не исчезают из популяции, а сохраняются в ней в малых концентрациях. Разумеется, этот вывод справедлив только для достаточно больших популяций, так как в популяциях малой численности действие случайных факторов непременно приведет к полному исчезновению мутантного аллеля.

### § 5.6. Взаимодействие отбора и миграций

В этом параграфе мы рассмотрим модель популяции, в которой отбор взаимодействует с таким фактором эволюции, как миграция особей. Сделаем мы это на примере популяции, подразделенной на две подпопуляции, одна из которых занимает экологическую нишу, которую мы обозначим 1, а другая — нишу 2. Система уравнений (4.78), описывающая динамику структуры популяции, существующей в нескольких экологических нишах, для случая одного двухаллельного локуса и двух ниш принимает следующий вид:

$$\left. \begin{aligned} (p_1^1)' &= \frac{1}{g^m(p)} \left[ \frac{g_{11}^{11}(p_1^1)^2 + g_{12}^{11}p_1^1p_2^1}{p_1^1 + p_2^1} + \frac{g_{11}^{21}(p_1^2)^2 + g_{12}^{21}p_1^2p_2^2}{p_1^2 + p_2^2} \right], \\ (p_2^1)' &= \frac{1}{g^m(p)} \left[ \frac{g_{12}^{11}p_1^1p_2^1 + g_{22}^{11}(p_2^1)^2}{p_1^1 + p_2^1} + \frac{g_{12}^{21}p_1^2p_2^2 + g_{22}^{21}(p_2^2)^2}{p_1^2 + p_2^2} \right], \\ (p_1^2)' &= \frac{1}{g^m(p)} \left[ \frac{g_{11}^{12}(p_1^1)^2 + g_{12}^{12}p_1^1p_2^1}{p_1^1 + p_2^1} + \frac{g_{11}^{22}(p_1^2)^2 + g_{12}^{22}p_1^2p_2^2}{p_1^2 + p_2^2} \right], \\ (p_2^2)' &= \frac{1}{g^m(p)} \left[ \frac{g_{12}^{12}p_1^1p_2^1 + g_{22}^{12}(p_2^1)^2}{p_1^1 + p_2^1} + \frac{g_{12}^{22}p_1^2p_2^2 + g_{22}^{22}(p_2^2)^2}{p_1^2 + p_2^2} \right]. \end{aligned} \right\} (5.94)$$

Здесь  $p_1^1$  и  $p_2^1$  — частоты гамет типа  $A_1$  и  $A_2$  соответственно, формирующих зиготы в нише 1, а  $p_1^2$  и  $p_2^2$  — частоты

тех же типов гамет, которые формируют зиготы в нише 2. Коэффициенты системы (5.94) представляют собой коэффициенты приспособленности популяций с миграциями:

$$\left. \begin{aligned} g_{ij}^{11} &= m_{ij}^{11} u_i^1 h_{ij}^1 u_{ij}^1, \\ g_{ij}^{12} &= m_{ij}^{12} u_i^2 h_{ij}^2 u_{ij}^1, \\ g_{ij}^{21} &= m_{ij}^{21} u_i^1 h_{ij}^1 u_{ij}^2, \\ g_{ij}^{22} &= m_{ij}^{22} u_i^2 h_{ij}^2 u_{ij}^2, \end{aligned} \right\} \quad (5.95)$$

а  $g^m(p)$  — ее приспособленность — определяется равенством

$$g^m(p) = \frac{1}{p_1^1 + p_2^1} \sum_{i,j=1}^2 p_i^1 (g_{ij}^{11} p_j^1 + g_{ij}^{12} p_j^2) + \frac{1}{p_1^2 + p_2^2} \sum_{i,j=1}^2 p_i^2 (g_{ij}^{21} p_j^1 + g_{ij}^{22} p_j^2). \quad (5.96)$$

В главе 4 при выводе общих уравнений динамики структуры популяций с миграциями было отмечено, что получившаяся система уравнений является системой с неразделяющимися классами и в связи с этим в общем случае описать динамику генетических структур подпопуляций локально по нишам невозможно. Так как система уравнений (5.94) является системой с неразделяющимися классами, то это справедливо и в случае только двух экологических ниш. Если, однако, помимо локальных частот гамет по нишам

$$\left. \begin{aligned} q_1^1 &= \frac{P_1^1}{P_1^1 + P_2^1}, & q_1^2 &= \frac{P_1^2}{P_1^2 + P_2^2}, \\ q_2^1 &= \frac{P_2^1}{P_1^1 + P_2^1}, & q_2^2 &= \frac{P_2^2}{P_1^2 + P_2^2}. \end{aligned} \right\} \quad (5.97)$$

ввести еще одну переменную, представляющую собой отношение численности подпопуляции, занимающей нишу 2, —  $N^2(k)$  к численности подпопуляции, занимающей нишу 1, —  $N^1(k)$ , то относительно этих переменных можно получить замкнутую систему уравнений. Обозначим

отношение численностей подпопуляций через  $\omega(k)$ , т. е.

$$\omega(k) = \frac{N^2(k)}{N^1(k)}. \quad (5.98)$$

Нетрудно показать, что

$$\omega(k) = \frac{p_1^2(k) + p_2^2(k)}{p_1^1(k) + p_2^1(k)}. \quad (5.99)$$

Учитывая последнее соотношение, а также то, что локальные частоты связаны условием нормировки, т. е.

$$q_1^1 + q_2^1 = 1, \quad q_1^2 + q_2^2 = 1, \quad (5.100)$$

выражения (5.94) легко привести к следующей системе уравнений:

$$\left. \begin{aligned} (q^1)' &= \frac{q^1 [g_{11}^{11} q^1 + g_{12}^{11} (1 - q^1)]}{g^1(q)} + \omega \frac{q^2 [g_{11}^{21} q^2 + g_{12}^{21} (1 - q^2)]}{g^1(q)}, \\ (q^2)' &= \frac{q^1 [g_{11}^{12} q^1 + g_{12}^{12} (1 - q^1)]}{g^2(q)} + \omega \frac{q^2 [g_{11}^{22} q^2 + g_{12}^{22} (1 - q^2)]}{g^2(q)}, \\ \omega' &= \frac{g^2(q)}{g^1(q)}, \end{aligned} \right\} \quad (5.101)$$

где  $q^1$  и  $q^2$  — частоты аллеля  $A_1$  в подпопуляциях, занимающих соответственно ниши 1 и 2, а  $g^1(q)$  и  $g^2(q)$  определяются выражениями

$$\left. \begin{aligned} g^1(q) &= g_{11}^{11} (q^1)^2 + (g_{12}^{11} + g_{21}^{11}) q^1 (1 - q^1) + \\ &\quad + g_{22}^{11} (1 - q^1)^2 + \omega [g_{11}^{21} (q^2)^2 + \\ &\quad + (g_{12}^{21} + g_{21}^{21}) q^2 (1 - q^2) + g_{22}^{21} (1 - q^2)^2], \\ g^2(q) &= g_{11}^{12} (q^1)^2 + (g_{12}^{12} + g_{21}^{12}) q^1 (1 - q^1) + \\ &\quad + g_{22}^{12} (1 - q^1)^2 + \omega [g_{11}^{22} (q^2)^2 + \\ &\quad + (g_{12}^{22} + g_{21}^{22}) q^2 (1 - q^2) + g_{22}^{22} (1 - q^2)^2]. \end{aligned} \right\} \quad (5.102)$$

Подчеркнем, что система уравнений (5.101) содержит три переменных, одна из которых — отношение численностей подпопуляций. Пренебрежение динамикой отношения численностей может привести к качественно

неверным результатам. Подобные ошибочные выводы делались в ряде работ, авторы которых предполагали фактически, что  $\omega(k)$  тождественно равно 1, т. е. что численности обеих подпопуляций в любом поколении одинаковы. Это предположение не только не вытекает из уравнений динамики (5.101), но даже противоречит им.

Исследование популяций с миграциями мы будем проводить на примере таких популяций, для которых миграция особей между нишами не зависит от генотипов особей. Тогда процесс миграции можно характеризовать двумя константами:  $m_1$  — вероятность того, что особь, родившаяся в нише 1, мигрирует в нишу 2;  $m_2$  — вероятность того, что особь, родившаяся в нише 2, мигрирует в нишу 1. Очевидно, что вероятности особям остаться в той нише, где они родились, равны:  $(1 - m_1)$  для ниши 1 и  $(1 - m_2)$  для ниши 2. Пусть, кроме того, действию отбора особи подвергаются только в той нише, где они родились, но не в той, где они оказались в результате миграции, т. е. отбор проявляется только через выживаемости зигот  $u_{ij}$ , которые должны быть заданы для каждой из экологических ниш. С учетом сделанных предположений коэффициенты приспособленностей (5.95) примут следующий вид:

$$\left. \begin{aligned} g_{ij}^{11} &= (1 - m_1) u_{ij}^1, & g_{ij}^{12} &= m_1 u_{ij}^1, \\ g_{ij}^{21} &= m_2 u_{ij}^2, & g_{ij}^{22} &= (1 - m_2) u_{ij}^2. \end{aligned} \right\} \quad (5.103)$$

Систему уравнений (5.104) можно представить в такой форме:

$$\begin{aligned} (q^1)' &= \frac{(1 - m_1) q^1 [u_{11}^1 q^1 + u_{12}^1 (1 - q^1)] + m_2 \omega q^2 [u_{11}^2 q^2 + u_{12}^2 (1 - q^2)]}{(1 - m_1) g_0^1(q) + m_2 \omega g_0^2(q)}, \\ \omega' &= \frac{m_1 g_0^1(q) + (1 - m_2) \omega g_0^2(q)}{(1 - m_1) g_0^1(q) + m_2 \omega g_0^2(q)}, \\ (q^2)' &= \frac{m_1 q^1 [u_{11}^1 q^1 + u_{12}^1 (1 - q^1)] + (1 - m_2) \omega q^2 [u_{11}^2 q^2 + u_{12}^2 (1 - q^2)]}{m_1 g_0^1(q) + (1 - m_2) \omega g_0^2(q)}, \end{aligned} \quad (5.104)$$

где  $g_0^1(q)$  и  $g_0^2(q)$  — приспособленности подпопуляций, занимающих соответственно ниши 1 и 2, в случае их полной изолированности друг от друга, т. е. при  $m_1 = m_2 = 0$ .

$$\left. \begin{aligned} g_0^1 &= u_{11}^1 (q^1)^2 + 2u_{12}^1 q^1 (1 - q^1) + u_{22}^1 (1 - q^1)^2, \\ g_0^2 &= u_{11}^2 (q^2)^2 + 2u_{12}^2 q^2 (1 - q^2) + u_{22}^2 (1 - q^2)^2. \end{aligned} \right\} (5.105)$$

Предположим теперь, что в рассматриваемой нами популяции отбор не действует и миграция особей является единственным фактором ее эволюции. В этом случае все коэффициенты выживаемости равны друг другу независимо от генотипа особи и ниши, в которой она развивалась, и система уравнений (5.104) приобретает вид

$$\left. \begin{aligned} (q^1)' &= \frac{(1 - m_1) q^1 + m_2 \omega q^2}{1 - m_1 + m_2 \omega}, \\ \omega' &= \frac{m_1 + (1 - m_2) \omega}{1 - m_1 + m_2 \omega}, \\ (q^2)' &= \frac{m_1 q^1 + (1 - m_2) \omega q^2}{m_1 + (1 - m_2) \omega}. \end{aligned} \right\} (5.106)$$

Как нетрудно заметить, уравнение для  $\omega$  отделяется от уравнений для  $q^1$  и  $q^2$ , т. е. динамика отношения численностей подпопуляций не зависит от генетических структур подпопуляций. Приравнивая в этом уравнении  $\omega' = \omega$ , легко найти единственное стационарное значение  $\hat{\omega}$ :

$$\hat{\omega} = \frac{m_1}{m_2}. \quad (5.107)$$

Из двух первых уравнений системы (5.106) следует, что при  $\omega$ , определяемом выражением (5.107), любое распределение гамет, при котором  $q^1 = q^2$ , является стационарным. Это означает, что в положении равновесия в популяции с миграцией особей между двумя нишами в отсутствие отбора генетические структуры обеих подпопуляций совпадают, а отношение их численностей равно отношению констант миграции.

Теперь предположим, что отбор действует в каждой нише, а процесс миграции происходит таким образом, что вероятности каждой особи оказаться в какой-либо нише одинаковы, т. е.

$$m_1 = m_2 = \frac{1}{2}. \quad (5.108)$$

Подставив эти значения констант миграции в систему уравнений (5.106), легко увидеть, что в этом случае (независимо от начальных генетических структур и численностей подпопуляций), начиная с первого поколения, численности подпопуляций будут равны. А динамика частот аллелей будет описываться одинаковыми уравнениями.

Если через  $q$  обозначить частоту аллеля  $A_1$  в любой подпопуляции, то уравнение динамики этой величины имеет следующий вид:

$$q' = \frac{q \left[ \frac{u_{11}^1 + u_{11}^2}{2} q + \frac{u_{12}^1 + u_{12}^2}{2} (1 - q) \right]}{\frac{u_{11}^1 + u_{11}^2}{2} q^2 + (u_{12}^1 + u_{12}^2) q (1 - q) + \frac{u_{22}^1 + u_{22}^2}{2} (1 - q)^2}. \quad (5.109)$$

Это уравнение совпадает с уравнением динамики однолокусной двухаллельной панмиктической популяции (5.3), если в качестве коэффициентов приспособленности выбрать усредненные по нишам коэффициенты выживаемости зигот, т. е.

$$\left. \begin{aligned} g_{11} &= \frac{u_{11}^1 + u_{11}^2}{2}, \\ g_{12} &= g_{21} = \frac{u_{12}^1 + u_{12}^2}{2}, \\ g_{22} &= \frac{u_{22}^1 + u_{22}^2}{2}. \end{aligned} \right\} \quad (5.110)$$

Воспользовавшись результатами § 5.2, мы можем утверждать, что в такой популяции возможен устойчивый полиморфизм, причем необходимым и достаточным условием этого является выполнение неравенств

$$\left. \begin{aligned} u_{11}^1 + u_{11}^2 &< u_{12}^1 + u_{12}^2, \\ u_{22}^1 + u_{22}^2 &< u_{12}^1 + u_{12}^2. \end{aligned} \right\} \quad (5.111)$$

Заметим, что полиморфизм может возникнуть именно благодаря миграциям особей. В самом деле, пусть

выживаемости зигот по нишам принимают значения:

$$\left. \begin{aligned} u_{11}^1 &= 1 + \Theta_1, & u_{11}^2 &= 1 - \Theta_2, \\ u_{12}^1 &= 1, & u_{12}^2 &= 1, & (\Theta_1, \Theta_2 > 0), \\ u_{22}^1 &= 1 - \Theta_2, & u_{22}^2 &= 1 + \Theta_1. \end{aligned} \right\} \quad (5.112)$$

Тогда в отсутствие миграций в нише 1 всегда фиксировался бы аллель  $A_1$ , а в нише 2 — аллель  $A_2$ . Наличие же процесса миграции с константами  $m_1 = m_2 = \frac{1}{2}$  приводит к возникновению в каждой из ниш состояния полиморфизма, при котором

$$\hat{q}^1 = \hat{q}^2 = \frac{1}{2}. \quad (5.113)$$

Причем при  $\Theta_1 < \Theta_2$  этот полиморфизм устойчив, а при  $\Theta_1 > \Theta_2$  — нет.

Таким образом, взаимодействие отбора и процесса миграции может служить источником полиморфизма в популяциях.

### § 5.7. Отбор в популяциях с половой структурой

Исследование динамики генетической структуры популяций для признаков, зависящих от пола, мы начнем со случая ограниченных полом признаков. Как уже указывалось ранее (см. § 4), так называют признаки, которые контролируются генами, расположенными на неполовых хромосомах — аутосомах, но проявление этих генов, а значит и приспособленность особи, несущей эти гены, зависит от пола данной особи.

Обозначим частоту женских гамет, несущих аллель  $A_1$ , через  $q_1^{\text{♀}}$ , а несущих аллель  $A_2$ , — через  $q_2^{\text{♀}}$ . Частоты же мужских гамет, несущих аллели  $A_1$  и  $A_2$ , обозначим  $q_1^{\text{♂}}$  и  $q_2^{\text{♂}}$  соответственно. Напомним, что  $q_1$  и  $q_2$  — это относительные частоты и, значит, они нормированы отдельно для подпопуляций женских и мужских гамет:

$$\left. \begin{aligned} q_1^{\text{♀}} + q_2^{\text{♀}} &= 1, \\ q_1^{\text{♂}} + q_2^{\text{♂}} &= 1. \end{aligned} \right\} \quad (5.114)$$

Общие уравнения динамики генетической структуры популяции для ограниченных полом признаков (4.84) и (4.85) в рассматриваемом случае приводятся к следующему виду:

$$\left. \begin{aligned} (q_1^{\varphi})' &= \frac{2q_1^{\varphi}q_1^{\sigma}s_{11}^{\varphi} + (q_1^{\varphi}q_2^{\sigma} + q_2^{\varphi}q_1^{\sigma})s_{12}^{\varphi}}{2[q_1^{\varphi}q_1^{\sigma}s_{11}^{\varphi} + (q_1^{\varphi}q_2^{\sigma} + q_2^{\varphi}q_1^{\sigma})s_{12}^{\varphi} + q_2^{\varphi}q_2^{\sigma}s_{22}^{\varphi}]}, \\ (q_2^{\varphi})' &= \frac{(q_1^{\varphi}q_2^{\sigma} + q_2^{\varphi}q_1^{\sigma})s_{12}^{\varphi} + 2q_2^{\varphi}q_2^{\sigma}s_{22}^{\varphi}}{2[q_1^{\varphi}q_1^{\sigma}s_{11}^{\varphi} + (q_1^{\varphi}q_2^{\sigma} + q_2^{\varphi}q_1^{\sigma})s_{12}^{\varphi} + q_2^{\varphi}q_2^{\sigma}s_{22}^{\varphi}]}, \\ (q_1^{\sigma})' &= \frac{2q_1^{\varphi}q_1^{\sigma}s_{11}^{\sigma} + (q_1^{\varphi}q_2^{\sigma} + q_2^{\varphi}q_1^{\sigma})s_{12}^{\sigma}}{2[q_1^{\varphi}q_1^{\sigma}s_{11}^{\sigma} + (q_1^{\varphi}q_2^{\sigma} + q_2^{\varphi}q_1^{\sigma})s_{12}^{\sigma} + q_2^{\varphi}q_2^{\sigma}s_{22}^{\sigma}]}, \\ (q_2^{\sigma})' &= \frac{(q_1^{\varphi}q_2^{\sigma} + q_2^{\varphi}q_1^{\sigma})s_{12}^{\sigma} + 2q_2^{\varphi}q_2^{\sigma}s_{22}^{\sigma}}{2[q_1^{\varphi}q_1^{\sigma}s_{11}^{\sigma} + (q_1^{\varphi}q_2^{\sigma} + q_2^{\varphi}q_1^{\sigma})s_{12}^{\sigma} + q_2^{\varphi}q_2^{\sigma}s_{22}^{\sigma}]} \end{aligned} \right\} \quad (5.115)$$

Из-за условий нормировки (5.114) только два уравнения этой системы являются независимыми и любые пары частот:

$$(q_1^{\varphi}, q_1^{\sigma}), (q_2^{\varphi}, q_1^{\sigma}), (q_1^{\varphi}, q_2^{\sigma}), (q_2^{\varphi}, q_2^{\sigma})$$

— могут быть выбраны в качестве независимых переменных. Однако при исследовании динамики популяций с половой структурой, как правило, вместо этих переменных удобнее использовать другие переменные  $y^{\varphi}$  и  $y^{\sigma}$ , которые равны отношению частоты аллеля  $A_1$  к частоте аллеля  $A_2$  в женской и мужской подпопуляциях, т. е.

$$y^{\varphi} = \frac{q_1^{\varphi}}{q_2^{\varphi}}, \quad y^{\sigma} = \frac{q_1^{\sigma}}{q_2^{\sigma}}. \quad (5.116)$$

Новые переменные могут принимать значения от нуля до бесконечности. Старые переменные могут быть выражены через новые следующим образом:

$$\left. \begin{aligned} q_1^{\varphi} &= \frac{1}{1 + y^{\varphi}}, & q_2^{\varphi} &= \frac{y^{\varphi}}{1 + y^{\varphi}}, \\ q_1^{\sigma} &= \frac{1}{1 + y^{\sigma}}, & q_2^{\sigma} &= \frac{y^{\sigma}}{1 + y^{\sigma}}. \end{aligned} \right\} \quad (5.117)$$

Разделив первое из уравнений (5.115) на второе, а третье на четвертое, мы получим описание динамики структуры



подпопуляций женских и мужских гамет относительно новых переменных:

$$\left. \begin{aligned} (y^{\varphi})' &= \frac{2s_{11}^{\varphi}y^{\varphi}y^{\sigma} + s_{12}^{\varphi}(y^{\varphi} + y^{\sigma})}{2s_{22}^{\varphi} + s_{12}^{\varphi}(y^{\varphi} + y^{\sigma})}, \\ (y^{\sigma})' &= \frac{2s_{11}^{\sigma}y^{\varphi}y^{\sigma} + s_{12}^{\sigma}(y^{\varphi} + y^{\sigma})}{2s_{22}^{\sigma} + s_{12}^{\sigma}(y^{\varphi} + y^{\sigma})}. \end{aligned} \right\} \quad (5.118)$$

Эта система уравнений всегда имеет стационарные точки:  $(\dot{y}^{\varphi} = 0, \dot{y}^{\sigma} = 0)$  и  $\left(\frac{1}{y^{\varphi}} = 0, \frac{1}{y^{\sigma}} = 0\right)$ , т. е. генетическая структура популяций для ограниченных полом признаков всегда имеет тривиальные положения равновесия, в которых  $q_1^{\varphi} = q_1^{\sigma} = 0$ ;  $q_1^{\varphi} = q_1^{\sigma} = 1$ .

Исследование нетривиальных положений равновесия в общем случае затруднительно. Поэтому мы рассмотрим один частный случай, иллюстрирующий возможность существования в популяциях полиморфизма, связанного с различным направлением действия отбора у особей противоположного пола [11]. Допустим, что генетическая система, определяющая некоторый ограниченный полом признак, такова, что у самок аллель  $A_1$  доминирует над аллелем  $A_2$ , а у самцов, наоборот, аллель  $A_2$  доминирует над  $A_1$ . Пусть, кроме того, отбор и в том и в другом случае действует против рецессивных гомозигот. Тогда фишеровские приспособленности особей могут быть заданы в следующем виде:

$$\left. \begin{aligned} s_{11}^{\varphi} &= 1, & s_{11}^{\sigma} &= 1 - s^{\sigma}, \\ s_{12}^{\varphi} &= 1, & s_{12}^{\sigma} &= 1, \\ s_{22}^{\varphi} &= 1 - s^{\varphi}, & s_{22}^{\sigma} &= 1. \end{aligned} \right\} \quad (5.119)$$

Подставив эти значения в уравнения (5.118), получим

$$\left. \begin{aligned} (y^{\varphi})' &= \frac{2y^{\varphi}y^{\sigma} + y^{\varphi} + y^{\sigma}}{2(1 - s^{\varphi}) + y^{\varphi} + y^{\sigma}}, \\ (y^{\sigma})' &= \frac{2(1 - s^{\sigma})y^{\varphi}y^{\sigma} + y^{\varphi} + y^{\sigma}}{2 + y^{\varphi} + y^{\sigma}}. \end{aligned} \right\} \quad (5.120)$$

Если теперь приравнять  $(y^{\varphi})' = y^{\varphi}$  и  $(y^{\sigma})' = y^{\sigma}$ , то

получим уравнения для отыскания равновесных значений переменных  $y^{\varphi}$  и  $y^{\sigma}$ :

$$\left. \begin{aligned} 2s^{\varphi} \hat{y}^{\varphi} &= (1 + \hat{y}^{\varphi})(\hat{y}^{\varphi} - \hat{y}^{\sigma}), \\ 2s^{\sigma} \hat{y}^{\varphi} \hat{y}^{\sigma} &= (1 + \hat{y}^{\sigma})(\hat{y}^{\varphi} - \hat{y}^{\sigma}), \end{aligned} \right\} \quad (5.121)$$

из которых сразу же следует важный вывод о том, что в нетривиальном положении равновесия  $\hat{y}^{\varphi} \neq \hat{y}^{\sigma}$ , т. е. генетические структуры подпопуляций самок и самцов различны. (Если бы  $\hat{y}^{\varphi} = \hat{y}^{\sigma}$ , то правые части уравнений (5.121) обращались бы в нуль, тогда как левые части при нетривиальном равновесии всегда положительны.) Разделим второе из уравнений (5.121) на первое, получим

$$\frac{s^{\sigma}}{s^{\varphi}} \hat{y}^{\sigma} = \frac{1 + \hat{y}^{\sigma}}{1 + \hat{y}^{\varphi}}, \quad (5.122)$$

откуда следует

$$\frac{s^{\sigma}}{s^{\varphi}} = \left( \frac{1 + \hat{y}^{\sigma}}{\hat{y}^{\sigma}} \right) \left( \frac{1}{1 + \hat{y}^{\varphi}} \right). \quad (5.123)$$

Обозначив  $s^{\sigma}/s^{\varphi}$  через  $\Theta$ , окончательно запишем:

$$\Theta = \frac{\hat{q}_1^{\varphi}}{\hat{q}_2^{\sigma}}, \quad (5.124)$$

где  $\hat{q}_1^{\varphi}$  и  $\hat{q}_2^{\varphi}$  — равновесные относительные частоты аллеля  $A_1$  среди женских гамет и аллеля  $A_2$  среди мужских. Выразив с помощью этого соотношения  $\hat{q}_2^{\sigma}$  и  $\hat{q}_1^{\sigma} = 1 - \hat{q}_2^{\sigma}$  через  $\hat{q}_1^{\varphi}$  и  $\Theta$  и подставив полученные выражения в первое из уравнений (5.115), получим кубическое уравнение для отыскания равновесного значения  $\hat{q}_1^{\varphi}$ :

$$2s^{\varphi} (q_1^{\varphi})^3 - 2s^{\varphi} (q_1^{\varphi})^2 + (1 + \Theta)q_1^{\varphi} - \Theta = 0. \quad (5.125)$$

Можно показать, что это уравнение имеет один корень в интервале от нуля до единицы, т. е. нетривиальное положение равновесия единственно. В частности, если, например  $s^{\varphi} = 0,3$ , а  $s^{\sigma} = 0,1$ , т. е.  $\Theta = 3$ , то равновесные значения частот аллелей равны:

$$\begin{aligned} q_1^{\varphi} &\approx 0,76, & q_1^{\sigma} &\approx 0,24, \\ q_2^{\varphi} &\approx 0,24, & q_2^{\sigma} &\approx 0,76. \end{aligned}$$

Можно показать, что это положение равновесия устойчиво.

Итак, в популяциях с половой структурой может существовать устойчивый полиморфизм для признаков, ограниченных полом, связанный с противоположным действием отбора на самцов и самок.

Теперь рассмотрим динамику генетической структуры популяции для сцепленных с полом признаков, т. е. для признаков, контролируемых генами, расположенными на половой X-хромосоме. Уравнения динамики для гамет, содержащих аллели, контролирующие признак, т. е. гамет, несущих X-хромосому (см. выражения (4.90), (4.91)) в случае двух аллелей будут иметь следующий вид (предполагается, что отбор на уровне гамет не действует):

$$\left. \begin{aligned} (q_1^{\varphi})' &= \frac{2q_1^{\varphi} q_1^{\sigma} s_{11}^{\varphi} + (q_1^{\varphi} q_2^{\sigma} + q_2^{\varphi} q_1^{\sigma}) s_{12}^{\varphi}}{2 [q_1^{\varphi} q_1^{\sigma} s_{11}^{\varphi} + (q_1^{\varphi} q_2^{\sigma} + q_2^{\varphi} q_1^{\sigma}) s_{12}^{\varphi} + q_2^{\varphi} q_2^{\sigma} s_{22}^{\varphi}]}, \\ (q_2^{\varphi})' &= \frac{(q_1^{\varphi} q_2^{\sigma} + q_2^{\varphi} q_1^{\sigma}) s_{12}^{\varphi} + 2q_2^{\varphi} q_2^{\sigma} s_{22}^{\varphi}}{2 [q_1^{\varphi} q_1^{\sigma} s_{11}^{\varphi} + (q_1^{\varphi} q_2^{\sigma} + q_2^{\varphi} q_1^{\sigma}) s_{12}^{\varphi} + q_2^{\varphi} q_2^{\sigma} s_{22}^{\varphi}]}, \\ (q_1^{\sigma})' &= \frac{q_1^{\varphi} s_{10}^{\sigma}}{q_1^{\varphi} s_{10}^{\sigma} + q_2^{\varphi} s_{20}^{\sigma}}, \\ (q_2^{\sigma})' &= \frac{q_2^{\varphi} s_{20}^{\sigma}}{q_1^{\varphi} s_{10}^{\sigma} + q_2^{\varphi} s_{20}^{\sigma}}. \end{aligned} \right\} \quad (5.126)$$

Исследуем сначала динамику популяции, при условии что приспособленности всех особей одинаковы. Напомним, что в случае признаков, которые не зависят от пола, или признаков, ограниченных полом, при отсутствии отбора частота аллелей в популяции не изменяется от поколения к поколению (правило Харди — Вайнберга). Уравнения (5.126) в этом случае приобретают очень простой вид:

$$\left. \begin{aligned} (q_1^{\varphi})' &= \frac{q_1^{\varphi} + q_1^{\sigma}}{2}, \\ (q_1^{\sigma})' &= q_1^{\varphi}. \end{aligned} \right\} \quad (5.127)$$

Решение этой системы двух линейных разностных уравнений первого порядка может быть записано следующим

образом:

$$\left. \begin{aligned} q_1^{\varphi}(k) &= c_{11}\lambda_1^k + c_{12}\lambda_2^k, \\ q_1^{\sigma}(k) &= c_{21}\lambda_1^k + c_{22}\lambda_2^k. \end{aligned} \right\} \quad (5.128)$$

В (5.128)  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$  — корни характеристического уравнения

$$\begin{vmatrix} \frac{1}{2} - \lambda & \frac{1}{2} \\ 1 & -\lambda \end{vmatrix} = 0;$$

$\lambda_1 = 1$ ,  $\lambda_2 = -\frac{1}{2}$ ,  $c_{11}$ ,  $c_{12}$ ,  $c_{21}$ ,  $c_{22}$  — постоянные, определяемые начальными значениями частот аллелей.

В результате для частот аллеля  $A_1$  в женской и мужской подпопуляциях гамет получим следующие зависимости:

$$\left. \begin{aligned} q_1^{\varphi}(k) &= \left( \frac{2}{3} q_1^{\varphi}(0) + \frac{1}{3} q_1^{\sigma}(0) \right) + \\ &\quad + \frac{1}{3} (q_1^{\varphi}(0) - q_1^{\sigma}(0)) \left( -\frac{1}{2} \right)^k, \\ q_1^{\sigma}(k) &= \left( \frac{2}{3} q_1^{\varphi}(0) + \frac{1}{3} q_1^{\sigma}(0) \right) + \\ &\quad + \frac{2}{3} (q_1^{\varphi}(0) - q_1^{\sigma}(0)) \left( -\frac{1}{2} \right)^k. \end{aligned} \right\} \quad (5.129)$$

При  $k \rightarrow \infty$  частоты аллелей стремятся к положению равновесия, в котором

$$\hat{q}_1^{\varphi} = \hat{q}_1^{\sigma} = \frac{2}{3} q_1^{\varphi}(0) + \frac{1}{3} q_1^{\sigma}(0). \quad (5.130)$$

Любопытно отметить, что стремление частот к равновесным значениям происходит немонотонно.

Рассмотрим теперь как изменяется структура популяции для сцепленного с полом признака, когда в популяции действует отбор [8]. Введем, как и для случая ограниченных полом признаков, новые переменные  $y^{\varphi}$  и  $y^{\sigma}$ , равные

$$y^{\varphi} = \frac{q_1^{\varphi}}{q_2^{\varphi}}, \quad y^{\sigma} = \frac{q_1^{\sigma}}{q_2^{\sigma}}. \quad (5.131)$$

Разделив первое из уравнений (5.129) на второе, а третье

на четвертое, получим

$$\left. \begin{aligned} (y^{\varphi})' &= \varphi(y^{\varphi}, y^{\sigma}) = \frac{2s_{11}^{\varphi}y^{\varphi}y^{\sigma} + s_{12}^{\varphi}(y^{\varphi} + y^{\sigma})}{2s_{22}^{\varphi} + s_{12}^{\varphi}(y^{\varphi} + y^{\sigma})}, \\ (y^{\sigma})' &= \chi(y^{\varphi}) = \frac{s_{10}^{\sigma}}{s_{20}^{\sigma}}y^{\varphi}. \end{aligned} \right\} (5.132)$$

Нетрудно заметить, что это уравнение имеет стационарную точку  $\hat{y}^{\varphi} = 0$  и  $\hat{y}^{\sigma} = 0$ . Несложно также показать, что оно имеет и стационарную точку  $\frac{1}{\hat{y}^{\varphi}} = 0$  и  $\frac{1}{\hat{y}^{\sigma}} = 0$ .

Значит, в популяции с половой структурой для сцепленных с полом признаков существуют тривиальные положения равновесия с частотами аллеля  $A_1$ :

$$\left. \begin{aligned} q_1^{\varphi} &= 0, \\ q_1^{\sigma} &= 0 \end{aligned} \right\} \text{ и } \left. \begin{aligned} q_1^{\varphi} &= 1, \\ q_1^{\sigma} &= 1. \end{aligned} \right\}$$

Кроме тривиальных положений равновесия, в таких популяциях могут быть и нетривиальные. Чтобы их отыскать, необходимо в уравнениях (5.132) положить  $(y^{\varphi})' = y^{\varphi}$  и  $(y^{\sigma})' = y^{\sigma}$ . Решив получившуюся систему алгебраических уравнений, определим единственное нетривиальное положение равновесия:

$$\left. \begin{aligned} \hat{y}^{\varphi} &= \frac{(s_{10}^{\sigma} + s_{20}^{\sigma})s_{12}^{\varphi} - 2s_{20}^{\sigma}s_{22}^{\varphi}}{(s_{10}^{\sigma} + s_{20}^{\sigma})s_{12}^{\varphi} - 2s_{10}^{\sigma}s_{11}^{\varphi}}, \\ \hat{y}^{\sigma} &= \frac{s_{10}^{\sigma}}{s_{20}^{\sigma}}\hat{y}^{\varphi}. \end{aligned} \right\} (5.133)$$

Равновесные значения  $\hat{y}^{\varphi}$  и  $\hat{y}^{\sigma}$  дают следующие величины для равновесных частот аллеля  $A_1$  среди женских и мужских гамет:

$$\left. \begin{aligned} \hat{q}_1^{\varphi} &= \frac{2s_{20}^{\sigma}s_{22}^{\varphi} - (s_{10}^{\sigma} + s_{20}^{\sigma})s_{12}^{\varphi}}{2[s_{10}^{\sigma}s_{11}^{\varphi} + s_{20}^{\sigma}s_{22}^{\varphi} - (s_{10}^{\sigma} + s_{20}^{\sigma})s_{12}^{\varphi}]}, \\ \hat{q}_1^{\sigma} &= \frac{s_{20}^{\sigma}(s_{10}^{\sigma} + s_{20}^{\sigma})s_{12}^{\varphi} - 2s_{10}^{\sigma}s_{20}^{\sigma}s_{11}^{\varphi}}{(s_{10}^{\sigma} + s_{20}^{\sigma})s_{12}^{\varphi} - 2s_{10}^{\sigma}s_{20}^{\sigma}(s_{11}^{\varphi} + s_{22}^{\varphi})}. \end{aligned} \right\} (5.134)$$

Чтобы исследовать устойчивость положений равновесия, рассмотрим динамику системы уравнений, получающейся из системы (5.132) при ее линейризации в окрестности равновесных значений  $\hat{y}^{\varphi}$  и  $\hat{y}^{\sigma}$ . Линеаризуя (5.132), получим систему линейных разностных уравнений относительно малых приращений величин  $y^{\varphi}$  и  $y^{\sigma}$ , которые мы обозначим  $\xi^{\varphi}$  и  $\xi^{\sigma}$ :

$$\left. \begin{aligned} (\xi^{\varphi})' &= \xi^{\varphi} \frac{\partial \varphi}{\partial y^{\varphi}} \bigg|_{\substack{y^{\varphi} = \hat{y}^{\varphi} \\ y^{\sigma} = \hat{y}^{\sigma}}} + \xi^{\sigma} \frac{\partial \varphi}{\partial y^{\sigma}} \bigg|_{\substack{y^{\varphi} = \hat{y}^{\varphi} \\ y^{\sigma} = \hat{y}^{\sigma}}}, \\ (\xi^{\sigma})' &= \xi^{\varphi} \frac{\partial \chi}{\partial y^{\varphi}} \bigg|_{\substack{y^{\varphi} = \hat{y}^{\varphi} \\ y^{\sigma} = \hat{y}^{\sigma}}} + \xi^{\sigma} \frac{\partial \chi}{\partial y^{\sigma}} \bigg|_{\substack{y^{\varphi} = \hat{y}^{\varphi} \\ y^{\sigma} = \hat{y}^{\sigma}}} \end{aligned} \right\} \quad (5.135)$$

Решение системы уравнений (5.135) имеет вид, аналогичный (5.128), а именно:

$$\left. \begin{aligned} \xi^{\varphi}(k) &= c_{11} \lambda_1^k + c_{12} \lambda_2^k, \\ \xi^{\sigma}(k) &= c_{21} \lambda_1^k + c_{22} \lambda_2^k, \end{aligned} \right\} \quad (5.136)$$

где  $c_{11}$ ,  $c_{12}$ ,  $c_{21}$  и  $c_{22}$  -- произвольные постоянные, определяемые начальными значениями приращений  $\xi^{\varphi}$  и  $\xi^{\sigma}$ , а  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$  -- корни характеристического уравнения:

$$\begin{vmatrix} \frac{\partial \varphi}{\partial y^{\varphi}} - \lambda & \frac{\partial \varphi}{\partial y^{\sigma}} \\ \frac{\partial \chi}{\partial y^{\varphi}} & \frac{\partial \chi}{\partial y^{\sigma}} - \lambda \end{vmatrix} = 0. \quad (5.137)$$

Для того, чтобы положение равновесия было устойчивым, т. е. чтобы  $\xi^{\varphi} \rightarrow 0$ ,  $\xi^{\sigma} \rightarrow 0$ , при  $k \rightarrow \infty$ , необходимо и достаточно, чтобы  $|\lambda_1| < 1$ ,  $|\lambda_2| < 1$ .

Так как  $\frac{\partial \chi}{\partial y^{\sigma}} = 0$ , то характеристическое уравнение может быть записано следующим образом:

$$\lambda^2 - \frac{\partial \varphi}{\partial y^{\varphi}} \lambda - \frac{\partial \varphi}{\partial y^{\sigma}} \frac{\partial \chi}{\partial y^{\varphi}} = 0. \quad (5.138)$$

Дифференцируя правые части (5.132), имеем

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial \varphi}{\partial y^{\varphi}} &= \frac{2(s_{12}^{\varphi} s_{11}^{\varphi} (y^{\sigma})^2 + 2s_{12}^{\varphi} s_{22}^{\varphi} y^{\sigma} + s_{12}^{\varphi} s_{22}^{\varphi})}{(s_{12}^{\varphi} (y^{\varphi} + y^{\sigma}) + 2s_{22}^{\varphi})^2}, \\ \frac{\partial \varphi}{\partial y^{\sigma}} &= \frac{2(s_{12}^{\varphi} s_{11}^{\varphi} (y^{\varphi})^2 + 2s_{12}^{\varphi} s_{22}^{\varphi} y^{\varphi} + s_{12}^{\varphi} s_{22}^{\varphi})}{(s_{12}^{\varphi} (y^{\varphi} + y^{\sigma}) + 2s_{22}^{\varphi})^2}, \\ \frac{\partial \chi}{\partial y^{\varphi}} &= \frac{s_{10}^{\sigma}}{s_{20}^{\sigma}}. \end{aligned} \right\} \quad (5.139)$$

Сначала определим условия устойчивости тривиального положения равновесия,  $\hat{q}_1^{\varphi} = \hat{q}_1^{\sigma} = 0$ . Вычислив в этой точке значения производных и подставив их в уравнение (5.138), получим

$$\lambda^2 - \frac{s_{12}^{\varphi}}{2s_{22}^{\varphi}} \lambda - \frac{s_{12}^{\varphi} s_{10}^{\sigma}}{2s_{22}^{\varphi} s_{20}^{\sigma}} = 0. \quad (5.140)$$

Это уравнение имеет вид  $\lambda^2 - c_1 \lambda - c_2 = 0$ , где  $c_1$  и  $c_2 > 0$ . Условием того, что его корни лежат между  $+1$  и  $-1$ , является выполнение неравенства:  $c_1 + c_2 < 1$ . Таким образом, тривиальное положение равновесия  $\hat{q}_1^{\varphi} = 0$  и  $q_1^{\sigma} = 0$  устойчиво, если

$$s_{12}^{\varphi} (s_{10}^{\sigma} + s_{20}^{\sigma}) < 2s_{22}^{\varphi} s_{20}^{\sigma}. \quad (5.141)$$

В противном случае оно неустойчиво. Точно так же можно показать, что необходимым условием устойчивости тривиального равновесия  $\hat{q}_1^{\varphi} = 1$  и  $\hat{q}_1^{\sigma} = 1$  является выполнение неравенства

$$s_{12}^{\varphi} (s_{10}^{\sigma} + s_{20}^{\sigma}) < 2s_{11}^{\varphi} s_{10}^{\sigma}. \quad (5.142)$$

Так как нетривиальное равновесие единственно, то для его устойчивости необходимо и достаточно, чтобы были неустойчивы оба тривиальных положения равновесия, т. е. чтобы одновременно выполнялись два неравенства

$$\left. \begin{aligned} s_{12}^{\varphi} &> \frac{2s_{10}^{\sigma}}{s_{10}^{\sigma} + s_{20}^{\sigma}} s_{11}^{\varphi}, \\ s_{12}^{\varphi} &> \frac{2s_{20}^{\sigma}}{s_{10}^{\sigma} + s_{20}^{\sigma}} s_{22}^{\varphi}. \end{aligned} \right\} \quad (5.143)$$

Отсюда следует, что только при отсутствии отбора среди самцов преимущество в приспособленности гетерозиготных самок по сравнению с гомозиготными является необходимым и достаточным условием существования устойчивого полиморфизма.

Итак, в этой главе мы рассмотрели модели динамики генетической структуры двухаллельных популяций. Несмотря на их сравнительную простоту в смысле биологического содержания, эти модели с точки зрения математического исследования достаточно сложны и их детальное изучение зачастую оказывалось затруднительным. Тем не менее проведенное в этой главе исследование влияния на генетическую структуру популяций различных факторов эволюции позволяет сделать важные выводы о возможных источниках полиморфизма в биологических популяциях. Следуя [7], в качестве основных источников полиморфизма можно указать на следующие:

- повышенная приспособленность гетерозигот;
- взаимодействие отбора гамет и отбора зигот;
- сезонные колебания внешних условий;
- зависимость отбора от структуры популяции;
- взаимодействие отбора и мутационного процесса;
- взаимодействие отбора и миграций;
- разнонаправленное действие отбора на особей различных полов.



## ДИНАМИКА ОДНОЛОКУСНЫХ ПОЛИАЛЛЕЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

В предыдущей главе на ряде конкретных примеров изучались некоторые особенности микроэволюции менделевских популяций. В этой и последующей главах мы продолжим это исследование, перейдя к рассмотрению общих свойств популяционно-генетических моделей. Основной упор здесь будет сделан на изложение методов исследования специфических нелинейных дифференциальных уравнений, с помощью которых описываются процессы изменения генетической структуры менделевских популяций. Отмеченные в главе 4 свойства этих уравнений позволяют развить качественную теорию их анализа и сделать ряд общих выводов, относящихся либо ко всем уравнениям, либо к их определенному типу. Проводимые здесь исследования являются традиционными для любых динамических систем. Это — изучение характера и расположения особых точек, отвечающих положениям равновесия системы, анализ поведения траекторий систем как вблизи особых точек, так и в фазовом пространстве в целом и т. д. Специальный вид уравнений придает всем этим характеристикам системы особые свойства. Результаты этой и последующей глав по существу позволят продемонстрировать возможные типы динамического поведения популяций, которые могут встретиться при выполнении тех или иных условий, наложенных на параметры системы. Мы начнем исследование с модели невосстанавливающей популяции. Как следует из главы 4, уравнениями такого типа описываются процессы микроэволюции однолокусных полиаллельных (панмиктичных или инбредных) менделевских популяций.

Изучаемому здесь кругу вопросов посвящен ряд работ, среди которых можно указать [3—6, 11, 15, 16, 19, 20] и др. При этом до последнего времени, как правило, исследовался лишь случай симметричной матрицы приспособленностей. В этой главе при рассмотрении вопросов динамики однолокусных популяций мы будем

опираться на материал, помещенный в приложении 1, в котором последовательно изложены все результаты, относящиеся к общему случаю нейтральных популяций.

### § 6.1. Исследование равновесных генетических структур

Уравнения динамики популяции гамет для однолокусного полиаллельного случая были выведены в главе 4. Перепишем их здесь в матрично-скалярной форме:

$$\dot{p}_i = p_i [(p, g_i) - (p, Gp)] \quad (i = 1, \dots, n), \quad (6.1)$$

где  $g_i$  —  $i$ -я строка матрицы приспособленностей  $G$ ,

$(p, g_j) = \sum_{j=1}^n g_{ij} p_j = g_i(p)$  — скалярное произведение  $g_i$  на

вектор  $p$  (приспособленность гамет  $i$ -го типа),  $(p, Gp) =$

$= \sum_{i,j=1}^n g_{ij} p_i p_j = g(p)$  — квадратичная форма (приспособленность популяции).

Уравнениями такого типа описывается процесс микроэволюции однолокусных полиаллельных популяций, находящихся под воздействием отбора зигот и гамет как при условии панмиктичного образования зигот, так и при наличии постоянного инбридинга.

Можно выделить четыре частных случая, в которых матрица приспособленностей  $G$  имеет специальный вид:

1. Дифференциальный отбор на уровне гамет отсутствует, популяция панмиктична. Коэффициенты приспособленностей  $g_{ij}$  превращаются при этом в фишеровские приспособленности  $s_{ij} = s_{ji}$ , а матрица  $G$  становится симметричной:

$$G = S = S^T. \quad (6.2)$$

2. Действует только отбор на уровне гамет. Коэффициенты гаметопродукции и коэффициенты выживаемости зигот не зависят от генотипа особи, т. е.  $u_{ij} h_{ij} = \text{const}$ . При наличии как панмиксии, так и инбридинга матрица приспособленностей, которую мы для этого случая обозначим через  $W$ , имеет ранг, равный единице:

$$G = W = \begin{vmatrix} u_1 & u_1 & \dots & u_1 \\ u_2 & u_2 & \dots & u_2 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ u_n & u_n & \dots & u_n \end{vmatrix}. \quad (6.3)$$

3. Действует отбор как на уровне зигот, так и на уровне гамет; популяция панмиктична. Матрица приспособленностей  $G$  имеет вид произведения диагональной матрицы  $U$  на симметричную матрицу  $S$ :

$$G = US, \quad U = \text{diag} \{u_1, \dots, u_n\}, \quad S = S^T. \quad (6.4)$$

4. Наконец, в популяции осуществляется инбредная схема скрещивания с постоянным коэффициентом инбридинга  $\mathcal{F}(t) = \text{const}$ . При наличии отбора зигот и гамет матрица приспособленностей  $G^{\mathcal{F}}$  записывается следующим образом:

$$G^{\mathcal{F}} = \begin{vmatrix} g_{11} & \dots & g_{11} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ g_{nn} & \dots & g_{nn} \end{vmatrix} \mathcal{F} + \begin{vmatrix} g_{11} & \dots & g_{1n} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ g_{n1} & \dots & g_{nn} \end{vmatrix} (1 - \mathcal{F}).$$

Далее будут исследованы как общий случай матрицы  $G$ , так и перечисленные выше частные случаи.

Система (6.1) представляет собой специальный случай общих уравнений динамики нейтральных популяций, подробному исследованию которых посвящено приложение 1. Функции перехода  $f_i(p)$  в данном случае равны

$$f_i(p) = p_i \sum_{j=1}^n g_{ij} p_j, \quad (6.5)$$

а приспособленность  $g(p)$  имеет вид квадратичной формы

$$g(p) = \sum_{i,j=1}^n g_{ij} p_i p_j. \quad (6.6)$$

Величины  $p_i$  имеют смысл частот аллелей  $A_i$  (гамет  $A_i$ ) в популяции. Поэтому в начальный момент времени  $t = 0$  изображающая точка  $p(0)$  должна находиться на симплексе

$$\sigma = \left\{ p \mid p_i \geq 0 \quad (i = 1, 2, \dots, n); \sum_{i=1}^n p_i = 1 \right\}.$$

В первом параграфе приложения 1 показано, что отвечающая  $t \geq 0$  полутраектория системы (6.1) при этом условии целиком принадлежит симплексу,  $p(t) \in \sigma$ , т. е. что система уравнений (6.1) определяет отображение

симплекса на себя. Очевидно, что равновесные генетические структуры являются неподвижными точками этого отображения.

Оценим первоначально максимальное число равновесных генетических структур, предположив, что все они соответствуют изолированным особым точкам отображения (6.1). Воспользуемся для этого введенным в приложении 1 понятием отделимости. Из выражения (6.5) следует, что

$$f_i(p_1, p_2, \dots, p_{i-1}, 0, p_{i+1}, \dots, p_n) = 0 \quad (i = 1, 2, \dots, n). \quad (6.7)$$

Поэтому при  $p_i(0) = 0$   $i$ -е уравнение системы (6.1) удовлетворяется автоматически; при этом  $p_i(t) \equiv 0$ ,  $t \geq 0$ . Структура оставшихся  $(n - 1)$ -го уравнений полностью аналогична исходной и отличается от нее лишь тем, что в матрице  $G$  вычеркнуты строка и столбец с номером  $i$ . А это как раз соответствует тому, что  $i$ -я грань симплекса является отделяющейся. В терминах главы 2 это означает, что популяция не восстанавливает ни одну из своих групп, т. е. является невосстанавливающей.

Рассмотрим грани симплекса меньшей размерности. Пусть  $L$  — произвольный набор из совокупности целых чисел  $1, 2, \dots, n$ , а  $\bar{L}$  — его дополнение до всей совокупности. Будем рассматривать лишь такие наборы, когда  $\bar{L}$  не

пусто. Очевидно, что их общее число равно  $\sum_{k=1}^n C_n^k = 2^n - 1$ ,

где  $C_n^k$  — биномиальные коэффициенты, и каждому набору  $L$  соответствует некоторая грань симплекса

$$\sigma^L = \left\{ p \mid p_i = 0, i \in L; p_i \geq 0, i \in \bar{L}, \sum_{i \in \bar{L}} p_i = 1 \right\}. \quad (6.8)$$

Если  $L$  пусто, то  $\sigma^L$  совпадает со всем симплексом, а если включает  $(n - 1)$  элемент, то  $\sigma^L$  превращается в одну из его вершин. Заметим, что при  $i \in L$ , согласно выражению (6.5), все функции  $f_i(p)$  обращаются в нуль. Это следует из того, что  $p_i$  входит в  $f_i(p)$  в качестве множителя. Поэтому соответствующая любой грани (6.8) подсистема общей системы уравнений (6.1) может рассматриваться независимо. Если начальный вектор частот

$p(0)$  принадлежит грани  $\sigma^L$ , то уравнения (6.1), соответствующие номерам  $i \in L$ , удовлетворяются автоматически. При этом  $p_i(t) \equiv 0$ ,  $t \geq 0$ ,  $i \in L$ , а оставшаяся система

$$\dot{p}_i = p_i \left[ \sum_{j \in \bar{L}} g_{ij} p_j - \sum_{i, j \in \bar{L}} g_{ij} p_i p_j \right], \quad i \in \bar{L}, \quad (6.9)$$

сохраняет структуру исходной, отличаясь от нее лишь тем, что в матрице  $G$  вычеркнуты строки и столбцы с номерами из  $L$ .

Все сказанное свидетельствует о том, что для однолокусных полиаллельных популяций любая подсистема типа (6.9) (а следовательно, и любая грань симплекса) является отделяющейся.

Теперь воспользуемся результатом, сформулированным в приложении 1 в виде теоремы 5, в соответствии с которой каждая из точек покоя может либо быть внутренней точкой симплекса ( $\hat{p} > 0$ ) либо принадлежать отделяющейся грани.

Мы показали, что в рассматриваемом случае все грани являются отделяющимися, а их общее число (включая и сам симплекс) равно  $2^n - 1$ . Из дальнейшего будет ясно, что во внутренней точке любой грани  $\sigma^L$  система (6.1) может иметь не более одного изолированного положения равновесия. Поэтому максимально возможное число изолированных равновесных генетических структур однолокусной полиаллельной популяции равно  $2^n - 1$ .

Введем следующую общую классификацию положений равновесия (особых точек) моделей популяционной генетики. Точки, расположенные в вершинах симплекса, будем называть *тривиальными*; равновесие во внутренней точке симплекса назовем *нетривиальным*; все остальные равновесные значения вектора  $\hat{p}$  будем называть *полутривиальными*. Для системы (6.1) нетривиальная особая точка соответствует полиморфизму по всем аллелям, а все полутривиальные — полиморфизму по части аллелей. Тривиальное равновесие соответствует утрате всех генов, кроме одного (для случая трех аллелей максимальное число изолированных положений равновесия равно семи, см. рис. 6.1).

Рассмотрим равновесные генетические структуры однолокусной полиаллельной популяции более подробно.

Пусть первоначально матрица  $G$  симметрична. Этот случай соответствует отсутствию отбора на стадии гамет. Займемся изучением нетривиального положения равновесия, т. е. такого, для которого все частоты  $\hat{p}_i$  положительны.

Из уравнений динамики, имеющих для матрицы  $G$  типа (6.2) вид

$$\dot{p}_i = p_i [(p, s_{i.}) - (p, Sp)] \quad (i = 1, 2, \dots, n), \quad (6.10)$$

вытекают следующие соотношения, которым должны удовлетворять равновесные частоты  $\hat{p}_i$ :

$$\begin{aligned} (\hat{p}, s_{i.}) &= (\hat{p}, Sp) \\ (i = 1, 2, \dots, n) \end{aligned} \quad (6.11)$$

или в матричной записи

$$S\hat{p} = \hat{s}e, \quad (6.12)$$

где  $\hat{s} = (\hat{p}, S\hat{p})$  — равновесная приспособленность популяции,  $e = \{11 \dots 1\}$  — вектор, состоящий из единиц.

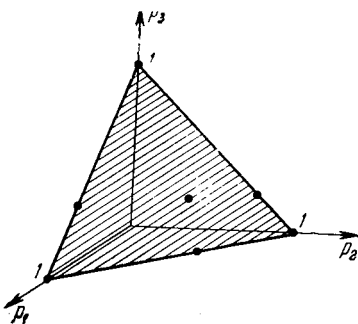


Рис. 6.1.

Соотношения (6.11) имеют интересный биологический смысл. Они означают, что в положении равновесия приспособленности всех типов гамет равны между собой и равны приспособленности популяции в целом. Напомним, что функции приспособленности гамет равны относительной скорости изменения их численности, т. е.

$$s_i(p) = (p, s_{i.}) = \frac{1}{x_i} \dot{x}_i,$$

а приспособленность популяции есть не что иное, как относительный темп роста ее общего размера, т. е.

$$s(p) = (p, Sp) = \frac{1}{N} \dot{N}.$$

Поэтому равновесие структуры популяции, очевидно, означает, что в популяции численности всех групп изменяются экспоненциально с одним и тем же показателем

экспоненты, равным

$$s_1(\hat{p}) = s_2(\hat{p}) = \dots = s_n(\hat{p}).$$

Пусть матрица  $S$  неособенная. Тогда решение уравнений (6.12) может быть записано в явной форме. Умножив уравнение (6.12) слева на  $S^{-1}$ , получим

$$\hat{p} = \hat{s}S^{-1}e. \quad (6.13)$$

Учтем условие нормировки  $(\hat{p}, e) = 1$ . Умножая вектор  $e$  на обе части последнего равенства получим

$$(\hat{p}, e) = \hat{s}(e, S^{-1}e) = 1;$$

отсюда для равновесной приспособленности находим

$$\hat{s} = \frac{1}{(e, S^{-1}e)}. \quad (6.14)$$

Наконец, подстановка (6.14) в (6.13) приводит к окончательному результату:

$$\hat{p} = \frac{S^{-1}e}{(e, S^{-1}e)}. \quad (6.15)$$

Отметим, что решение (6.15) автоматически удовлетворяет

условию нормировки  $\sum_{i=1}^n \hat{p}_i = 1$ . Оно имеет смысл, если все  $\hat{p}_i$  положительны. Последнее требование выполняется, если все компоненты вектора  $S^{-1}e$  имеют одинаковый знак.

Запишем (6.15) в виде

$$\hat{p}_i = \frac{\sum_{j=1}^n S_{ji}}{\sum_{i,j=1}^n S_{ji}} \quad (i = 1, 2, \dots, n), \quad (6.16)$$

где  $S_{ji}$  — алгебраические дополнения элементов  $s_{ij}$  матрицы  $S$ .

Тогда условие положительности величин  $\hat{p}_i$  сведется к требованию того, чтобы все суммы алгебраических дополнений  $\sum_{j=1}^n S_{ji}$  имели одинаковый знак.

Таким образом, если матрица приспособленностей неособенная, т. е.

$$\det S \neq 0, \quad (6.17)$$

а суммы алгебраических дополнений ее элементов имеют одинаковый знак

$$\left( \sum_{j=1}^n S_{ji} \right) \left( \sum_{j=1}^n S_{jk} \right) > 0, \quad (l, k = 1, 2, \dots, n), \quad (6.18)$$

то система уравнений (6.10) имеет положение равновесия во внутренней точке симплекса  $\sigma$ . Равновесные частоты гамет  $\hat{p}_i$  могут быть определены по формулам (6.15).

Нетрудно показать, что это положение равновесия является изолированной особой точкой системы (6.10), т. е. что в окрестности  $\hat{p}$  нет других особых точек. Более того, оказывается, что при выполнении условий (6.17) и (6.18) соотношения (6.15) определяют единственное равновесное состояние популяции, удовлетворяющее условиям

$$\hat{p}_i > 0 \quad (i = 1, 2, \dots, n), \quad (6.19)$$

а условия (6.17), (6.18) являются не только достаточными, но и необходимыми для существования такого равновесия. Нарушение соотношения (6.18) при сохранении (6.17) приводит к тому, что положение равновесия внутри симплекса отсутствует, а невыполнение (6.17) означает, что положение равновесия не является изолированным. К детальному обсуждению этих вопросов мы еще вернемся в дальнейшем.

Приведем одно интересное свойство функции приспособленностей  $s(p) = (p, Sp)$ . Пусть  $s(p)$  достигает экстремума в некоторой внутренней точке  $p^*$  симплекса  $\sigma$ . Запишем необходимые условия, которым должны удовлетворить компоненты вектора  $p^*$  в этой точке. Составим для этого функцию Лагранжа:

$$H(p, h) = s(p) + [1 - (p, e)]h = (p, Sp) + [1 - (p, e)]h,$$

где  $h$  — множитель Лагранжа.

Необходимые условия экстремума можно получить, если приравнять нулю все составляющие градиента функции



Лагранжа:

$$\begin{aligned} \text{grad}_p H(p, h) &= Sp^* + S^T p^* - he = 0, \\ \text{grad}_h H(p, h) &= 1 - (p^*, e) = 0. \end{aligned}$$

При учете свойства симметрии матрицы  $S$  последние соотношения дают

$$\left. \begin{aligned} Sp^* &= \frac{1}{2} he, \\ (p^*, e) &= 1. \end{aligned} \right\} \quad (6.20)$$

Нетрудно видеть, что при выполнении условия (6.17) эти уравнения имеют в точности то же решение, что и уравнения, определяющие координаты положения равновесия (6.12). Таким образом, положение равновесия популяции (6.15) (если оно существует) является стационарной точкой для функции приспособленности  $s(p) = (p, Sp)$ . Из дальнейшего будет видно, что если функция  $s(p)$  достигает в точке  $\hat{p}$  максимума, то положение равновесия асимптотически устойчиво. Во всех остальных случаях (при условии, что форма  $s(p)$  не вырождена) положение равновесия  $\hat{p}$  неустойчиво.

Нетрудно видеть, что уравнения (6.10) всегда имеют  $n$  тривиальных неподвижных точек вида  $p_k = 1$ ,  $p_i = 0$ ,  $i \neq k$ . Это проверяется простой подстановкой. Поэтому нам осталось рассмотреть случай граней симплекса с ненулевой размерности. Но исследование этого случая полностью аналогично вышерассмотренному. Подсистема вида (6.9), которая для симметричной матрицы  $G$  переписывается в форме

$$\dot{p}_i = p_i \sum_{j \in \bar{L}} s_{ij} p_j - p_i \sum_{i, j \in \bar{L}} s_{ij} p_i p_j, \quad i \in \bar{L}, \quad (6.21)$$

имеет изолированную особую точку внутри грани

$$\sigma^L = \left\{ p \mid p_i = 0, i \in L; p_i \geq 0, i \in \bar{L}, \sum_{i \in \bar{L}} p_i = 1 \right\}$$

тогда и только тогда, когда соотношения типа (6.17) и (6.18) выполнены для соответствующей подматрицы матрицы  $S$ . Эта последняя может быть получена из матрицы  $S$  путем вычеркивания строк и столбцов с номерами  $\in L$ .

Обратимся теперь к анализу возможного расположения особых точек уравнений динамики, порождаемых матрицей приспособленностей вида (6.3). Как уже отмечалось, этот вид матрицы  $G$  соответствует случаю отбора только на уровне гамет. Уравнения (6.1) при этом примут следующую форму:

$$\dot{p}_i = p_i \left( u_i - \sum_{j=1}^n u_j p_j \right). \quad (6.22)$$

Как и в предыдущем случае, мы начнем со случая нетривиального равновесия этой системы. При всех  $\hat{p}_i > 0$  имеем

$$\sum_{j=1}^n u_j \hat{p}_j = u_i \quad (i = 1, 2, \dots, n). \quad (6.23)$$

Очевидно, что решение (6.23) существует тогда и только тогда, когда величины всех коэффициентов выживаемости гамет совпадают, т. е. при условии  $u_i = u_j$  ( $i, j = 1, 2, \dots, n$ ). Уравнения (6.23) удовлетворяются при этом тождественно, так что вся внутренняя часть симплекса

$$\sigma^0 = \left\{ p \mid p_i > 0, i = 1, 2, \dots, n, \sum_{i=1}^n p_i = 1 \right\} \quad (6.24)$$

соответствует равновесным состояниям популяции гамет.

Аналогичный вывод справедлив также для любого полутривиального равновесия. Оно существует в том и только в том случае, когда величина всех коэффициентов выживаемости гамет, соответствующих ненулевым координатам вектора  $p_i$ , совпадают. Тривиальные равновесия, так же как и в предыдущем случае, существуют всегда. Поэтому для исследования всех возможных особых точек системы (6.22) можно поступить следующим образом. Выделим из совокупности номеров  $i = 1, 2, \dots, n$  такое максимальное подмножество, для которого коэффициенты  $u_i$  равны между собой. Таких подмножеств может быть несколько. Пусть для одного из них равенства  $u_i = u_j$  выполнены при  $i, j \in M$ , где через  $M$  обозначена некоторая выборка из множества  $\{1, 2, \dots, n\}$ , а через  $\bar{M}$  — дополнение  $M$  до всего этого

множества. Равновесной является как эта грань, т. е.

$$\hat{p}_l = 0, \quad l \in M; \quad \hat{p}_i > 0, \quad i \in \bar{M},$$

так и все ее подграницы меньшей размерности. Аналогичные выводы справедливы для всех выделенных подмножеств. Следует оговориться, что исследование с учетом отбора на уровне гамет представляет скорее чисто теоретический, чем практический, интерес. Ряд соображений по этому поводу был высказан в § 1 главы 4.

Обратимся теперь к исследованию возможных равновесных генетических структур в общем случае — при наличии дифференциальной выживаемости как гамет, так и зигот. Используя уравнение (6.1), получим для определения координат нетривиального положения равновесия систему

$$(\hat{p}, g_i) = (\hat{p}, G\hat{p}), \quad (6.25)$$

которая отличается от изученной нами в начале этого параграфа лишь тем, что матрица  $G$  здесь уже не симметрична. Нетрудно заметить, что свойство симметрии матрицы приспособленностей было использовано при анализе равновесных состояний популяций лишь для доказательства того факта, что положение равновесия является стационарной точкой функции приспособленности  $s(p) = (p, Sp)$ . Очевидно, что в данном случае это уже не так. В то же время все остальные выводы, полученные ранее, переносятся на общий случай без всяких изменений. Для нетривиального положения равновесия, в частности, найдем

$$\hat{p} = \frac{G^{-1}e}{(e, G^{-1}e)}. \quad (6.26)$$

Оно существует тогда и только тогда, когда матрица  $G$  удовлетворяет условиям

$$\det G \neq 0 \quad (6.27)$$

и

$$\left( \sum_{j=1}^n G_{jm} \right) \left( \sum_{j=1}^n G_{jk} \right) > 0 \quad (m, k = 1, 2, \dots, n). \quad (6.28)$$

Все полутривиальные равновесные состояния  $\hat{p}_l = 0$ ,  $l \in L$ ,  $p_i > 0$ ,  $i \in \bar{L}$  определяются по формулам, анало-

гичным (6.26), только вместо матрицы  $G$  при изучении равновесия на грани  $\sigma^L$  выступают ее подматрицы, в которых вычеркнуты строки и столбцы с номерами, принадлежащими множеству  $L$ .

Полутривиальное равновесие существует и является изолированной особой точкой, если для соответствующей подматрицы выполнены условия типа (6.27) и (6.28).

## § 6.2. Устойчивость равновесных генетических структур при отборе зигот

В предыдущем параграфе был рассмотрен характер возможных особых точек уравнений, описывающих микроэволюцию полиаллельных однолокусных популяций и отвечающих равновесным генетическим структурам. Если структура популяции в начальный момент времени совпадает с одной из равновесных, то в силу уравнений движения она сохраняется во времени неограниченно долго. Возникает вопрос, каким является поведение популяций при нарушении этого равновесия? Будут ли решения с течением времени стремиться вернуться в это состояние или они будут от него удаляться? Каков характер этих решений? Рассмотрению всех этих вопросов и посвящены все последующие параграфы этой главы. Так же, как и при исследовании равновесных состояний, мы будем последовательно изучать уравнения, соответствующие различным типам матрицы  $G$ . В этом и следующем параграфах будут изучены локальные свойства траекторий системы вблизи особых точек, а последний параграф главы будет посвящен изучению свойства устойчивости системы в большом.

Начнем с того случая, когда матрица приспособленностей симметрична, т. е. отбор на стадии гамет отсутствует. Исследование устойчивости в этом случае опирается на тот факт, что приспособленность популяции принимает в положении равновесия экстремальное значение.

Рассмотрим квадратичную форму, отвечающую приспособленности популяции

$$s(p) = (p, Sp), \quad (6.29)$$

и составим ее производную в силу уравнений движения

(6.6). С учетом симметрии матрицы  $S$  имеем

$$\dot{s} = (p, S\dot{p}) + (\dot{p}, Sp) = 2(p, S\dot{p}) = 2 \sum_{i=1}^n \left( \sum_{j=1}^n s_{ij} p_j \right) \dot{p}_i. \quad (6.30)$$

Так как  $\sum_{i=1}^n \dot{p}_i = 0$ , то под знак внутренней суммы можно вносить любые слагаемые, не зависящие от  $i$ . Учитывая, это, вычтем из каждого слагаемого в скобках  $s(p)$ . В результате получим

$$\dot{s} = 2 \sum_{i=1}^n \left[ \sum_{j=1}^n s_{ij} p_j - s(p) \right] \dot{p}_i. \quad (6.31)$$

Подставив вместо  $\dot{p}_i$  их выражения из уравнений движения (6.6), найдем

$$\dot{s} = 2 \sum_{i=1}^n [(s_{i.}, p) - s(p)]^2 p_i = 2\sigma_s^2, \quad (6.32)$$

где через  $\sigma_s^2$  обозначена величина «дисперсии» приспособленностей гамет:

$$\sigma_s^2 = \sum_{i=1}^n p_i \left[ s_i(p) - \sum_{l=1}^n p_l s_l(p) \right]^2. \quad (6.33)$$

Величина  $\sigma_s^2$  неотрицательна и обращается в нуль лишь в положениях равновесия системы. Поэтому

$$\dot{s} = 2\sigma_s^2 \geq 0. \quad (6.34)$$

Полученный здесь результат составляет содержание доказанной Р. Фишером так называемой фундаментальной теоремы естественного отбора [12], которая гласит, что в результате отбора приспособленность однолокусной популяции на траекториях движения системы не убывает, достигая локального максимума в положениях равновесия. При этом скорость роста  $s(p)$  пропорциональна дисперсии приспособленностей гамет.

Биологический смысл этой теоремы и ее возможные обобщения будут обсуждаться ниже. В этом параграфе нас будет интересовать лишь применение полученного

результата к анализу устойчивости. Рассмотрим равновесие, расположенное во внутренней точке симплекса, т. е. случай  $\hat{p}_i > 0$ . В предыдущем параграфе было показано, что в этой точке выполняются необходимые условия экстремума функции приспособленностей  $s(p)$ . Если  $\hat{p}$  является изолированной особой точкой, то вблизи нее в силу условия (6.34)  $s(p)$  вдоль любой траектории возрастает. Поэтому положение равновесия  $\hat{p}$  устойчиво, если функция  $s(p)$  имеет в этой точке локальный максимум. Найдем условия существования максимума. Для этого вычислим матрицу вторых производных функции  $s(p)$

в точке  $p = \hat{p}$ , принадлежащей гиперплоскости  $\sum_{i=1}^n p_i = 1$ .

Последнее проще всего сделать, исключив из квадратичной формы  $s(p) = (p, Sp)$  какую-либо одну из координат, например  $n$ -ю. Все остальные переменные станут при этом независимыми.

Проделав соответствующие выкладки, получим

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 s(p)}{\partial p_i \partial p_j} \Big|_{p=\hat{p}} &= \psi_{ij} = s_{ij} + s_{nn} - s_{in} - s_{ni} = \\ &= s_{ij} - 2s_{in} + s_{nn} \quad (ij = 1, 2, \dots, n-1). \end{aligned} \quad (6.35)$$

Нетрудно видеть, что матрица  $\Psi = \|\psi_{ij}\|_{(n-1) \times (n-1)}$ , элементы которой имеют вид (6.35), получается из  $S$  путем последовательного вычитания  $n$ -го столбца из всех остальных столбцов, затем  $n$ -й строки из всех остальных строк и отбрасывания последних строки и столбца. Известно, что знакоопределенность квадратичной формы с матрицей  $\|\psi_{ij}\|$  и является достаточным условием экстремума функции  $s(p)$  в точке  $\hat{p}$ . Если квадратичная форма

$$\sum_{i,j=1}^{n-1} \psi_{ij} \xi_i \xi_j \quad (6.36)$$

является отрицательно определенной, то в точке  $\hat{p}$  функция  $s(p)$  имеет максимум, а в случае положительной определенности формы (6.36) — минимум [10].

Для ответа на вопрос о знакоопределенности матрицы  $\Psi$  можно воспользоваться, например, условиями Сильвестра [1]. Обозначим последовательные главные миноры

этой матрицы через  $\Psi_i$ :

$$\Psi_1 = \Psi_{11}, \Psi_2 = \begin{vmatrix} \Psi_{11} & \Psi_{12} \\ \Psi_{21} & \Psi_{22} \end{vmatrix}, \dots, \Psi_{n-1} = \begin{vmatrix} \Psi_{11} & \dots & \Psi_{1, n-1} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \Psi_{n-1, 1} & \dots & \Psi_{n-1, n-1} \end{vmatrix}. \quad (6.37)$$

Тогда необходимое и достаточное условие отрицательной знакоопределенности (6.36) дается системой неравенств

$$(-1)^i \Psi_i > 0 \quad (i = 1, 2, \dots, n-1), \quad (6.38)$$

а необходимое и достаточное условие положительной знакоопределенности имеет вид

$$\Psi_i > 0 \quad (i = 1, 2, \dots, n-1). \quad (6.39)$$

Существенно отметить, что эти условия выражены непосредственно через элементы матрицы  $S$ . При этом очевидно, что для получения матрицы  $\Psi$  из  $S$  можно вычитать столбец и строку с любым номером, не обязательно  $n$ -м. Таким образом, при выполнении условий (6.38) квадратичная форма  $s(p)$  достигает в положении нетривиального равновесия максимума.

Составим функцию

$$V(p) = s(p) - s(\hat{p}) = (p, Sp) - (\hat{p}, S\hat{p}). \quad (6.40)$$

В окрестности положения равновесия эта функция отрицательна и обращается в нуль при  $p = \hat{p}$ . Как показано выше (см. соотношение (6.34)), ее производная, составленная в силу уравнений движения, положительна вне равновесных точек и обращается в нуль при  $p = \hat{p}$ . Поэтому, согласно соответствующим теоремам Ляпунова, выполнение условий (6.38) достаточно для того, чтобы исследуемое равновесие было устойчивым. Более того, оказывается, что эти условия также и необходимы. Этот результат немедленно следует из второй теоремы Н. Г. Четаева о неустойчивости [10].

Знакоопределенная отрицательность функции  $V(p) = s(p) - s(\hat{p})$  на симплексе означает, что приспособленность популяции  $s(p)$  вогнута на  $\sigma$ . Из результатов главы 2 следует, что в этом случае популяция гамет

является симбиотической. Поэтому полученный здесь результат можно сформулировать также следующим образом. Положение равновесия однолокусной популяции, находящейся под действием только отбора зигот, устойчиво, если внутривидовые взаимодействия вносят симбиотический характер, и неустойчиво — в противном случае.

Рассуждения, приведенные выше, дают возможность получить полный ответ на вопрос об устойчивости нетривиального положения равновесия для случая невырожденной симметричной матрицы  $S$ .

Перейдем к анализу тривиальных и полутривиальных равновесий. Прежде всего исследуем тривиальный случай, когда все переменные, за исключением одной, обращаются в нуль:

$$\hat{p}_k = 1, \hat{p}_i = 0, \quad i \neq k. \quad (6.41)$$

Поскольку соотношение (6.34) всегда выполняется, то для устойчивости этого состояния необходимо и достаточно, чтобы в его окрестности соблюдалось неравенство

$$V(p) = s(p) - s(\hat{p}) < 0. \quad (6.42)$$

Преобразуем левую часть этого выражения, введя обозначения для отклонений координат от равновесных:

$$\xi_i = p_i - \hat{p}_i, \quad \text{или} \quad \xi_k = p_k - 1, \quad \xi_i = p_i, \quad i \neq k.$$

Учитывая, что с точностью до величин второго порядка малости  $s(\hat{p}) = s_{kk}$ , имеем

$$\sum_{i,j=1}^n s_{ij} p_i p_j = 2 \sum_{j \neq k}^n (s_{kj} - s_{kk}) \xi_j - s_{kk}.$$

Здесь мы воспользовались свойством симметрии матрицы  $S$ , а также очевидным соотношением  $\xi_k = - \sum_{j \neq k} \xi_j$ .

Тогда неравенство (6.42) примет вид

$$2 \sum_{j \neq k} (s_{kj} - s_{kk}) \xi_j < 0. \quad (6.43)$$

Все переменные  $\xi_j$  независимы и неотрицательны. Из последнего неравенства в силу грубости следует поэтому,



что необходимое и достаточное условие устойчивости имеет вид

$$s_{kk} - s_{kj} > 0 \quad (j = 1, 2, \dots, n; j \neq k). \quad (6.44)$$

Биологический смысл этих условий весьма прозрачен. Гомозиготное состояние популяции  $\hat{p}_k = 1$  устойчиво тогда, когда приспособленность  $k$ -й гомозиготы выше приспособленностей всех тех гетерозигот, в которые входит  $k$ -й аллель. В противном случае это гомозиготное состояние неустойчиво.

Исследуем теперь полутривиальные особые точки. Для этого необходимо учесть следующее. Пусть, как и ранее, некоторые координаты  $p_l$ ,  $l \in L$ , равны нулю, а остальные положительны. Вычеркнем из матрицы  $S$  строки и столбцы с номерами, принадлежащими множеству  $L$  и рассмотрим уравнения, порожденные укороченной матрицей  $S^{\bar{L}}$ ,

$$\dot{p}_i = p_i \left[ \sum_{j \in \bar{L}} S_{ij} p_j - \sum_{l, j \in \bar{L}} S_{lj} p_l p_j \right], \quad i \in \bar{L}. \quad (6.45)$$

Эти уравнения описывают движение системы по грани симплекса

$$\sigma^L = \left\{ p \mid p_l = 0, l \in L, p_i > 0, i \in \bar{L}, \sum_{i \in \bar{L}} p_i = 1 \right\}. \quad (6.46)$$

Поскольку любая грань является отделяющейся, то при условии нахождения изображающей точки в момент  $t = 0$  на  $\sigma^L$  генетическая структура популяции будет изменяться в соответствии с уравнениями (6.45). Уравнения движения по грани имеют тот же вид, что и исходная система (6.6). Поэтому исследование устойчивости точек покоя  $\hat{p} \in \sigma^L$  по отношению к возмущениям начальных условий таким, что  $\hat{p} + \xi \in \sigma^L$ , т. е.  $\xi_i \equiv 0$  при  $i \in L$  производится точно так же, как и в случае нетривиального равновесия: условия устойчивости (6.39) должны быть применены в этом случае к матрице  $S^{\bar{L}}$ . Необходимо также рассмотреть поведение решений  $p(t)$ , расположенных вблизи полутривиального равновесия, но проходящих в пространстве большего числа измерений. Может оказаться (а именно так часто и оказывается), что при движении изображающей точки по грани положение равновесия устойчиво, а выход за ее пределы приводит к

неустойчивости. Равновесные состояния, обладающие таким свойством, носят название полуустойчивых.

Таким образом, для окончательного ответа на интересующий нас вопрос об устойчивости необходимо рассмотреть поведение системы при выходе за пределы грани. Путь рассуждений нам известен. Он опирается на установленное выше свойство производной от приспособленности (6.35) и анализ функции

$$V(p) = s(p) - s(\hat{p})$$

вблизи положения равновесия. Опуская подробное доказательство, изложенное в приложении 1, выпишем здесь окончательный результат. Для каждого  $l \in L$  составим матрицу  $\mathcal{D}^l$  путем вычитания  $l$ -й строки из всех остальных и вычеркивания  $l$ -х столбца и строки:

$$\mathcal{D}^l = \| d_{ij}^l \| = \| s_{ij} - s_{lj} \|_{(n-1) \times (n-1)}. \quad (6.47)$$

Составим квадратичные формы

$$d_l = \sum_{\substack{i,j=1 \\ i,j \neq l}}^n d_{ij}^l \hat{p}_i \hat{p}_j. \quad (6.48)$$

Для асимптотической устойчивости положения равновесия при учете условий грубости модели необходимо и достаточно выполнение соотношений (6.38) для укороченной матрицы и неравенств

$$d_l > 0, \quad l \in L. \quad (6.49)$$

Отметим, что суммарное число неравенств, выполнение которых гарантирует устойчивость для каждого из равновесных состояний, всегда равно  $n - 1$ . В частности, для случая нетривиальной особой точки эти неравенства совпадают с условиями (6.38) для полной матрицы, а в случае угловых особых точек — с условиями (6.44). Полуустойчивыми будут являться такие состояния равновесия на гранях, когда для соответствующих укороченных матриц условия (6.38) выполняются, а соотношения (6.49) нарушены или, наоборот, (6.49) имеют место, а условия (6.44) не выполнены.

Отметим, что фазовый портрет системы в целом остается пока неясным. Неизвестно, будет ли популяция достигать полиморфизма из любых начальных состояний,

даже если этот полиморфизм устойчив. Кроме того, следует напомнить, что мы рассматривали пока случай, когда матрица приспособленности системы и все ее  $2^n - n - 2$  подматриц, отвечающих полутривиальным особым точкам, не вырождены. Поэтому ниже будет продолжено изучение динамических свойств популяции в рамках исследуемой однолокусной модели.

**Пример 6.1.** Рассмотрим случай трехаллельного локуса. Пусть все гетерозиготы имеют одинаковые приспособленности, отличные от приспособленностей гомозигот. Приспособленности последних тоже одинаковы. Матрица  $S$  имеет вид

$$S = \begin{vmatrix} 1 & 1-\alpha & 1-\alpha \\ 1-\alpha & 1 & 1-\alpha \\ 1-\alpha & 1-\alpha & 1 \end{vmatrix},$$

где  $-1 \leq \alpha \leq 1$ .

Для нахождения равновесных точек можно воспользоваться соотношением (6.15) или (6.16). Здесь в этом, однако, нет необходимости, так как в силу симметрии нетрудно усмотреть, что все семь возможных положений равновесия существуют и равны

$$\begin{aligned} \hat{p}^1 &= \begin{vmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \end{vmatrix}, \quad \hat{p}^2 = \begin{vmatrix} 0 \\ 1 \\ 0 \end{vmatrix}, \quad \hat{p}^3 = \begin{vmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{vmatrix}, \\ \hat{p}^4 &= \begin{vmatrix} \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} \\ 0 \end{vmatrix}, \quad \hat{p}^5 = \begin{vmatrix} 0 \\ \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} \end{vmatrix}, \quad \hat{p}^6 = \begin{vmatrix} \frac{1}{2} \\ 0 \\ \frac{1}{2} \end{vmatrix}, \quad \hat{p}^7 = \begin{vmatrix} \frac{1}{3} \\ \frac{1}{3} \\ \frac{1}{3} \end{vmatrix}. \end{aligned}$$

Исследуем их устойчивость. Для нетривиального положения равновесия  $\hat{p}^7$  вычислим элементы матрицы  $\Psi$ :

$$\begin{aligned} \Psi_{ii} &= s_{ii} - s_{i3} - s_{3i} + s_{33} = 2\alpha, \quad i = 1, 2; \\ \Psi_{ij} &= s_{ij} - s_{i3} - s_{3j} + s_{33} = \alpha, \quad i, j = 1, 2, \quad i \neq j. \end{aligned}$$

Поэтому имеем

$$\Psi = \begin{vmatrix} 2\alpha & \alpha \\ \alpha & 2\alpha \end{vmatrix},$$

а главные миноры этой матрицы равны

$$\Psi_1 = b_{11} = 2\alpha, \quad \Psi_2 = 3\alpha^2.$$

Полиморфизм по всем аллелям устойчив, если  $\alpha < 0$ , и неустойчив

при  $\alpha > 0$ . Последний случай, для которого приспособленности всех гетерозигот меньше приспособленностей гомозигот, соответствует дизруптивному отбору.

Исследуем полутривиальные равновесия. В силу симметрии модели достаточно рассмотреть один из трех случаев, например  $\hat{p}^1$ . Укороченная матрица  $S^L$  имеет вид

$$S^L = \begin{vmatrix} 1 & 1 - \alpha \\ 1 - \alpha & 1 \end{vmatrix}.$$

Для главного минора матрицы  $\Psi$  найдем:  $\Psi_1 = \psi_{11} = 2\alpha$ , и следовательно, для устойчивости положения равновесия  $\hat{p} = \hat{p}^1$  необходимо, чтобы выполнялось неравенство  $\alpha < 0$ .

Для полного исследования необходимо вычислить величину  $d_3$ . Матрица  $\mathcal{D}^3$  имеет вид

$$\mathcal{D}^3 = \begin{vmatrix} 0 & \alpha \\ 1 - \alpha & 1 - \alpha \end{vmatrix},$$

и квадратичная форма —

$$d_3 = (\hat{p}^1, \mathcal{D}^3 \hat{p}^1) = \alpha \left(\frac{1}{2}\right)^2 + \alpha \left(\frac{1}{2}\right)^2 = \frac{\alpha}{2}.$$

Для устойчивости требуется выполнение неравенства

$$\alpha > 0.$$

Однако это условие противоречит предыдущему. В данном случае может быть либо

$$\Psi_1 < 0, \quad d_3 < 0,$$

либо

$$\Psi_1 > 0, \quad d_3 > 0.$$

Оба случая означают, что полутривиальная точка всегда полустойчива. Наконец, исходя из (6.44), замечаем, что тривиальные равновесия неустойчивы при  $\alpha < 0$  и устойчивы при  $\alpha > 0$ .

Таким образом, фазовый портрет системы в целом определяется знаком коэффициента отбора  $\alpha$ . При  $\alpha < 0$  приспособленность  $s(p)$  на симплексе вогнута, а популяция гамет симбиотична; случай  $\alpha > 0$  соответствует конкурентному типу внутривидовых взаимодействий. Два типа фазового портрета, соответствующие положительным и отрицательным значениям  $\alpha$  представлены в проекции на плоскость симплекса на рис. 6.2, а и 6.2, б. Случай  $\alpha = 0$  (консервативная популяция) соответствует отсутствию отбора и безразличному равновесию.

**Пример 6.2.** В случае  $n = 2$  мы видели, что необходимым и достаточным условием устойчивости полиморфизма является гетерозис по приспособленности:

$$s_{12} > s_{11}, \quad s_{12} > s_{22}.$$

Может показаться, что нечто аналогичное справедливо и для полиаллельного случая. Убедимся, что это не так [2]. Рассмотрим два числовых примера, приводящих в случае  $n = 3$  к нетривиаль-

ному полиморфизму при отсутствии парного гетерозиса и, напротив, к отсутствию полиморфизма при наличии гетерозиса по всем гетерозиготам.

а) Гомозигота  $A_2A_2$  лучше приспособлена, чем гетерозигота  $A_1A_2$ . По остальным комбинациям аллеломорфов имеется гетерозис. Матрица отбора задается в виде

$$S = \begin{vmatrix} 1 & 2 & 4 \\ 2 & 2,2 & 3 \\ 4 & 3 & 0 \end{vmatrix}.$$

Читателю предлагается непосредственным вычислением по формулам (6.12) определить равновесные частоты и показать, что

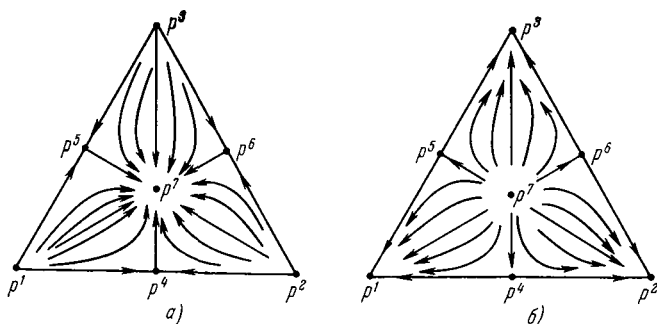


Рис. 6.2.

нетривиальное положение равновесия существует и является устойчивым. Таким образом, парные гетерозисы не необходимы для устойчивости полиморфизма по всем аллелям.

б) Пусть все гетерозиготы лучше соответствующих гомозигот, т. е. матрица отбора имеет вид

$$S = \begin{vmatrix} 1 & 2 & 10 \\ 2 & 1 & 3 \\ 10 & 3 & 0 \end{vmatrix}.$$

Определив знаки выражений  $\sum_{j=1}^3 S_{ji}$ , показать, что нетривиальное равновесие отсутствует. Это означает, что соблюдения парных гетерозисов недостаточно для существования полиморфизма.

### § 6.3. Устойчивость в малом равновесных генетических структур при отборе зигот и гамет

В этом параграфе мы продолжим изучение характера равновесных точек модели однолокусной популяции и локальных свойств траекторий в окрестности этих равновесий. В отличие от предыдущего случая, здесь будет учитываться наличие дифференциального отбора гамет. Осложнения, которые при этом возникают, связаны с потерей симметрии матрицы приспособленностей и с тем фактом, что в данном случае мы не имеем какого-либо соотношения типа (6.34), являющегося аналогом или обобщением теоремы Фишера. Поэтому для получения условий устойчивости положений равновесия нам придется воспользоваться методом линеаризации. Начнем исследование с того случая, когда действует только отбор на уровне гамет. Уравнения динамики имеют при этом вид (6.22)

$$\dot{p}_i = p_i \left( u_i - \sum_{j=1}^n u_j p_j \right) \quad (i = 1, 2, \dots, n). \quad (6.50)$$

В § 6.1 показано, что равновесия во внутренней точке симплекса реализуются тогда и только тогда, когда величины всех  $u_i$  совпадают:

$$u_i = u_j = u \quad (i, j = 1, 2, \dots, n).$$

Очевидно, что это тот частный случай, когда отбор вообще не действует, а матрица приспособленности имеет одинаковые элементы:

$$G = U = \begin{vmatrix} u & u & \dots & u \\ u & u & \dots & u \\ \cdot & \cdot & \dots & \cdot \\ u & u & \dots & u \end{vmatrix}. \quad (6.51)$$

Уравнения динамики принимают весьма простой вид

$$\dot{p}_i = 0 \quad (i = 1, 2, \dots, n),$$

свидетельствующий о том, что любое положение равновесия  $\hat{p}$  на симплексе безразлично. В детерминированной модели это означает, что популяция, обладающая некоторой произвольной начальной генетической

структурой

$$p_i(0) = p_{i0} \quad (i = 1, \dots, n)$$

будет иметь те же значения частот гамет в любой последующий момент времени:

$$p_i(t) = p_{i0} \quad (i = 1, \dots, n).$$

Напомним, что аналогичная ситуация встречалась в главе 5 при рассмотрении случая отсутствия отбора для частной двухаллельной модели. Здесь мы вторично столкнулись с безразличным равновесным состоянием популяции, требующим специальных пояснений. Как показывает более тонкий анализ, учитывающий стохастический характер процессов гаметогенеза и образования зигот, в данном случае (т. е. при отсутствии отбора) будет осуществляться случайное блуждание изображающей точки по симплексу, которое не прекратится до тех пор, пока в популяции не наступит фиксация какого-либо одного гена. Детальное обсуждение этих вопросов, относящихся к области стохастической динамики популяций, выходит за рамки настоящей книги. Отметим только, что во всех других случаях (т. е. при наличии отбора) устойчивость положения равновесия является всегда асимптотической. Это свойство сохраняется при вероятностном описании популяционно-генетических механизмов.

Продолжим рассмотрение уравнений (6.50). Пусть теперь все коэффициенты выживаемости гамет различны:

$$u_i \neq u_j, \quad i \neq j.$$

Как показано выше, при этих условиях существует лишь  $n$  гомозиготных равновесных состояний, которые располагаются в вершинах симплекса. Рассмотрим одно из них:

$$\hat{p}_k = 1, \quad \hat{p}_i = 0, \quad i \neq k. \quad (6.52)$$

Введем для отклонений частот гамет от равновесных следующие обозначения:

$$\xi_k = p_k - 1, \quad \xi_i = p_i, \quad i \neq k.$$

В результате линеаризации уравнений (6.50) вблизи особой точки (6.52) имеем

$$\left. \begin{aligned} \dot{\xi}_i &= (u_i - u_k) \xi_i \quad (i = 1, 2, \dots, n, i \neq k), \\ \dot{\xi}_k &= - \sum_{j=1}^n u_j \xi_j. \end{aligned} \right\} (6.53)$$

Исследуем полученную систему. Суммирование всех уравнений (6.53) дает

$$\sum_{j=1}^n \dot{\xi}_j = -u_k \sum_{j=1}^n \xi_j.$$

Поэтому, если начальная точка удовлетворяет условию нормировки

$$\sum_{j=1}^n \xi_j(0) = 0, \quad (6.54)$$

то в силу линеаризованных уравнений равенство (6.54) будет выполнено тождественно для всех  $t$ . Выпишем характеристический определитель линеаризованной системы:

$$\begin{aligned} \Delta(\lambda) &= \\ &= \begin{vmatrix} (u_1 - u_k) - \lambda & 0 & \dots & 0 & \dots & 0 \\ 0 & (u_2 - u_k) - \lambda & \dots & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ -u_1 & -u_2 & \dots & -u_k - \lambda & \dots & -u_n \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & 0 & \dots & (u_n - u_k) - \lambda \end{vmatrix} = \\ &= -(\lambda + u_k) \prod_{j \neq k} [(u_j - u_k) - \lambda]. \end{aligned} \quad (6.55)$$

Этот определитель имеет следующие корни:

$$\lambda_i = u_i - u_k, \quad i \neq k, \quad \lambda_k = -u_k.$$

Очевидно, что корень  $\lambda_k = -u_k$  не влияет на устойчивость, поскольку при выполнении условий нормировки (6.54) движение системы происходит в гиперплоскости, которая является ортогональной собственному вектору матрицы системы, принадлежащему собственному значению  $\lambda_k$ .



Остальные корни характеристического уравнения равны разностям соответствующих коэффициентов выживаемости гамет. Ясно, что положение равновесия (6.52) устойчиво, если коэффициент выживаемости гаметы  $k$ -го типа превышает коэффициенты выживаемости всех остальных гамет, т. е. если

$$u_k > u_i \quad (i = 1, 2, \dots, n; i \neq k), \quad (6.56)$$

и неустойчиво в случае, когда знак хотя бы одного неравенства (6.56) противоположен.

Условия (6.56) справедливы для гамет любого типа. Это позволяет сформулировать следующий общий результат. Упорядочим номера гамет в порядке уменьшения величин  $u_i$ . Так как все  $u_i$  различны, то

$$u_1 > u_2 > \dots > u_n.$$

Устойчивым является только то гомозиготное равновесие, в котором остаются гаметы первого типа

$$\hat{p}_1 = 1, \hat{p}_i = 0, i \geq 2,$$

а все остальные неустойчивы.

Теперь нетрудно представить себе, какими будут условия устойчивости в общем случае, когда имеется одна или несколько групп номеров  $i$  ( $i = 1, 2, \dots, n$ ), для которых значения  $u_i$  совпадают. Сформулируем их здесь без доказательства. Упорядочивание номеров гамет в общем случае дает

$$u_1 = u_2 = \dots = u_s > u_{s+1} \geq \dots \geq u_n. \quad (6.57)$$

Грань симплекса

$$\sigma^{n-s} = \{p \mid p_{s+1} = p_{s+2} = \dots = p_n = 0, \\ p_i \geq 0 \quad (i = 1, 2, \dots, s)\}$$

отвечает равновесным структурам популяции. Любая точка этой грани является безразличным положением равновесия, если рассматривать только движения в пределах грани, и устойчивым относительно возмущений, выводящих изображающую точку за пределы грани. Биологический смысл сформулированных условий устойчивости весьма прозрачен и не нуждается в пояснении. На рис. 6.3 изображен в качестве примера фазовый портрет

системы для трехаллельного случая при условиях

$$u_1 = u_2 > u_3.$$

Траектории системы, начинающиеся в произвольной точке симплекса, стремятся к одной из равновесных точек на ребре симплекса  $p_3 = 0$ .

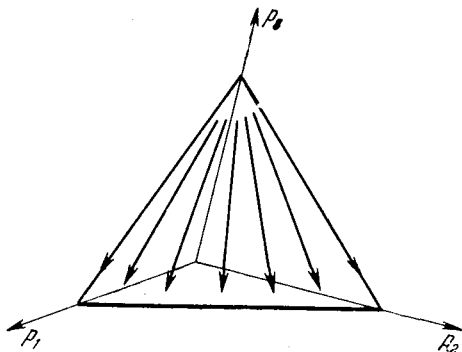


Рис. 6.3.

Случаю произвольной матрицы  $G$  соответствуют модели, учитывающие совместное действие отбора гамет и зигот и возможное отклонение от панмиксии в сторону инбридинга. Как указывалось ранее, в случае панмиктической популяции матрица  $G$  может быть записана в виде

$$G = US, \quad (6.58)$$

где  $U$  — диагональная, а  $S$  — симметричная матрицы:

$$U = \text{diag} \{u_1, \dots, u_n\}, S = \|s_{ij}\|_{n \times n} = S^T. \quad (6.59)$$

Для инбредной популяции такое представление уже невозможно.

Рассмотрим уравнения динамики (6.1), которые перепишем здесь в виде

$$\dot{p}_i = p_i \left( \sum_{j=1}^n g_{ij} p_j - \sum_{l,j=1}^n g_{lj} p_l p_j \right) \quad (i = 1, 2, \dots, n). \quad (6.60)$$

Так же как и ранее, для исследования устойчивости применим метод линеаризации. Пусть первоначально все координаты в равновесии положительны:

$$\hat{p}_i > 0 \quad (i = 1, 2, \dots, n),$$

а само это равновесие изолировано.

Напомним, что необходимым условием существования в популяции такой равновесной структуры является невырожденность матрицы приспособленностей  $G$ . Линеаризуем (6.60) с учетом того факта, что в равновесии все выражения в скобках обращаются в нуль. Тогда получим

$$\begin{aligned} \dot{\xi}_i = \hat{p}_i \left[ \sum_{j=1}^n g_{ij} \xi_j - \sum_{j=1}^n \sum_{k=1}^n g_{jk} \xi_j \hat{p}_k - \sum_{j=1}^n \sum_{k=1}^n g_{jk} \hat{p}_j \xi_k \right] \\ (i = 1, 2, \dots, n), \end{aligned} \quad (6.61)$$

Рассматривая второе слагаемое в квадратных скобках и учитывая, что в равновесии удовлетворяются равенства (6.25), получим

$$\sum_{j=1}^n \xi_j \sum_{k=1}^n g_{jk} \hat{p}_k = g(\hat{p}) \sum_{j=1}^n \xi_j = 0. \quad (6.62)$$

Поэтому уравнение (6.61) принимает вид

$$\begin{aligned} \dot{\xi}_i = \hat{p}_i \left[ \sum_{j=1}^n g_{ij} \xi_j - \sum_{j=1}^n \sum_{k=1}^n g_{jk} \hat{p}_j \xi_k \right] = \\ = \hat{p}_i \sum_{j=1}^n \left( g_{ij} - \sum_{k=1}^n g_{kj} \hat{p}_k \right) \xi_j \quad (i = 1, 2, \dots, n). \end{aligned} \quad (6.63)$$

Введем теперь в рассмотрение квадратную матрицу  $Q$  с элементами

$$q_{ij} = \hat{p}_i \left( g_{ij} - \sum_{k=1}^n g_{kj} \hat{p}_k \right)$$

и перепишем уравнения (6.63) в матричной форме

$$\dot{\xi} = Q\xi. \quad (6.64)$$

Прежде всего заметим, что матрица уравнений (6.64) имеет одно нулевое собственное значение, что является следствием существования интеграла системы уравнений, определяемого равенством (6.62). Поэтому для устойчивости положения равновесия  $\hat{p}$  необходимо и достаточно (см. приложение 1), чтобы вещественные части  $n - 1$  собственных значений или, что то же самое,  $n - 1$  корней характеристического уравнения

$$\det (I\lambda - Q) = 0$$

были отрицательными. Отыскание этих корней и решает задачу устойчивости.

Отметим следующее обстоятельство. Матрица системы (6.64) записана в такой форме, которая не позволяет вскрыть ее структуру, что в свою очередь затрудняет проверку сформулированных условий. Оказывается в то же время, что уравнения (6.64) можно преобразовать таким образом, чтобы условия устойчивости системы приняла более простую и наглядную форму.

Воспользовавшись соотношением (6.5), представим систему (6.1) в виде

$$\dot{p}_i = f_i(p) - p_i g(p) \quad (i = 1, 2, \dots, n). \quad (6.65)$$

Линеаризация уравнений (6.65) вблизи положения равновесия, определяемого соотношениями

$$f_i(\hat{p}) = \hat{p}_i g(\hat{p}) \quad (i = 1, 2, \dots, n). \quad (6.66)$$

дает

$$\dot{\xi}_i = \sum_{j=1}^n f_{ij} \xi_j - \hat{p}_i \sum_{j=1}^n \vartheta_j \xi_j - \hat{g} \xi_i \quad (i = 1, 2, \dots, n), \quad (6.67)$$

где через  $f_{ij}$  обозначены частные производные функций перехода  $f_i(p)$  по  $p_j$  в равновесной точке, т. е.

$$\left. \begin{aligned} f_{ij} &= \left. \frac{\partial f_i(p)}{\partial p_j} \right|_{p=\hat{p}}, \\ \vartheta_j &= \sum_{k=1}^n f_{kj}, \text{ а } \hat{g} = g(\hat{p}). \end{aligned} \right\} \quad (6.68)$$

Перепишем систему уравнений (6.67) в матричной форме:

$$\dot{\xi} = Q\xi,$$

где матрица  $Q = \| f_{ij} - \hat{p}_i \hat{\sigma}_j - \hat{g} \delta_{ij} \|_{n \times n}$ , как очевидно, совпадает с введенной ранее. Матрица  $Q$  имеет одно нулевое собственное значение, и для устойчивости системы необходимо и достаточно, чтобы все ее остальные собственные значения имели отрицательные вещественные части.

Воспользуемся результатом, сформулированным в Приложении 1 в виде леммы 3. Рассмотрим для этого матричный оператор  $R = \| f_{ij} - \delta_{ij} \hat{g} \|$ . Покажем, что он имеет собственное значение  $\hat{g}$  и соответствующий ему собственный вектор  $\hat{p}$ . Для этого примем во внимание, что  $f_i(p)$  являются однородными функциями второго порядка. По теореме Эйлера имеем

$$\sum_{j=1}^n f_{ij}(p) p_j = 2f_i(p).$$

Отсюда, учитывая выражение (6.66), найдем

$$\sum_{j=1}^n f_{ij} \hat{p}_j = 2\hat{g} \hat{p}_i$$

и, следовательно,

$$R\hat{p} = \hat{g}\hat{p}. \quad (6.69)$$

Следуя указанной лемме, оператор  $Q$  можно рассматривать как «возмущенный» по отношению к  $R$ , т. е.

$$Q = R - (\bar{r}, \cdot) \hat{p},$$

где  $\bar{r} = \{\bar{r}_1, \dots, \bar{r}_n\}^T$ . Поэтому все собственные значения операторов  $Q$  и  $R$  совпадают, за исключением одного, соответствующего собственному вектору  $\hat{p}$ . Это последнее собственное значение для оператора  $Q$  равно нулю, а для оператора  $R$  — равно  $\hat{g}$ .

Обозначим матрицу частных производных от функций перехода по переменным  $p_j$  в равновесии через  $F$ ,  $F = \| f_{ij} \|_{n \times n}$ . Тогда окончательный результат можно сформулировать в следующем виде.

Для устойчивости нетривиального положения равновесия однолокусной полиаллельной популяции с отбором гамет и зигот необходимо и достаточно, чтобы вещественные части всех, кроме одного, собственных значений

матрицы

$$R = F - \hat{g}I \quad (6.70)$$

были отрицательными. Последнее собственное значение этой матрицы всегда совпадает с равновесной приспособленностью популяции  $\hat{g}$ .

Интересно отметить, что матрица  $R$  может быть выражена непосредственно через параметры системы — коэффициенты приспособленностей  $g_{ij}$  — и равновесные частоты  $\hat{p}_i$ . Действительно, по определению  $f_i(p)$  имеем

$$f_i(p) = p_i g_i(p),$$

где  $g_i(p) = \sum_{j=1}^n g_{ij} p_j$  — приспособленности гамет  $A_i$ .

Дифференцируя  $f_i(p)$ , найдем

$$\frac{\partial f_i(p)}{\partial p_j} = p_i \frac{\partial g_i}{\partial p_j} + \delta_{ij} g_i(p) = p_i g_{ij} + \delta_{ij} g_i(p).$$

Поскольку в нетривиальном равновесии  $g_i(\hat{p}) = g(\hat{p}) = \hat{g}$  ( $i = 1, \dots, n$ ), то

$$f_{ij} = \hat{p}_i g_{ij} + \delta_{ij} \hat{g}$$

и

$$F = \hat{P}G + I\hat{g}, \quad (6.71)$$

где  $G$  — матрица приспособленностей, а через  $\hat{P}$  обозначена диагональная матрица равновесных частот

$$\hat{P} = \text{diag} \{ \hat{p}_1, \dots, \hat{p}_n \}.$$

Отсюда следует, что

$$R = \hat{P}G. \quad (6.72)$$

Таким образом, для того чтобы нетривиальное положение равновесия системы (6.1) было асимптотически устойчиво, необходимо и достаточно, чтобы все, кроме одного, собственные значения любой из двух матриц

$Q = \left\| \hat{p}_i \left( g_{ij} - \sum_{k=1}^n g_{kj} \hat{p}_k \right) \right\|$  или  $R = \left\| \hat{p}_i g_{ij} \right\|$  были отрицательны. Последнее собственное значение для первой

матрицы равно нулю, а для второй равно

$$\hat{g} = g(\hat{p}) = (\hat{p}, G\hat{p}).$$

В тех случаях, когда популяция панмиктична, можно получить дополнительные сведения относительно корней характеристического уравнения линеаризованной системы. Для этого надо воспользоваться тем обстоятельством, что матрица  $G$  имеет вид (6.4).

Рассмотрим определяющую устойчивость матрицу  $\hat{P}G$ :

$$\hat{P}G = \hat{P}US = \text{diag} \{ \hat{p}_1 u_1, \dots, \hat{p}_n u_n \} S.$$

Матрица  $S$  симметрична и, следовательно, имеет вещественные характеристические числа. В случае, когда среди коэффициентов выживаемости гамет  $u_i$  нет нулевых, все элементы матрицы  $\hat{P}U = \text{diag} \{ \hat{p}_1 u_1, \dots, \hat{p}_n u_n \}$  положительны, и поэтому матрица  $\hat{P}US$  также имеет только вещественные собственные значения [1]. Учитывая, что собственные значения матрицы  $\hat{P}US = \hat{P}G$  (кроме одного) определяют корни характеристического уравнения линеаризованной системы, приходим к выводу, что необходимым и достаточным условием устойчивости положения равновесия является отрицательность корней характеристического уравнения системы, а единственный путь потери устойчивости при изменении параметров модели связан с появлением нулевого корня, т. е. с обращением в нуль свободного члена характеристического определителя. Перечисленные особенности линеаризованной системы существенно упрощают задачу исследования устойчивости.

Установим еще одно свойство матрицы линеаризованной системы, важное с биологической точки зрения. Оказывается, что знаки собственных значений матрицы  $\hat{P}US$  полностью определяются знаками собственных значений симметричной матрицы  $S$ , элементы которой не зависят от коэффициентов дифференциальной выживаемости гамет. Так как элементы матрицы  $PU$  положительны, то существует «квадратный корень» из этой матрицы  $(\hat{P}U)^{1/2}$  [1]. Это позволяет рассматривать вместо матрицы  $\hat{P}US$  подобную ей, но уже симметричную матрицу

$$(\hat{P}U)^{-1/2} (\hat{P}US) (\hat{P}U)^{1/2} = (\hat{P}U)^{1/2} S (\hat{P}U)^{1/2}.$$

Симметрия последней матрицы связана с тем, что

$$(\hat{P}\hat{U})^{1/2} = [(\hat{P}U)^{1/2}]^T.$$

Образует квадратичную форму

$$(y, (\hat{P}U)^{1/2}S(\hat{P}U)^{1/2}y) = ((\hat{P}U)^{1/2}y, S(\hat{P}U)^{1/2}y) = (y^*, S_1^*y), \quad (6.73)$$

где  $y^* = (\hat{P}U)^{1/2}y$ .

Теперь высказанное утверждение очевидно.

Отмеченное свойство позволяет сделать вывод о том, что дифференциальные потери гамет не оказывают влияния на устойчивость равновесного состояния панмиктической однолокусной популяции. Наличие различных коэффициентов выживаемости гамет  $u_i$  может изменить лишь положение изображающей точки, отвечающей равновесной генетической структуре. Но если достаточные условия расположения равновесия внутри симплекса (6.17), (6.18) и соответственно (6.27), (6.28) выполнены, то это равновесие либо устойчиво, либо неустойчиво одновременно как при учете, так и без учета гаметопотерь, если только все  $u_i$  положительны. Полученный результат также означает, что для устойчивости нетривиального равновесия необходимо и достаточно, чтобы все собственные значения матрицы  $S$ , за исключением одного, были отрицательны.

На этом мы заканчиваем изучение устойчивости нетривиального равновесного состояния и переходим к анализу тривиальных и полутривиальных особых точек. При этом будет показано, что все высказанные ранее соображения относительно устойчивости нетривиального положения равновесия переносятся, с некоторыми вариациями, и на случай равновесия, расположенного на любой грани симплекса.

Рассмотрим особую точку системы уравнений (6.1), расположенную на грани симплекса  $\sigma^L$ . Напомним, что в этом положении равновесия для координат из  $L$

$$\hat{p}_l = 0, \quad l \in L, \quad (6.74)$$

а остальные равновесные частоты должны удовлетворять уравнениям

$$\sum_{j \in \bar{L}} g_{ij} \hat{p}_j = \sum_{i, j \in \bar{L}} g_{ij} \hat{p}_i \hat{p}_j, \quad i \in \bar{L} \quad (6.75)$$



или, иначе,

$$g_l(\hat{p} \in \sigma^L) = g(\hat{p} \in \sigma^L), \quad l \in \bar{L}, \quad (6.76)$$

Введем малые приращения:

$$\xi_l = p_l, \quad l \in L; \quad \xi_l = p_l - \hat{p}_l, \quad l \in \bar{L}, \quad (6.77)$$

удовлетворяющие условию нормировки

$$\sum_{l \in L} \xi_l + \sum_{l \in \bar{L}} \xi_l = 0. \quad (6.78)$$

Линеаризуем систему (6.1) вблизи  $\hat{p}$ . Для уравнений с номерами из множества  $L$  имеем

$$\dot{p}_l = p_l [g_l(p) - g(p)], \quad l \in L. \quad (6.79)$$

Отсюда, учитывая условие (6.74), найдем

$$\dot{\xi}_l = [g_l(\hat{p}) - g(\hat{p})] \xi_l, \quad l \in L. \quad (6.80)$$

Таким образом, группа уравнений, соответствующая нулевым координатам, отделяется; причем каждое из уравнений (6.80) независимо. При линеаризации оставшихся уравнений системы (6.1), так же как и для нетривиального случая, получим

$$\dot{\xi}_i = \hat{p}_i \left( \sum_{j=1}^n g_{ij} \xi_j - \sum_{j=1}^n \sum_{k \in \bar{L}} g_{jk} \hat{p}_k \xi_j - \sum_{j \in \bar{L}} \sum_{k=1}^n g_{jk} \hat{p}_j \xi_k \right). \quad (6.81)$$

Преобразуем правые части этих уравнений с учетом того, что для всех индексов  $i$  из множества  $\bar{L}$  справедливы соотношения (6.75). В результате получим

$$\dot{\xi}_i = \sum_{j \in L} c_{ij} \xi_j + \sum_{j \in \bar{L}} \hat{p}_j \left( g_{ij} - \sum_{k \in \bar{L}} g_{kj} \hat{p}_k \right) \xi_j, \quad i \in \bar{L}, \quad (6.82)$$

где  $c_{ij}$  — некоторые коэффициенты.

Из выражений (6.80) и (6.82) следует, что уравнения (6.8), линеаризованные вблизи равновесной точки  $\hat{p} \in \sigma^L$ , можно записать в виде

$$\dot{\xi} = \begin{vmatrix} D^L & 0 \\ C^{\bar{L}} & Q^{\bar{L}} \end{vmatrix} \xi, \quad (6.83)$$

где  $D^L$  — диагональная матрица:

$$D^L = \text{diag} \{d_l; l \in L\} = \text{diag} \{(\hat{g}_l - \hat{g}), l \in L\}, \quad (6.84)$$

а элементы матрицы  $Q^{\bar{L}}$  равны

$$q_{ij} = \left( g_{ij} - \sum_{k \in \bar{L}} g_{ki} \hat{p}_k \right) \hat{p}_i, \quad i, j \in \bar{L}. \quad (6.85)$$

Очевидно, что в силу диагональности  $D^L$  и квазитреугольного вида матрицы уравнений (6.83) для нахождения условий устойчивости надо знать лишь расположение собственных значений матрицы  $Q^{\bar{L}}$ . Как и ранее, можно показать, что матрица  $Q^{\bar{L}}$ , которая также может быть записана в виде  $Q^{\bar{L}} = \|(f_{ij} - p_i \phi_j - \delta_{ij} \hat{g})\|$ ,  $i, j \in \bar{L}$ , имеет собственные значения, кроме одного, совпадающие с собственными значениями матрицы

$$R^{\bar{L}} = \|(f_{ij} - \delta_{ij} \hat{g})\|, \quad i, j \in \bar{L}. \quad (6.86)$$

Единственное собственное значение, которое у этих матриц различно, равно нулю для матрицы  $Q^{\bar{L}}$  и равно  $\hat{g}$  для матрицы  $R^{\bar{L}}$ . Если дополнительно заметить, что для отрицательности собственных значений матрицы  $D^L$  необходимо и достаточно выполнение неравенств

$$g_l(\hat{p}) < g(\hat{p}), \quad l \in L, \quad (6.87)$$

то условия устойчивости для рассматриваемого случая можно сформулировать следующим образом.

Полутривиальное положение равновесия  $p \in \sigma^L$  асимптотически устойчиво тогда и только тогда, когда:

1) выполнены неравенства (6.87);

2) все, кроме одного, собственные значения матрицы  $Q^{\bar{L}} = \|\hat{p}_i g_{ij} - \hat{p}_i \sum_{k \in \bar{L}} g_{ki} \hat{p}_k\|$ ,  $i, j \in \bar{L}$  или  $R^{\bar{L}} = \|F^{\bar{L}} - \hat{g}I\|$

имеют отрицательные вещественные части. Последнее собственное значение равно нулю для матрицы  $Q^{\bar{L}}$  и равно равновесной средней приспособленности  $g(\hat{p})$  для матрицы  $R^{\bar{L}}$ .

Интересно отметить, что так же, как и ранее, матрица  $R^{\bar{L}}$  выражается непосредственно через коэффициенты приспособленностей и ненулевые равновесные частоты:

$$R^{\bar{L}} = \hat{p}^{\bar{L}} G^{\bar{L}}, \quad (6.88)$$

где  $\hat{p}^{\bar{L}} = \text{diag} \{\hat{p}_i, i \in \bar{L}\}$ , а  $G^{\bar{L}}$  получается из матрицы  $G$  путем вычеркивания строк и столбцов с номерами из  $L$ .

Группа условий (6.87), отвечающая нулевым равновесным частотам, имеет весьма простой биологический смысл и означает требование того, чтобы равновесная приспособленность популяции была больше равновесной приспособленности гамет  $l$ -го типа ( $l \in L$ ). Эти неравенства выражают свойство «притяжения» изображающей точки гранью симплекса  $\sigma^L$ .

В случае панмиктической популяции, когда матрица приспособленностей  $G$  равна произведению диагональной матрицы  $U$  на симметричную  $S$ , собственные значения матрицы линеаризованных уравнений обладают дополнительными свойствами. Первое из них заключается в том, что все корни характеристического уравнения при этом вещественны. Второе сводится к утверждению о том, что знаки вещественных корней линеаризованных уравнений, соответствующих ненулевым равновесным частотам  $\hat{p}_i$  совпадают со знаками всех, кроме одного, собственных значений симметричной матрицы  $S^L$ .

Особенно простой вид получают условия устойчивости для тривиальных равновесных состояний, расположенных в вершинах симплекса:

$$\hat{p}_k = 1, \hat{p}_i = 0, i \neq k.$$

Величины  $d_i$  для этого случая становятся равными

$$d_i = g_{kk} - g_{ik}.$$

Поэтому условия устойчивости тривиальной точки записываются в форме

$$g_{ik} < g_{kk} \quad (l = 1, 2, \dots, n; l \neq k), \quad (6.89)$$

т. е. для устойчивости  $k$ -го тривиального положения равновесия необходимо и достаточно, чтобы в  $k$ -м столбце матрицы  $G$  диагональный член был максимальным. Тот факт, что условия (6.89) применяются к элементам некоторого столбца матрицы  $G$ , показывает, что наличие дифференциальных гаметопотерь, вообще говоря, влияет на устойчивость системы и может, в частности, превратить некоторые из устойчивых равновесий в неустойчивые и, наоборот. Учет различных величин коэффициентов выживаемости гамет не изменяет свойства устойчивости лишь нетривиального положения равновесия.

Приведем еще одно легко проверяемое достаточное условие устойчивости. В соответствии с формулой (П.19) приложения 1 однолокусная популяция устойчива, если выполняется неравенство

$$\sum_{j \in \bar{L}} \min_{i \in \bar{L}} (g_{ij} \hat{p}_j) > g(\hat{p}).$$

Иначе говоря, если мы образуем матрицу  $\bar{G}^L P^L$  с элементами  $g_{ij} \hat{p}_j$ , то для устойчивости достаточно, чтобы сумма ее минимальных в каждом столбце недиагональных элементов превышала равновесную приспособленность популяции.

В заключение этого параграфа следует сделать два замечания. Исследование уравнений, линеаризованных вблизи внутреннего положения равновесия, всегда дает точный ответ на вопрос об устойчивости. В то же время при линеаризации в окрестности точки, расположенной в вершине симплекса или на его грани, следует действовать осторожно. Дело в том, что каждое собственное значение порождает в пространстве переменных некоторые конусы собственных направлений [1] и может оказаться, что конус, соответствующий неустойчивым начальным данным, лежит вне симплекса. Система будет оставаться при этом устойчивой, несмотря на то, что условия отрицательности вещественной части корней характеристического уравнения могут быть нарушены. К счастью в рассмотренных случаях этой опасности не существует. Действительно, каждое из уравнений (6.91) для  $l \in L$  интегрируется независимо и дает

$$\xi_l(t) = \xi_l(0) e^{-d_l t}.$$

Очевидно, что при нарушении условий (6.99) и  $\xi_l(0) > 0$  система действительно становится неустойчивой.

Другое замечание касается следующего. В этой главе мы всегда предполагали, что матрица  $G$  и все ее подматрицы, образованные последовательным вычеркиванием строк и столбцов с одинаковым номером, не вырождены. Это приводит к тому, что все положения равновесия являются изолированными особыми точками системы дифференциальных уравнений (6.1). В то же время могут встретиться такие ситуации, когда определитель матрицы  $G$  или какие-либо его главные миноры обращаются в нуль. При этом соответствующие положения равновесия уже не будут изоли-

рованными. Можно показать, что положения равновесия в случае вырождения будут образовывать некоторое замкнутое множество, являющееся линейным многообразием. Точнее, в качестве равновесного множества выступает пересечение симплекса с гиперплоскостью, размерность которой соответствует увеличенному на единицу дефекту матрицы  $G$ . Так, например, в трехмерном случае при наличии вырожденной матрицы ранга два (матрица с дефектом, равным единице) на симплексе будет иметься отрезок равновесных точек. Разумеется, и в этом случае должны быть выполнены достаточные условия существования равновесия, заключающиеся в том, что пересечение этой гиперплоскости с плоскостью симплекса не пусто. Подробный анализ случая вырождения мы здесь производить не будем. Ограничимся лишь рассмотрением в дальнейшем одного примера вырожденной матрицы для трехаллельной популяции.

**Пример 6.3.** Рассмотрим случай наличия в популяции трех аллелей при несимметричной матрице приспособленностей. Пусть диагональные члены являются наибольшими в своих столбцах,  $g_{ii} > g_{il}$  ( $i, l = 1, 2, 3$ ). Матрицу  $G$  зададим в виде

$$G = \begin{vmatrix} 1,5 & 1 & 0,5 \\ 0,8 & 1,6 & 0,2 \\ 1,0 & 0,5 & 3,0 \end{vmatrix}.$$

Равновесные положения равны

$$\begin{aligned}
 p^1 &= \begin{vmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \end{vmatrix}, & p^2 &= \begin{vmatrix} 0 \\ 1 \\ 0 \end{vmatrix}, & p^3 &= \begin{vmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{vmatrix}, & p^4 &= \begin{vmatrix} 0,461 \\ 0,539 \\ 0 \end{vmatrix}, \\
 p^5 &= \begin{vmatrix} 0,833 \\ 0 \\ 0,167 \end{vmatrix}, & p^6 &= \begin{vmatrix} 0 \\ 0,718 \\ 0,282 \end{vmatrix}, & p^7 &= \begin{vmatrix} 0,421 \\ 0,531 \\ 0,048 \end{vmatrix}.
 \end{aligned}$$

Система обладает максимальным числом равновесий. Пользуясь критериями, выведенными в этом параграфе, устанавливаем, что точки  $p^1, p^2, p^3$  устойчивы,  $p^4, p^5, p^6$  полуустойчивы,  $p^7$  неустойчива. Некоторые фазовые траектории для этого случая, рассчитанные на ЭВМ «Проминь», приведены в проекции на плоскость симплекса на рис. 6.4, а. Очевидно, линии, соединяющие точку  $p^7$  с  $p^4, p^5$  и  $p^6$ , являются сепаратрисами. Как и в диаллельном случае, при наличии дизруптивного отбора, в зависимости от начального состояния, популяция асимптотически стремится перейти в одно из трех гомозиготных равновесных состояний.

**Пример 6.4.** В отличие от предыдущего случая, рассмотрим матрицу приспособленностей, в которой приспособленность каждой

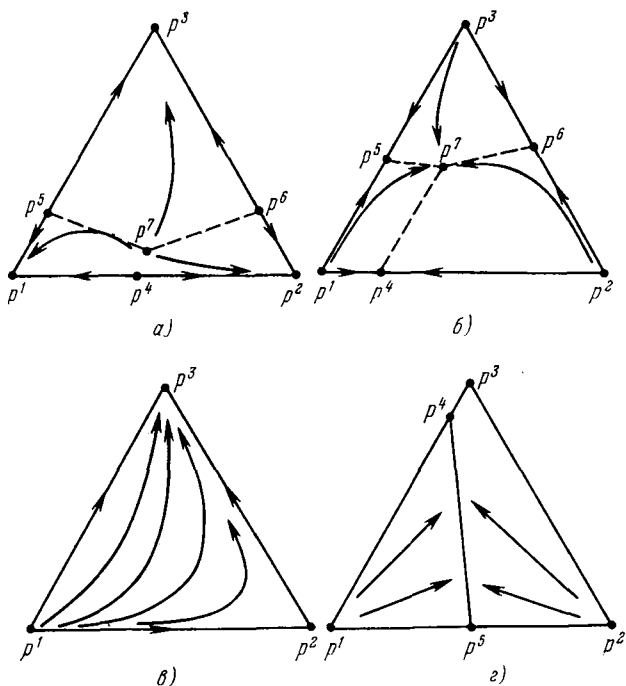


Рис. 6.4.

гомозиготы является наименьшей в своем столбце:

$$G = \begin{vmatrix} 0,9 & 1,2 & 1,8 \\ 1,0 & 0,5 & 2,0 \\ 1,5 & 2 & 0,5 \end{vmatrix}.$$

Для координат равновесий получим тривиальные точки  $p^1$ ,  $p^2$ ,  $p^3$  и

$$p^4 = \begin{vmatrix} 0,875 \\ 0,125 \\ 0 \end{vmatrix}, \quad p^5 = \begin{vmatrix} 0,684 \\ 0 \\ 0,316 \end{vmatrix}, \quad p^6 = \begin{vmatrix} 0 \\ 0,5 \\ 0,5 \end{vmatrix}, \quad p^7 = \begin{vmatrix} 0,4 \\ 0,2 \\ 0,4 \end{vmatrix}.$$

Критерий (6.89) показывает, что тривиальные положения равновесия неустойчивы. Анализ трех диаллельных подсистем показывает, что при движении по ребрам симплекса в каждом случае устанавливается полиморфизм. Но при сходе с ребра изображающая точка начинает смещаться в положение центрального полиморфизма. Поэтому полутривиальные равновесия в данном случае полуустойчивы. Единственное устойчивое равновесие соответствует полиморфизму по всем трем аллелям. Некоторые фазовые траектории в проекции на плоскость симплекса приведены на рис. 6.4, б.

Пример 6.5. Интересно рассмотреть случай, когда в системе имеется минимальное число равновесных состояний. Поскольку тривиальные равновесия всегда реализуются, то для трехаллельного случая это соответствует наличию трех состояний равновесия. Этот случай реализуется, например, когда матрица  $G$  имеет вид

$$G = \begin{vmatrix} 0,4 & 0,6 & 1,2 \\ 1,2 & 0,8 & 2,0 \\ 6 & 5 & 3 \end{vmatrix}.$$

Критерий (6.89) свидетельствует о том, что точка  $p^1 = \|1, 0, 0\|^T$  неустойчива,  $p^2 = \|0, 1, 0\|^T$  полуустойчива, а  $p^3 = \|0, 0, 1\|^T$  устойчива. Фазовые траектории изображены на рис. 6.4, в.

Пример 6.6. Рассмотрим, наконец, популяцию с вырожденной матрицей приспособленностей. В качестве  $G$  примем матрицу

$$\begin{vmatrix} 2,1 & 2,8 & 2,25 \\ 4 & 1 & 2 \\ 3,05 & 1,9 & 2,12 \end{vmatrix}$$

с определителем, равным нулю. Кроме тривиальных равновесий  $p^1$ ,  $p^2$ ,  $p^3$ , имеются точки на ребрах  $p_2 \equiv 0$  и  $p_3 \equiv 0$  с координатами

$$p^4 = \begin{vmatrix} 0,116 \\ 0 \\ 0,884 \end{vmatrix}, \quad p^5 = \begin{vmatrix} 0,436 \\ 0,514 \\ 0 \end{vmatrix}.$$

Кроме того, отрезок, соединяющий точки  $p^4$  и  $p^5$ , целиком состоит из равновесных точек. Фазовые траектории являются прямыми. Положение равновесия достигается за 30—40 поколений. Рис. 6.4, г иллюстрирует этот случай.

## § 6.4. Устойчивость равновесных генетических структур в большом

Приведенное в предыдущем параграфе исследование характера особых точек уравнений однолокусной популяции методом линеаризации позволило получить необходи-

мые и достаточные условия устойчивости в малом. Выполнение этих условий позволяет утверждать, что незначительное (теоретически бесконечно малое) отклонение начальных условий от равновесных приведет к тому, что это равновесие с течением времени восстановится. Вопрос об оценке области притяжения равновесной точки в фазовом пространстве, т. е. такой области, в которой все траектории стремятся к данному равновесию, остался открытым. Поэтому мы продолжим изучение характера траекторий системы уравнений, описывающих динамику однолокусной популяции, но в этом параграфе уже будем пользоваться не методом линеаризации, а прямым методом Ляпунова. Построение функций Ляпунова в общем случае дает лишь достаточные условия. Однако его использование часто позволяет получить эффективные оценки областей притяжения. Функция Ляпунова, одного из возможных видов, уже применялась в § 6.2, когда речь шла об устойчивости положений равновесия при симметричной матрице приспособленностей. Здесь мы продолжим развитие этого подхода. Будем рассматривать общий несимметричный случай, уравнения для которого выписаны в § 6.3. Отклонения переменных от положения некоторого равновесия, как и ранее, обозначим через  $\xi$ , т. е.

$$p_i = \hat{p}_i + \xi_i. \quad (6.90)$$

Условие нормировки в этих переменных, как и ранее, записывается следующим образом:

$$\sum_{i=1}^n \xi_i = 0. \quad (6.91)$$

Для применения прямого метода Ляпунова необходимо в уравнениях (6.1) произвести замену переменных (6.90). В результате получаем уравнения возмущенного движения, записанные относительно переменных  $\xi_i$  ( $i = 1, 2, \dots, n$ ):

$$\dot{\xi}_i = (\hat{p}_i + \xi_i) [(\hat{p} + \xi, g_i) - g(\hat{p} + \xi)]. \quad (6.92)$$

Движение системы (6.92) происходит на множестве

$$\Xi = \left\{ \xi \mid \sum_{i=1}^n \xi_i = 0, -\hat{p}_i \leq \xi_i \leq 1 - \hat{p}_i \right\}.$$



Отметим, что в этом параграфе уже не будет предполагаться, что величины  $\xi_i$  являются малыми. Рассмотрим сначала нетривиальное равновесие, когда все  $\hat{p}_i > 0$ . В качестве функции Ляпунова выберем предложенную в [7] положительно определенную на  $\Xi$  функцию

$$V(\xi) = \sum_{i=1}^n \xi_i + \sum_{i=1}^n \hat{p}_i \ln \hat{p}_i - \sum_{i=1}^n \hat{p}_i \ln (\hat{p}_i + \xi_i). \quad (6.93)$$

Аналогичная функция, как показано в приложении 1, играет фундаментальную роль в исследованиях устойчивости в большом во всех моделях популяционной генетики.

Сумма  $\sum_{i=1}^n \xi_i$ , входящая в выражение для  $V(\xi)$  и тождественно равная нулю на  $\Xi$ , позволяет при дифференцировании функции  $V(\xi)$  произвести выделение особенностей, связанных с наличием у рассматриваемой системы первого линейного интеграла. Последнее слагаемое в формуле (6.93), переписанное в переменных  $p$ , т. е. функция

$$\hat{H}(p) = \sum_{i=1}^n \hat{p}_i \ln p_i, \quad (6.94)$$

рассматривалась в [2] применительно к модели однолокусной полиаллельной популяции как мера разнообразия особей, входящих в популяцию.

Исследуем свойства функции  $V(\xi)$ . Эта функция неотрицательна, выпукла, унимодальна и достигает в точке  $\xi = 0$  на  $\Xi$  абсолютного минимума, равного нулю. Для проверки последнего утверждения составим для  $V(\xi)$  функцию Лагранжа

$$H(\xi, h) = V(\xi) + h \left( \sum_{i=1}^n \xi_i \right)$$

и приравняем нулю ее производные по всем переменным, т. е.

$$\text{grad}_{\xi} H(\xi, h) = 1 - \frac{\hat{p}_i}{\hat{p}_i + \xi_i} + h = 0,$$

$$\text{grad}_h H(\xi, h) = \sum_{i=1}^n \xi_i = 0.$$

Решая последние уравнения относительно  $\xi_i$  и  $h$ , придем к искомому результату. То, что точка  $\xi = 0$  соответствует именно минимуму  $V(\xi)$ , следует из ее выпуклости как суммы выпуклых функций.

Составим производную функции  $V(\xi)$  в силу уравнений движения. Дифференцируя  $V(\xi)$ , найдем

$$\dot{V}(\xi) = \sum_{i=1}^n \left( \dot{\xi}_i - \frac{\hat{p}_i \dot{\xi}_i}{\hat{p}_i + \xi_i} \right) = \sum_{i=1}^n \frac{\xi_i \dot{\xi}_i}{\hat{p} + \xi_i}. \quad (6.95)$$

Поэтому, подставляя выражение (6.92) в (6.95), получим

$$\dot{V}(\xi) = \sum_{i=1}^n \xi_i (\hat{p} + \xi, g_{i\cdot}) - g(\hat{p} + \xi) \sum_{i=1}^n \xi_i = \sum_{i,j=1}^n g_{ij} \xi_i \xi_j. \quad (6.96)$$

Справедливость последнего равенства и следует из того, что

$$(\hat{p}, g_{i\cdot}) = g(\hat{p}) \text{ и } \sum_{i=1}^n \xi_i = 0.$$

Итак, производная функции  $V(\xi)$  равна некоторой квадратичной форме, совпадающей с функцией приспособленностей:

$$\dot{V}(\xi) = \sum_{i,j=1}^n g_{ij} \xi_i \xi_j. \quad (6.97)$$

Единственное отличие этой функции от  $g(p)$  заключается в том, что она задана не на симплексе, а на гиперплоскости  $\sum_{i=1}^n \xi_i = 0$ . Из теории прямого метода Ляпунова следует, что в том случае, когда квадратичная форма (6.97) знакоопределена, мы получаем ответ на вопрос об устойчивости системы во всей области определения  $V(\xi)$ , т. е. во всех внутренних точках множества  $\Xi$ . Если форма  $\dot{V}(\xi)$  является знакоопределенной отрицательной, то состояние полиморфизма устойчиво в большом, а переходный процесс, начинающийся при  $t = 0$  в любой внутренней точке симплекса  $p(0) > 0$ , асимптотически сходится к  $\hat{p}$ . Наоборот, положительная знакоопределенность  $\dot{V}(\xi)$  озна-

чает неустойчивость полиморфизма. Следует заметить, что квадратичная форма может быть также знакопеременной. В таком случае сказать об устойчивости при несимметричной матрице  $G$  ничего нельзя.

Сформулируем условия устойчивости в явном виде. Напомним, что матрица  $G$  является в общем случае несимметричной,  $g_{ij} \neq g_{ji}$ . Поэтому критерий Сильвестра к форме (6.97) неприменим. Однако можно переписать квадратичную форму  $\dot{V}(\xi)$  в эквивалентном симметричном виде:

$$\dot{V}(\xi) = \sum_{i,j=1}^n \frac{1}{2} (g_{ij} + g_{ji}) \xi_i \xi_j = \sum_{i,j=1}^n w_{ij} \xi_i \xi_j, \quad (6.98)$$

где, очевидно,  $w_{ij} = \frac{1}{2} (g_{ij} + g_{ji})$ . Теперь при проверке условия знакоопределенности можно поступить точно так же, как и в § 6.2. Исключим в (6.98) одну из переменных, на-

пример  $\xi_n$ , воспользовавшись тем, что  $\xi_n = - \sum_{i=1}^{n-1} \xi_i$ ; оставшиеся переменные будут при этом независимыми:

$$\begin{aligned} \dot{V}(\xi) &= \dot{V}(\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_{n-1}) = \\ &= \sum_{i,j=1}^{n-1} (w_{ij} - w_{in} - w_{nj} + w_{nn}) \xi_i \xi_j = \sum_{i,j=1}^{n-1} \psi_{ij} \xi_i \xi_j, \end{aligned} \quad (6.99)$$

где матрица  $\Psi$  равна

$$\Psi = \|\psi_{ij}\|_{(n-1) \times (n-1)} = \|w_{ij} - w_{in} - w_{nj} + w_{nn}\|. \quad (6.100)$$

К последней квадратичной форме уже можно применить критерий Сильвестра. Матрица  $\Psi$  является знакоопределенной отрицательной, а полиморфизм  $p = \hat{p}$  устойчивым, если главные миноры матрицы  $\Psi$  имеют чередующиеся знаки. Отметим, что в частном случае симметричной матрицы  $G$  полученные здесь соотношения полностью совпадают с необходимыми и достаточными условиями устойчивости полиморфизма (6.38), сформулированными в § 6.3. Для несимметричной матрицы, однако, доказана лишь достаточность этих условий.

Как уже упоминалось, функция Ляпунова (6.93) при выполнении условий отрицательной знакоопределенности

матрицы  $\Psi$  гарантирует сходимость микроэволюционного процесса к полиморфизму из всех внутренних точек симплекса. При приближении к границе симплекса функция  $V(\xi)$  неограниченно возрастает, а при любом  $p_n = 0$  обращается в  $\infty$ . Поэтому необходимо специально рассмотреть траектории, расположенные на гранях и ребрах симплекса.

Как уже отмечалось ранее, в том случае, когда в некоторый начальный момент времени  $t_0$

$$p_i(t_0) = 0,$$

то эта переменная будет тождественным нулем. Это вытекает из того факта, что популяция является невозстанавливающей, а все грани симплекса — отделяющиеся. Поэтому задача рассмотрения движения на грани какой-либо размерности в этой модели, строго говоря, не связана с задачей исследования поведения траекторий во внутренних точках симплекса. Однако в реальных условиях существует фон мутаций, миграции особей и другие сопутствующие процессы. Если, например, равновесие на грани окажется полуустойчивым (устойчивым в пределах грани и неустойчивым при выходе из нее), то добавление новой аллели в любой, даже очень малой, концентрации приведет к тому, что это равновесие будет нарушено. Неустойчивые и полуустойчивые равновесия в природных условиях не реализуются. Именно эти соображения приводят к необходимости рассмотрения фазового пространства системы в целом, включая все грани и ребра симплекса. Очевидно, что полиморфизм будет устойчивым в целом, если нетривиальное положение равновесия устойчиво, а все остальные равновесные точки неустойчивы или полуустойчивы.

Поэтому следует рассмотреть полутривиальные равновесия.

Пусть, как и ранее,  $\hat{p}_l = 0$ ,  $l \in L$ ,  $\hat{p}_i > 0$ ,  $i \in \bar{L}$ . Очевидно, что  $\sum_{i \in \bar{L}} \hat{p}_i = 1$ . Построим теперь функцию

$V(\xi) = V(p - \hat{p})$  точно так же, как и ранее, но в качестве величин  $\hat{p}_i$  выберем только те, которые соответствуют рассматриваемой равновесной точке и положительны:

$$V_{\bar{L}}(\xi) = \sum_{i=1}^n \xi_i + \sum_{i \in \bar{L}} \hat{p}_i \ln \hat{p}_i - \sum_{i \in \bar{L}} \hat{p}_i \ln (\hat{p}_i + \xi_i). \quad (6.101)$$

Уравнения движения, учитывая характер рассматриваемой особой точки, можно переписать в следующем виде:

$$\left. \begin{aligned} \dot{\xi}_l &= \xi_l [(\hat{p} + \xi, g_{l\cdot}) - g(\hat{p} + \xi)], \quad l \in L, \\ \dot{\xi}_i &= (\hat{p}_i + \xi_i) [(\hat{p} + \xi, g_{i\cdot}) - g(\hat{p} + \xi)], \quad i \in \bar{L}. \end{aligned} \right\} \quad (6.102)$$

При этом в положении равновесия выполняются соотношения

$$\left. \begin{aligned} \hat{p}_l &= 0, \quad l \in L, \\ (\hat{p}, g_{i\cdot}) &= g(\hat{p}), \quad i \in \bar{L}. \end{aligned} \right\} \quad (6.103)$$

Составив производную функции (6.101) в силу уравнений движения (6.102), имеем

$$\dot{V}_{\bar{L}}(\xi) = \sum_{i=1}^n \dot{\xi}_i - \sum_{i \in \bar{L}} \frac{\hat{p}_i \dot{\xi}_i}{\hat{p}_i + \xi_i} = \sum_{l \in L} \dot{\xi}_l - \sum_{i \in \bar{L}} \frac{\xi_i \dot{\xi}_i}{\hat{p}_i + \xi_i},$$

или

$$\begin{aligned} \dot{V}_{\bar{L}}(\xi) &= \sum_{l \in L} \xi_l (\hat{p} + \xi, g_{l\cdot}) + \sum_{j \in \bar{L}} (\hat{p} + \xi, g_{j\cdot}) \xi_j - \\ &\quad - g(\hat{p} + \xi) \sum_{i=1}^n \xi_i. \end{aligned} \quad (6.104)$$

Учитывая равенства (6.103) и то обстоятельство, что  $\sum_{i=1}^n \xi_i = 0$ , перепишем последнее соотношение в виде

$$\begin{aligned} \dot{V}_{\bar{L}}(\xi) &= \sum_{l=1}^n \xi_l (\hat{p}, g_{l\cdot}) + \sum_{l \in L} \xi_l (\xi, g_{l\cdot}) + \\ &\quad + g(\hat{p}) \sum_{i \in \bar{L}} \xi_i + \sum_{i \in \bar{L}} \xi_i (g_{i\cdot}, \xi). \end{aligned}$$

Добавим к последнему выражению и вычтем из него слагаемое  $g(\hat{p}) \sum_{l \in L} \xi_l$ . В результате получим

$$\dot{V}_{\bar{L}}(\xi) = \sum_{l \in L} d_l \xi_l + \sum_{i,j=1}^n g_{ij} \xi_i \xi_j, \quad (6.105)$$

где через  $d_l$ , как и ранее, обозначены величины

$$d_l = (\hat{p}, g_l) - g(\hat{p}) = g_l(\hat{p}) - g(\hat{p}).$$

Таким образом, производная от положительной функции  $V(\xi)$  на траекториях уравнений движения (6.102) равна правой части равенства (6.105).

Пусть изображающая точка находится на грани  $\sigma^L$ . Тогда все  $\xi_l$ ,  $l \in L$ , равны нулю и (6.105) принимает вид

$$\dot{V}_L(\xi) = \sum_{i,j \in \bar{L}} g_{ij} \xi_i \xi_j.$$

Очевидно, что в этом случае, как и в исследованных ранее, рассмотрение устойчивости при движении в пределах той грани, на которой находится равновесная точка, ничем не отличается от исследования нетривиального равновесия. Пусть теперь все или некоторые из  $\xi_l \neq 0$ . При этом главным членом в правой части (6.105) становится линейный. Учитывая, что  $\xi_l > 0$ , приходим поэтому к следующему условию устойчивости. Полутривиальное положение равновесия устойчиво, если выполнены условия Сильвестра для матрицы  $\Psi^{\bar{L}}$ , и дополнительно

$$d_l = g_l(\hat{p}) - g(\hat{p}) > 0, l \in L, \quad (6.106)$$

где  $g(\hat{p})$  — величина средней приспособленности при  $p = \hat{p}$ , а  $g_l(\hat{p})$  — приспособленность в этой же точке гамет  $A_l$ .

Сопоставим достаточные условия, полученные при использовании прямого метода Ляпунова с необходимыми и достаточными условиями устойчивости, полученными в предыдущем параграфе. Отметим, что условия обоих типов распадаются на две группы — группу, соответствующую нулевым равновесным частотам, и группу, отвечающую частотам, отличным от нуля. При этом условия первой группы в обоих случаях идентичны. Это означает, что нарушение знака любого из неравенств (6.106) приводит к потере устойчивости. Что же касается условий второй группы, то они, вообще говоря, различны, хотя как в первом, так и во втором случае они применяются к укороченной матрице  $G^{\bar{L}}$ . Выполнение достаточных условий устойчивости для укороченной матрицы  $G^{\bar{L}}$  означает, что положение равновесия является устойчивым в большом и что об-

ластью притяжения равновесия является по крайней мере грань, в которой расположена исследуемая особая точка. Если же одно из неравенств условий Сильвестра для симметризованной матрицы  $G^{\bar{L}}$  нарушено, но выполнены условия § 6.3, то мы можем только утверждать, что положение равновесия остается устойчивым в малом. Сказать что-либо об его устойчивости в большом и об области притяжения в этом случае, вообще говоря, невозможно. Только нарушение необходимых условий устойчивости, наложенных на характеристические числа матрицы  $G^{\bar{L}}\hat{p}^{\bar{L}}$ , свидетельствует о потере устойчивости системы. Имеется лишь один частный случай, когда все достаточные условия этого параграфа совпадают с необходимыми. Это, как нетрудно догадаться, случай симметричной матрицы  $G$ . Уже отмечалось, что симметричный вид матрицы связан с отсутствием дифференциальных гаметопотерь и панмиксией популяции. При этих условиях нарушение хотя бы одного из неравенств полученных в этом параграфе достаточных условий, свидетельствует о неустойчивости исследуемого равновесия.

Приведем еще одно необходимое условие устойчивости, имеющее весьма прозрачный биологический смысл. В соответствии с формулой (П.37) приложения 1 имеем: для устойчивости положения равновесия однолокусной панмиктической популяции при отсутствии отбора гамет необходимо выполнение неравенства

$$\sum_{i,j \in \bar{L}} s_{ij} > m(\bar{L}) \sum_{i \in \bar{L}} s_{ii},$$

где через  $m(\bar{L})$  обозначено число ненулевых компонент вектора  $\hat{p}$ . В частности, для нетривиального равновесия это неравенство принимает вид

$$\sum_{i,j=1}^n s_{ij} > n \sum_{i=1}^n s_{ii}.$$

Таким образом, для устойчивости в популяции полиморфизма по всем аллелям необходимо, чтобы сумма всех коэффициентов приспособленности превышала  $n$ -кратную сумму приспособленностей гомозигот.

В заключение продемонстрируем возможность существования одного частного, но очень важного с биологической точки зрения фазового портрета системы. Пусть условия Сильвестра выполнены как для симметризованной матрицы  $G$ , так и для укороченных матриц, соответствующих всем полутривиальным равновесным состояниям, а неравенства (6.106) для всех равновесных состояний, включая тривиальные, имеют вид

$$d_l < 0, \quad l \in L.$$

Тогда все тривиальные положения равновесия неустойчивы, все полутривиальные — полуустойчивы, а единственным устойчивым состоянием равновесия является состояние полиморфизма по всем аллелям.

**Пример 6.6.** Проведем до конца вычисления для трехаллельного случая, матрица приспособленностей для которого использована в примере 6.2. Имеем

$$S = \begin{vmatrix} 1 & 2 & 4 \\ 2 & 2,2 & 3 \\ 4 & 3 & 0 \end{vmatrix}.$$

Положения равновесия находим по формулам (6.21). В результате вычислений получим шесть равновесных точек:

$$p^1 = \begin{vmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \end{vmatrix}, \quad p^2 = \begin{vmatrix} 0 \\ 1 \\ 0 \end{vmatrix}, \quad p^3 = \begin{vmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{vmatrix},$$

$$p^4 = \begin{vmatrix} 0 \\ \frac{3}{4} \\ \frac{1}{4} \end{vmatrix}, \quad p^5 = \begin{vmatrix} \frac{4}{7} \\ 0 \\ \frac{3}{4} \end{vmatrix}, \quad p^6 = \begin{vmatrix} \frac{1}{8} \\ \frac{5}{8} \\ \frac{1}{4} \end{vmatrix}.$$

На ребре  $p_3 = 0$  равновесия нет, так как при этом нарушено условие типа (6.14).

Исследование равновесия тривиальных особых точек с использованием критерия (6.89) показывает, что точки  $p^1$  и  $p^3$  неустойчивы, а  $p^2$  полуустойчива.

Для определения характера траекторий на ребрах  $p_1 = 0$  и  $p_2 = 0$  необходимо исследовать соответствующие подсистемы. Применение критерия устойчивости для диаллельного случая для обоих ребер свидетельствует об устойчивости полиморфизма по



соответствующим парам аллелей. Однако этим не заканчивается исследование равновесных точек  $p^4$  и  $p^5$ , так как остается неизвестным поведение траекторий при сходе с ребра внутрь симплекса. Окончательный ответ о характере этих точек дает исследование знака выражений (6.106). Вычисление показывает, что для обоих случаев  $d_i$  отрицательны. Это говорит о том, что исследуемые равновесия полустойчивы. Наконец, в устойчивости центрального полиморфизма нетрудно убедиться, применяя критерий Сильвестра

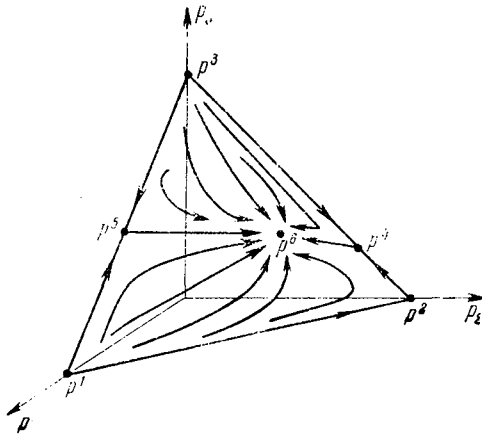


Рис. 6.5.

и симметризованной матрице  $G$ . Фазовый портрет системы представлен качественно на рис. 6.5. Линии, соединяющие точки  $p^5$  с  $p^6$  и  $p^5$  с  $p^7$ , являются сепаратрисами.

Пример 6.7. Исследуем до конца случай б) из примера 6.2. Матрица  $S$  имеет вид

$$S = \begin{vmatrix} 1 & 2 & 10 \\ 2 & 1 & 3 \\ 10 & 3 & 0 \end{vmatrix}.$$

Нетривиальное положение равновесия отсутствует, поскольку знаки сумм  $\sum_{j=1}^3 S_{ji}$  различны. Для остальных шести точек найдем

$$p^1 = \begin{vmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \end{vmatrix}, \quad p^2 = \begin{vmatrix} 0 \\ 1 \\ 0 \end{vmatrix}, \quad p^3 = \begin{vmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{vmatrix},$$

и

$$p^4 = \begin{pmatrix} 0 \\ \frac{3}{5} \\ \frac{2}{5} \end{pmatrix}, \quad p^5 = \begin{pmatrix} \frac{1}{2} \\ 0 \\ \frac{1}{2} \end{pmatrix}, \quad p^6 = \begin{pmatrix} \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Проверка всех этих равновесных значений на устойчивость производится точно так же, как и в предыдущем примере. Все тривиальные равновесия неустойчивы, а все три двойных полиморфизма устойчивы, если рассматривать движение изображающей

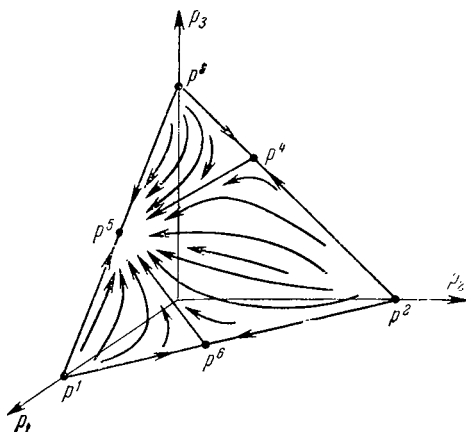


Рис. 6.6.

точки только по ребрам. Однако из этих последних лишь одно, а именно  $p^6$ , оказывается истинно устойчивым; два остальных — полуустойчивы. Фазовый портрет системы изображен на рис. 6.6. Линии, соединяющие точку  $p^4$  с  $p^5$  и точку  $p^6$  с  $p^5$ , являются сепаратрисами. Траектория, начавшаяся в любой внутренней точке симплекса, заканчивается в положении равновесия

$$p^5 = \begin{pmatrix} \frac{1}{2} \\ 0 \\ \frac{1}{2} \end{pmatrix},$$

характеризующемся полиморфизмом по двум аллелям  $A_1$  и  $A_3$ . В то же время возможны траектории, приходящие в соответствующие полиморфные состояния по другим парам аллелей. Эти траектории могут реализоваться лишь в некоторых идеальных ситуациях, когда в начальный момент соответствующий аллеломорф в популяции отсутствует и не может возникнуть в результате мутационного процесса или миграций. Появление недостающего аллеломорфа приводит к качественному изменению микроэволюционного процесса. Если, например, изображающая точка находится на ребре  $p_3 = 0$ , процесс отбора смещает частоты генотипов в направлении полиморфизма по аллелям  $A_1$  и  $A_2$ . Добавление аллеля  $A_3$  в малых концентрациях приводит к тому, что в положении равновесия аллеломорф  $A_2$  вообще должен исчезнуть.

## ДИНАМИКА НЕЙТРАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Модели микроэволюции менделевских популяций обладают рядом свойств, общих с моделями динамики любых неоднородных популяций. Часть этих свойств перечислена в главе 2, а их более подробной характеристике посвящен последний параграф главы 4. Особенности уравнений популяционной генетики позволяют развить для них методы исследования, позволяющие сформировать единый взгляд на совокупность процессов, которые сопровождают перестройку генетической структуры популяций. Рассмотрению таких общих теоретических вопросов динамики менделевских популяций и посвящена настоящая глава. Развитые в ней положения относятся ко всем моделям популяционной генетики, построенным в главе 4, да и не только к ним. Подавляющее большинство результатов применимо также к другим моделям динамики нейтральных биологических популяций, а точнее говоря, к конкурентным, консервативным или симбиотическим популяциям.

По своему содержанию эта глава распадается на две относительно самостоятельные части. В первых трех параграфах содержится анализ специфических особенностей поведения траекторий популяционных уравнений в фазовом пространстве. Заключительные параграфы главы посвящены приложению полученных в первой части результатов к исследованию популяционно-генетических моделей.

Изученная в предыдущей главе однолокусная полиаллельная популяция дает нам пример одной из простых моделей такого рода. С другой стороны, однолокусная модель является в некотором смысле базовой. Многие из ее свойств с соответствующими усложнениями переносятся также на общий случай.

В этой главе, так же как и в предыдущей, мы будем постоянно обращаться к результатам, изложенным в приложении 1.

### § 7.1. Равновесные структуры популяций

В соответствии с представлениями, развитыми в главе 2, основная динамическая модель нейтральной популяции имеет вид

$$\left. \begin{aligned} \dot{p}_i &= f_i(p) - p_i g(p) \quad (i = 1, 2, \dots, n), \\ g(p) &= \sum_{i=1}^n f_i(p). \end{aligned} \right\} \quad (7.1)$$

В том случае, когда популяция является восстанавливающей и  $f_i(p_1, p_2, \dots, p_{i-1}, 0, p_{i+1}, \dots, p_n) = 0$ , эти уравнения могут быть записаны в специальной форме:

$$\left. \begin{aligned} \dot{p}_i &= p_i [g_i(p) - g(p)] \quad (i = 1, 2, \dots, n), \\ g(p) &= \sum_{i=1}^n p_i g_i(p), \end{aligned} \right\} \quad (7.2)$$

где  $f_i(p) = p_i g_i(p)$ , а функции приспособленностей групп  $g_i(p)$  не имеют особенностей при  $p_i = 0$ .

Преобразуем эти уравнения к несколько более удобной для дальнейших исследований форме. С этой целью рассмотрим матрицы Якоби функций  $f_i(p)$  и  $g_i(p)$ , входящих в системы (7.1) и (7.2). Обозначим их соответственно  $F(p)$  и  $G(p)$ :

$$F(p) = \left\| \frac{\partial f_i(p)}{\partial p_j} \right\| = \| f_{ij}(p) \|_{n \times n}, \quad (7.3)$$

$$G(p) = \left\| \frac{\partial g_i(p)}{\partial p_j} \right\| = \| G_{ij}(p) \|_{n \times n}. \quad (7.4)$$

Биологически матрицу  $G(p)$  можно интерпретировать как матрицу взаимодействия групп особей в популяции:

ее элемент  $G_{ij}(p) = \frac{\partial g_i(p)}{\partial p_j}$  характеризует изменение скорости

роста числа особей  $i$ -й группы, вызванное изменением частоты  $j$ -й группы. Назовем поэтому  $G(p)$  матрицей популяционных взаимодействий. Матрицу  $F(p)$  будем называть матрицей популяционных переходов. Между  $G(p)$  и

$F(p)$  имеется простая связь. Дифференцируя соотношение

$$f_i(p) = p_i g_i(p),$$

получим

$$\frac{\partial f_i}{\partial p_j} = p_i \frac{\partial g_i}{\partial p_j} + \delta_{ij} g_i,$$

где  $\delta_{ij}$  — символ Кронекера. Поэтому, обозначая диагональную матрицу  $\text{diag}\{p_1, p_2, \dots, p_n\}$  через  $P$ , найдем

$$F = PG + \text{diag}\{g_i(p)\}. \quad (7.5)$$

Если  $P$  — неособенная матрица, то последняя формула допускает обращение

$$G = P^{-1}(F - \text{diag}\{g_i(p)\}). \quad (7.6)$$

Отметим теперь следующее. Для всех построенных в главе 4 моделей микроразвития менделевских популяций функции перехода  $f_i(p)$  являются однородными формами первого или второго порядка \*). Учитывая это, можно записать системы уравнений  $((s^{\text{вс}} - 1)Y.2)$  так, чтобы в них входили только матрицы  $F(p)$  и  $G(p)$ .

Воспользуемся для этого тождеством Эйлера [12], которому удовлетворяют однородные функции

$$f_i(p) = \frac{1}{k} \sum_{j=1}^n \frac{\partial f_i(p)}{\partial p_j} p_j = \frac{1}{k} \sum_{j=1}^n f_{ij}(p) p_j, \quad (7.7)$$

$$g_i(p) = \frac{1}{k-1} \sum_{j=1}^n \frac{\partial g_i(p)}{\partial p_j} p_j = \frac{1}{k-1} \sum_{j=1}^n G_{ij}(p) p_j, \quad (7.8)$$

где через  $k$  обозначен порядок форм  $f_i(p)$ . Порядок однородных форм  $g_i(p)$ , как очевидно, на единицу меньше. Подставляя соотношения (7.7) и (7.8) в (7.1) и (7.2), получим

$$\dot{p}_i = \frac{1}{k} \left( \sum_{j=1}^n f_{ij}(p) p_j - p_i \sum_{l=1}^n \sum_{j=1}^n f_{lj}(p) p_j \right) \quad (i = 1, 2, \dots, n) \quad (7.9)$$

\*) Как показано в приложении 1 (см. замечание 1), любую непрерывно дифференцируемую функцию на симплексе можно привести к однородной форме. Поскольку нас будут интересовать только траектории системы (7.1) (или (7.2)), расположенные на  $\sigma$ , то допущение однородности не является ограничивающим для любых нейтральных популяций.

И

$$\dot{p}_i = \frac{p_i}{k-1} \left[ \sum_{j=1}^n G_{ij}(p)p_j - \sum_{l=1}^n \sum_{j=1}^n G_{lj}(p)p_l p_j \right] \quad (i = 1, 2, \dots, n). \quad (7.10)$$

Заметим, что рассмотрение уравнений в форме (7.10) допустимо только в случае  $k \neq 1$ . Перепишем системы (7.9) и (7.10) в матричной форме:

$$\dot{p}_i = \frac{1}{k} [(p, F_{i\cdot}) - p_i g(p)] \quad (i = 1, 2, \dots, n) \quad (7.11)$$

И

$$\dot{p}_i = \frac{p_i}{k-1} [(p, G_{i\cdot}) - (p, Gp)] \quad (i = 1, 2, \dots, n), \quad (7.12)$$

где  $F_{i\cdot}$ ,  $G_{i\cdot}$  —  $i$ -е строки соответственно матриц  $F$  и  $G$ ,  $g(p) = (p, Gp)$  — приспособленность популяции.

Сопоставим уравнения (7.11) и (7.12) с уравнениями однолокусной популяции. Поскольку для нее  $f_i(p) = p_i \sum_{j=1}^n g_{ij} p_j$ , а  $g_i(p) = \sum_{j=1}^n g_{ij} p_j$ , то элементы матрицы  $F$  определяются в этом случае равенствами

$$f_{ij}(p) = p_i g_{ij} + \delta_{ij} \sum_{l=1}^n g_{il} p_l, \quad (7.13)$$

а элементы матрицы  $G(p)$  постоянны и равны коэффициентам приспособленности  $g_{ij}$ . Таким образом, матрица популяционных взаимодействий  $G(p)$  для однолокусной популяции постоянна и совпадает с матрицей приспособленностей. Для дальнейшей теории этот факт имеет принципиальное значение, поскольку он позволяет перенести на общий случай многие результаты, полученные нами ранее при исследовании однолокусной модели.

Перейдем к изучению положений равновесия систем уравнений динамики нейтральных популяций. Будем предполагать, следуя приложению 1, что правые части системы (7.1) таковы, что при  $p(0) \in \sigma$  обеспечивается существование и единственность решения задачи Коши на отрезке  $[0, \tau]$ ,  $\tau > 0$ . Кроме того, в соответствии с условиями (П.2)

функции  $f_i(p)$  должны удовлетворять неравенствам

$$f_i(p_1, p_2, \dots, p_{i-1}, 0, p_{i+1}, \dots, p_n) \geq 0.$$

Отметим, что для всех рассматриваемых в книге моделей микроэволюции менделевских популяций эти допущения выполнены. В соответствии с теоремой 1 приложения 1 и ее следствиями решение системы (7.1) неограниченно продолжимо и при всех  $t \geq 0$  не выходит за пределы симплекса. Это означает, что симплекс  $\sigma$  является полуинвариантным множеством рассматриваемой системы. Как показано в приложении 1 такие системы всегда имеют хотя бы одно положение равновесия на  $\sigma$ . Уравнения для координат положения равновесия получим, приравняв нулю правые части уравнений

$$f_i(\hat{p}) - \hat{p}_i g(\hat{p}) = 0 \quad (i = 1, 2, \dots, n). \quad (7.14)$$

Можно выделить два возможных типа решения этой системы. Первый из них соответствует тому случаю, когда все  $\hat{p}_i$  положительны. Используя это обстоятельство и то, что  $f_i(p) = p_i g_i(p)$ , запишем (7.14) в эквивалентной форме

$$g_i(\hat{p}) = g(p). \quad (7.15)$$

Такая ситуация соответствует наличию в популяции равновесного положения, в котором представлены все без исключения группы особей во всех классах. Из соотношения (7.15) вытекает, что если популяция находится в этом стационарном состоянии, то функции приспособленностей всех групп  $g_i(p)$  равны между собой и равны приспособленности популяции  $g(p)$ .

Другой случай имеет место, когда часть координат  $\hat{p}_i$  обращается в нуль. Это соответствует такому положению равновесия, в котором некоторые группы особей в популяции отсутствуют. При этом вместо выражения (7.15) имеем

$$\left. \begin{aligned} f_l(\hat{p}) &= 0, \quad l \in L, \\ g_i(\hat{p}) &= g(\hat{p}), \quad i \in \bar{L}. \end{aligned} \right\} \quad (7.16)$$

В обоих случаях переменные  $\hat{p}_i$  неотрицательны и удовлетворяют условию нормировки

$$\hat{p}_i \geq 0, \quad \sum_{i=1}^n \hat{p}_i = 1.$$



Подчеркнем следующее обстоятельство. Как указывалось в § 2.4 главы 2, функции приспособленностей  $g_l(p)$  могут иметь особенность при  $p_l = 0$ , а соответствующие функции переходов  $f_l(p)$  всегда конечны. Это обстоятельство делает предпочтительной запись уравнений равновесия, соответствующих  $p_l = 0$  в терминах функций переходов. Однако в тех случаях, когда популяция не восстанавливает все свои группы (т. е. является невосстанавливающей), функции переходов принимают вид

$$f_l(p) = p_l g_l(p) \quad (l = 1, 2, \dots, n), \quad (7.17)$$

где значение  $g_l(p_1, p_2, \dots, p_{l-1}, 0, p_{l+1}, \dots, p_n)$  конечно.

Ясно, что первая группа уравнений (7.24) выполняется при этом автоматически. Именно такая ситуация встречалась при анализе модели однолокусной популяции.

Примем далее не очень обременительное допущение о том, что функции переходов  $f_i(p)$  являются аналитическими на  $\sigma$ . Именно такими, разумеется, являются  $f_i(p)$  для всех моделей главы 4.

Важный результат относительно возможных положений равновесия для этого случая дается теоремой 5 приложения 1. Оказывается, что при выполнении условия грубости модели каждое равновесное значение  $\hat{p}$  системы (7.1) либо расположено во внутренней точке симплекса, либо принадлежит его отделяющейся грани. Рассмотрим поэтому свойство отделимости. Применительно к системе (6.1) это понятие уже рассматривалось в главе 6. Оказалось, что для модели однолокусной популяции все грани являются отделяющимися. В общем случае это, разумеется, не так.

Пусть на некоторой грани  $\sigma^L = \{p \mid p_l = 0, l \in L; p_i \geq 0, i \in \bar{L}; \sum_{i \in \bar{L}} p_i = 1\}$  функции перехода для всех  $l$ , входящих в множество  $L$ , тождественно обращаются в нуль

$$f_l(p) \equiv 0, p \in \sigma^L, l \in L. \quad (7.18)$$

Тогда, как очевидно, любая отвечающая  $t \geq 0$  полутраектория системы (7.1) с начальным условием, принадлежащим  $\sigma^L$ , целиком расположена на этой грани. Иными словами, если грань отделяется, то из  $p(0) \in \sigma^L$  следует, что при всех  $t \geq 0$ ,  $p(t) \in \sigma^L$ ; уравнения (7.1) для

номеров  $l$  из  $L$  удовлетворяются при этом автоматически, а оставшиеся уравнения могут рассматриваться как независимая система:

$$\dot{p}_i = f_i(p \in \sigma^L) - p_i g(p \in \sigma^L), \quad i \in \bar{L}. \quad (7.19)$$

Поэтому выполнение условия (7.18) свидетельствует о том, что система (7.19) и грань  $\sigma^L$  являются отделяющимися.

Отметим, что понятие отделимости является более общим, чем свойство невозстановливаемости групп в популяции. Его биологический смысл станет весьма наглядным, если рассмотреть, например, однолокусную популяцию, особи которой обитают в разных экологических нишах. Гаметы  $A_i$  любого типа здесь восстановимы за счет перемещения особей из ниши в нишу. В то же время грань, отвечающая совокупности гамет какого-либо типа во всех нишах, оказывается отделяющейся (если, например, при  $t = 0$  численности гамет  $A_i$  во всех нишах нулевые, то гамета  $A_i$  в популяции не появится при всех  $t > 0$ ). Аналогичная ситуация имеет место и в случае популяции с половой структурой.

В соответствии с теоремой 5 приложения 1 и ее следствием можно предложить следующий порядок отыскания всех равновесных структур популяции  $\hat{p}$ .

1. Положим в векторе  $p$  часть координат ( $l \in L$ ) равными нулю и проверим, выполняются ли соотношения

$$\left. \begin{aligned} f_i(p \in \sigma^L) &\equiv 0, \quad i \in L, \\ f_i(p \in \sigma) &> 0, \quad i \in \bar{L}. \end{aligned} \right\} \quad (7.20)$$

2. Если условия (7.20) выполняются, то для отыскания положительных компонент  $\hat{p}$  следует рассмотреть систему

$$g_i(\hat{p} \in \sigma^L) = g(\hat{p} \in \sigma^L), \quad i \in \bar{L}. \quad (7.21)$$

Равновесная точка  $\hat{p} \in \sigma^L$  существует, если эта последняя имеет решение, удовлетворяющее условиям

$$\hat{p}_i > 0, \quad i \in \bar{L}; \quad \sum_{i \in \bar{L}} p_i = 1.$$

В заключение этого параграфа сошлемся на теорему 4 приложения 1, позволяющую оценить минимальное число точек покоя системы (7.1).

### § 7.2. Устойчивость равновесных структур популяции в малом

В этом параграфе решается задача определения условий устойчивости особых точек общей динамической модели (7.1), (7.2) популяций, развивающихся в нейтральной среде. Так же как и в § 6.3, подход здесь основан на исследовании уравнений, линеаризованных вблизи положений равновесия системы. Такой подход, как уже указывалось, позволяет получить необходимые и достаточные условия устойчивости в малой окрестности особых точек, а в ряде случаев также дать биологическую интерпретацию найденных условий. Развиваемые здесь методы исследования дают возможность распространить многие результаты § 6.3 на случай общей популяционной модели (7.1).

Итак, рассмотрим систему нелинейных дифференциальных уравнений (7.1)

$$\dot{p}_i = f_i(p) - p_i g(p) \quad (i = 1, 2, \dots, n),$$

$$g(p) = \sum_{i=1}^n f_i(p),$$

допускающую первый интеграл,

$$\sum_{i=1}^n p_i = 1.$$

Пусть  $\hat{p}$  — равновесный вектор, принадлежащий некоторой грани  $\sigma^L$ . В предыдущем параграфе показано, что грань  $\sigma^L$  должна быть отделяющейся. Перепишем уравнения динамики в виде двух подсистем:

$$\dot{p}_l = f_l(p) - p_l g(p), \quad l \in L, \quad (7.22)$$

и

$$\dot{p}_i = f_i(p) - p_i g(p), \quad i \in \bar{L}, \quad (7.23)$$

из которых первая соответствует нулевым равновесным частотам, а вторая — положительным.

В приложении 1 показано, что подсистема (7.22) после линеаризации отделяется (см. теоремы 6, 7). Однако, имея в виду важность указанного обстоятельства, дадим здесь другое доказательство этого свойства подсистемы (7.22). С точностью до малых второго порядка для функций

перехода  $f_l(p) = f_l(\hat{p} + \xi)$  имеем

$$f_l(\hat{p} + \xi) = f_l(\hat{p}) + \sum_{j=1}^n \hat{f}_{lj} \xi_j + \dots$$

где, как и ранее, через  $\hat{f}_{ij}$  обозначены частные производные  $\partial f_i / \partial p_j$  в точке  $p = \hat{p}$ , а через  $\xi_i$  — отклонения частот от равновесных. В силу первой группы соотношений (7.16) имеем

$$f_l(\hat{p} + \xi) = \sum_{j=1}^n \hat{f}_{lj} \xi_j + \dots \quad (7.24)$$

Покажем, что сумма в правой части (7.24) может быть приведена к такой форме, в которой слагаемые с номерами из  $\bar{L}$  отсутствуют. Выделим для этого в (7.24) две части

$$f_l(\hat{p} + \xi_j) = \sum_{j \in L} \hat{f}_{lj} \xi_j + \sum_{j \in \bar{L}} \hat{f}_{lj} \xi_j + \dots \quad (7.25)$$

Пусть в начальный момент времени изображающая точка находится на грани симплекса

$$\sigma^L = \{p \mid p_l = 0, l \in L; p_i > 0, i \in \bar{L}\}.$$

Тогда все  $\xi_l = 0, l \in L$ , а для остальных переменных выполнено условие нормировки,  $\sum_{j \in \bar{L}} \xi_j = 0$ . Условия невыхода траекторий системы из симплекса требуют, чтобы было выполнено неравенство

$$f_l(\hat{p} + \xi) |_{\xi_l=0; l \in L} \geq 0. \quad (7.26)$$

Так как знак переменных  $\xi_j$  произволен, последнее возможно тогда и только тогда, когда все  $f_{lj}, j \in \bar{L}$ , одинаковы, т. е.

$$f_l(\hat{p} + \xi) |_{\xi_l=0; l \in L} = \sum_{j \in \bar{L}} \hat{f}_{lj} \xi_j + \dots = \Theta_l \sum_{j \in \bar{L}} \xi_j + \dots,$$

где  $\Theta_l = \hat{f}_{lj}, j \in \bar{L}, l \in L$ .

Подставляя в выражение (7.25) вместо  $\hat{f}_{lj}, j \in \bar{L}$ , величины  $\Theta_l$ , получим

$$f_l(\hat{p} + \xi) = \sum_{j \in L} \hat{f}_{lj} \xi_j + \Theta_l \sum_{j \in \bar{L}} \xi_j + \dots$$

В силу условия нормировки для частот имеем

$$\sum_{j \in L} \xi_j = - \sum_{j \in L} \xi_j,$$

откуда с точностью до величин второго порядка малости получим

$$f_l(\hat{p} + \xi) = \sum_{j \in L} (\hat{f}_{lj} - \Theta_l) \xi_j. \quad (7.27)$$

Воспользуемся еще раз условием невыхода траекторий, но теперь уже из грани симплекса

$$\sigma_l = \{p \mid p_l = 0, p_i > 0, i \neq l\}.$$

В силу неотрицательности всех  $\xi_j$ ,  $j \in L$ , нетрудно видеть, что все коэффициенты линейной формы (7.27), кроме  $l$ -го, должны быть неотрицательными:

$$\hat{f}_{lj} - \Theta_l \geq 0; \quad l, j \in L, \quad l \neq j.$$

Таким образом, у матрицы  $F^L$ , составленной из величин  $\hat{f}_{lj} - \Theta_l$ , т. е.

$$F^L = \|\hat{f}_{lj} - \Theta_l\|, \quad i, j \in L,$$

все недиагональные элементы неотрицательны. Учитывая изложенное, запишем уравнения первого приближения для переменных  $p_l$  в виде

$$\dot{\xi}_l = \sum_{j \in L} (\hat{f}_{lj} - \Theta_l) \xi_j - \xi_l \hat{g}, \quad l \in L, \quad (7.28)$$

где  $\hat{g} = g(\hat{p})$  — равновесная приспособленность популяции.

Отметим следующее обстоятельство. Для большинства конкретных моделей популяционной генетики все величины  $\Theta_l$  равны нулю. Поэтому будем в дальнейшем для уравнений первого приближения использовать упрощенную запись

$$\dot{\xi}_l = \sum_{j \in L} \hat{f}_{lj} \xi_j - \xi_l \hat{g}, \quad l \in L, \quad (7.29)$$

полагая, что если среди величин  $\Theta_l$  есть ненулевые, то они уже учтены в коэффициентах  $\hat{f}_{lj}$ . Очевидно, что

отмеченное выше свойство неотрицательности недиагональных элементов матрицы  $F^L$  будет теперь относиться к элементам матрицы

$$F^L = \|\hat{f}_{ij}\|, \quad i, j \in L.$$

Из вида выражений (7.29) следует, что уравнения первого приближения для переменных  $\xi_i$  отделяются и могут быть исследованы независимо. Подобный факт уже имел место в случае однолокусной модели, когда характеристическая матрица уравнения типа (7.29) была диагональной. Линеаризация второй подсистемы, т. е. уравнений (7.23) дает

$$\dot{\xi}_i = \sum_{j=1}^n \hat{f}_{ij} \xi_j - \sum_{j=1}^n \hat{p}_i \vartheta_j \xi_j - \hat{g} \xi_i, \quad i \in \bar{L},$$

где

$$\vartheta_j = \sum_{k=1}^n \hat{f}_{kj}.$$

Итак, окончательно имеем следующую систему уравнений, линеаризованных вблизи равновесия  $\hat{p} \in \sigma^L$ :

$$\left. \begin{aligned} \dot{\xi}_l &= \sum_{j \in L} \hat{f}_{lj} \xi_j - \hat{g} \xi_l, \quad l \in L, \\ \dot{\xi}_i &= \sum_{j=1}^n (\hat{f}_{ij} - \hat{p}_i \vartheta_j) \xi_j - \hat{g} \xi_i, \quad i \in \bar{L}. \end{aligned} \right\} \quad (7.30)$$

Ей соответствуют уравнения (П.11) и (П.12). Применим к анализу устойчивости теорему 7. В соответствии с замечанием 3 свободный параметр  $\alpha$  здесь может быть принят равным нулю. Поэтому для устойчивости (7.30) достаточно (а в силу грубости модели и необходимо), чтобы:

1) собственные значения матрицы  $F^L - \hat{g}I$  имели отрицательные вещественные части;

2) все, кроме одного, собственные значения матрицы  $F^{\bar{L}} - \hat{g}I$  имели отрицательные вещественные части, причем это последнее собственное значение матрицы  $F^{\bar{L}} - \hat{g}I$  равно  $(k-1)\hat{g}$ , где  $k$  — порядок однородности функций  $f_i(p)$ .

Напомним, что здесь через  $F^L$  и соответственно  $F^{\bar{L}}$  обозначены подматрицы матрицы  $F = \|\hat{f}_{ij}\|_{n \times n}$ , причем первая из них получается из  $F$  вычеркиванием строк и столбцов с номерами  $i \in L$ , а вторая — путем вычеркивания строк и столбцов с номерами  $i \in \bar{L}$ .

Дополнительно отметим, что так как  $\hat{f}_{ij} \geq 0$ ,  $i, j \in L$ ,  $i \neq j$ , то решение вопроса об устойчивости матрицы  $F^L - \hat{g}I$  дается теоремой Котелянского [2], которая утверждает, что для того чтобы собственные значения такой матрицы имели отрицательные вещественные части, необходимо и достаточно, чтобы ее последовательные главные миноры имели знак  $(-1)^k$ , где  $k$  — порядок минора. Отсюда, в частности, вытекает простое необходимое условие устойчивости

$$\hat{g} > f_{ii}, \quad i \in L. \quad (7.31)$$

В заключение отметим, что структура условий устойчивости отражает тот факт, что в случае, когда часть координат вектора  $\hat{p}$  равна нулю, движение линеаризованной системы происходит вблизи грани симплекса  $\sigma^L$ . Собственные значения матрицы  $F^L - \hat{g}I$  соответствуют движению непосредственно на этой грани, т. е. движению в гиперплоскости некоторого симплекса меньшей размерности, а собственные значения матрицы  $F^{\bar{L}} - \hat{g}I$  характеризуют движение при выходе из грани. В ряде частных моделей оказывается, что полутривиальные равновесия  $\hat{p}$  оказываются полуустойчивыми: для них движение по грани является устойчивым, а выход из нее приводит к потере устойчивости или, наоборот, при выходе из грани траектории стремятся к равновесному значению на грани, а движение по самой грани является неустойчивым. С примерами таких полуустойчивых состояний мы уже сталкивались в главе 6.

Мы исследовали устойчивость основной системы уравнений нейтральных популяций, которая имеет вид (7.1). В то же время в главе 2 отмечалось, что часто в популяциях выделяются классы особей. В главе 4 мы привели примеры популяций, в которых целесообразно выделить такие классы. При этом в популяциях, разделяющихся на классы, можно, кроме абсолютных, ввести относительные частоты, характеризующие концентрацию некоторой  $i$ -й группы внутри  $\gamma$ -го класса. Если оказывается, что правые части

уравнений динамики могут быть выражены через эти относительные частоты, то мы говорим, что классы разделяются. В таком случае движение системы происходит не на симплексе, а на некотором линейном многообразии

$$\sigma_{\Sigma} = \left\{ q \mid q_i^{\nu} \geq 0, \sum_{i=1}^{n_{\nu}} q_i^{\nu} = 1 \ (v = 1, 2, \dots, \rho) \right\},$$

а система имеет  $\rho$  первых интегралов движения

$$\sum_{i=1}^{n_{\nu}} q_i^{\nu}(t) = 1 \quad (v = 1, 2, \dots, \rho). \quad (7.32)$$

К системам с разделяющимися классами относятся уравнения, описывающие динамику популяций, обладающих половой структурой. Однако в популяциях, находящихся под воздействием отбора и миграций, классы не разделяются.

Рассмотрим теперь коротко те особенности, которые возникают при исследовании систем с разделяющимися классами. Поскольку между переменными, характеризующими абсолютные и относительные частоты, имеется связь (4.118)

$$q_i^{\nu} = \frac{P_i^{\nu}}{n_{\nu} \sum_{j=1}^{n_{\nu}} P_j^{\nu}},$$

то уравнения с разделяющимися классами всегда могут быть приведены к форме (7.1). Поэтому ясно, что все полученные результаты применимы и к этому случаю. Однако при таком подходе теряется часть условий, определяемых специфичностью системы — наличием  $\rho$  интегралов движения (7.32). Учет этих условий позволяет записать критерии устойчивости в форме, несколько отличной от предыдущей. Выпишем здесь эти условия без вывода, поскольку он почти дословно повторяет все выкладки, соответствующие случаю систем с неразделяющимися классами.

Уравнения динамики нейтральных популяций, разделенных на классы, записанные в относительных частотах,



имеют вид

$$\left. \begin{aligned} \dot{q}_i^v &= f_i^v(q) - q_i^v g^v(p) \quad (i = 1, 2, \dots, n_v), \\ g^v(q) &= \sum_{i=1}^{n_v} f_i^v(q) \quad (v = 1, 2, \dots, \rho), \end{aligned} \right\} \quad (7.33)$$

или

$$\left. \begin{aligned} \dot{q}_i^v &= q_i^v [g_i^v(q) - g^v(q)] \quad (i = 1, 2, \dots, n_v), \\ g^v(q) &= \sum_{i=1}^{n_v} g_i^v(q) q_i^v \quad (v = 1, 2, \dots, \rho). \end{aligned} \right\} \quad (7.34)$$

В данном случае можно, как и ранее, ввести матрицу популяционных переходов

$$F(q) = \left\| \frac{\partial f_i^v(q)}{\partial q_i^n} \right\| = \| f_{ij}^{vn}(q) \|_{n \times n}$$

и матрицу популяционных взаимодействий

$$G(q) = \left\| \frac{\partial g_i^v(q)}{\partial q_j^n} \right\| = \| G_{ij}^{vn}(q) \|_{n \times n},$$

где, очевидно,  $n = \sum_{v=1}^{\rho} n_v$  — размерность системы.

Рассматривая произвольное равновесное состояние системы (7.33) (или (7.31)), упорядочим переменные следующим образом: для любых вектора  $a$  и матрицы  $A$  примем:

$$a = \{a_1, a_2, \dots, a_n\}^T = \{a_{11}^1, a_2^1, \dots, a_{n_1}^1, a_1^2, \dots, a_{n_\rho}^\rho\}^T, \quad (7.35)$$

$$A = \left\| \begin{array}{cccc} a_{11} & \dots & a_{1n} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{n1} & \dots & a_{nn} \end{array} \right\| = \left\| \begin{array}{cccccc} a_{11}^{11} & \dots & a_{1n_1}^{11} & a_{11}^{12} & \dots & a_{1n_\rho}^{1\rho} \\ \vdots & & \vdots & \vdots & & \vdots \\ a_{n_1 1}^{11} & \dots & a_{n_1 n_1}^{11} & a_{n_1 1}^{12} & \dots & a_{n_1 \rho}^{1\rho} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{n_\rho 1}^{\rho 1} & \dots & a_{n_\rho n_1}^{\rho 1} & a_{n_\rho 1}^{\rho 2} & \dots & a_{n_\rho \rho}^{\rho \rho} \end{array} \right\|. \quad (7.36)$$

Тогда координаты произвольного равновесного вектора, для которого

$$\hat{q}_i^v = 0, \quad l \in L_v; \quad \hat{q}_i^v > 0, \quad i \in \bar{L}_v \quad (v = 1, \dots, n),$$

так же как и ранее, могут быть объединены в две группы:

$$\hat{q}_l = 0, \quad l \in L; \quad \hat{q}_i > 0, \quad i \in \bar{L},$$

а уравнения для  $\hat{q}_k$  ( $k = 1, \dots, n$ ) записаны в виде, аналогичном (7.16). Точно так же, как и в предыдущем случае, но с заменой  $p_k$  на  $q_k$  могут быть образованы матрицы

$$\hat{F}^L = \| f_{ij}(\hat{q}) \|, \quad i, j \in L,$$

и

$$\hat{F}^{\bar{L}} = \| f_{ij}(\hat{q}) \|, \quad i, j \in \bar{L}.$$

Условия устойчивости записываются в терминах этих матриц и формулируются следующим образом.

Для асимптотической устойчивости системы (7.33) с разделяющимися классами необходимо и достаточно, чтобы все собственные значения матрицы  $\hat{F}^L - \hat{g}I$ , а также  $m(\bar{L}) - \rho$  собственных значений матрицы  $\hat{F}^{\bar{L}} - \hat{g}I$  имели отрицательные вещественные части. При этом среди собственных значений матриц и  $\hat{F}^{\bar{L}} - \hat{g}I$  всегда имеется  $\rho - 1$  нулевых (где  $m(\bar{L})$  — число элементов множества  $\bar{L}$ ).

### § 7.3. Устойчивость равновесных структур популяций в большом

Использование рассмотренных в предыдущем параграфе уравнений первого приближения, позволяющих получить необходимые и достаточные условия устойчивости равновесных генетических структур, не дает возможности оценить области притяжения равновесной точки в фазовом пространстве. Поэтому здесь мы остановимся на методе, основанном на использовании функций Ляпунова, специально сконструированных для уравнений типа (7.1). В этом параграфе, следуя приложению 1, мы построим знакоопределенную функцию  $V(\xi)$  и установим условия, при соблюдении которых производная по времени от этой функции на траекториях системы (7.1) является знакоопределенной (или знакопостоянной) и имеет знак, противоположный  $V(\xi)$ . В силу теорем Ляпунова [5] при вы-

полнении этих условий невозмущенное движение системы устойчиво в большом. Кроме того, будут также выявлены случаи, когда, пользуясь прямым методом Ляпунова, можно получить необходимые и достаточные условия устойчивости. Как и в § 7.2, мы часто будем пользоваться аналогией с однолокусной моделью, для которой исследование устойчивости в большом выполнено в § 6.4.

Пусть  $\hat{p}$  — равновесный вектор системы (7.1). Произведем замену переменных  $p = \hat{p} + \xi$ . Уравнения (7.1) примут вид

$$\left. \begin{aligned} \dot{\xi}_i &= f_i^*(\xi) - (\hat{p} + \xi) g^*(\xi), \\ g^*(\xi) &= \sum_{i=1}^n f_i^*(\xi), \end{aligned} \right\} \quad (7.37)$$

где

$$f_i^*(\xi) = f_i(\hat{p} + \xi), \quad g^*(\xi) = g(\hat{p} + \xi).$$

Новые переменные удовлетворяют условию

$$\sum_{i=1}^n \xi_i = 0 \quad (7.38)$$

и ограничениям  $-\hat{p}_i \leq \xi_i \leq 1 - \hat{p}_i$ , т. е. движение системы происходит на множестве  $\Xi = \left\{ \xi \mid \sum_{i=1}^n \xi_i = 0, -\hat{p}_i \leq \xi_i \leq 1 - \hat{p}_i \right\}$ .

Выберем функцию Ляпунова, так же как и в § 6.3, в виде следующей знакоопределенно положительной функции (см. соотношение (П.25) приложения 1):

$$V(\xi) = \sum_{i=1}^n \xi_i - \sum_{i=1}^n \hat{p}_i \ln \frac{(\hat{p}_i + \xi_i)}{\hat{p}_i}, \quad (7.39)$$

имеющей абсолютный минимум на  $\Xi$  в точке  $\xi = 0$ , всюду конечной во внутренних точках  $\Xi$  и обращающейся в  $+\infty$  на границах  $\Xi$ . Производная  $\dot{V}(\xi)$  в силу уравнений движения (7.37) равна

$$\dot{V}(\xi) = - \sum_{i=1}^n \left( \frac{\hat{p}_i \dot{\xi}_i}{\hat{p}_i + \xi_i} - \dot{\xi}_i \right) = \sum_{i=1}^n \frac{\xi_i \dot{\xi}_i}{\hat{p}_i + \xi_i}. \quad (7.40)$$

Подставив сюда значения для  $\xi_i$  из уравнений (7.37), получим

$$\dot{V}(\xi) = \sum_{i=1}^n \frac{f_i^*(\xi) \xi_i}{\hat{p}_i + \xi_i} - g^*(\xi) \sum_{i=1}^n \xi_i = \sum_{i=1}^n \frac{f_i^*(\xi) \xi_i}{\hat{p}_i + \xi_i}. \quad (7.41)$$

В выражениях (7.40) и (7.41) учтено, что суммы  $\sum_{i=1}^n \xi_i$ ,

так же как  $\sum_{i=1}^n \hat{\xi}_i$ , равны нулю. В общем случае часть координат  $p_i$  в положении равновесия обращается в нуль, так что (7.41) принимает вид

$$\dot{V}(\xi) = \sum_{i \in L} f_i^*(\xi) + \sum_{i \in \bar{L}} \xi_i g_i^*(\xi), \quad (7.42)$$

где введено обозначение

$$g_i^*(\xi) = g_i(\hat{p} + \xi) = \frac{f_i^*(\xi)}{\hat{p}_i + \xi_i}. \quad (7.43)$$

Представляет интерес запись выражения для  $\dot{V}(\xi)$  «в старых переменных», а именно:

$$\dot{V}(p) = \sum_{i \in L} f_i(p) + \sum_{i \in \bar{L}} (p_i - \hat{p}_i) g_i(p).$$

Используя тот факт, что  $g(p) = \sum_{i \in L} f_i(p) + \sum_{i \in \bar{L}} p_i g_i(p)$ ,

получим

$$\dot{V}(p) = g(p) - \sum_{i \in \bar{L}} p_i g_i(p). \quad (7.44)$$

В соответствии с теоремой 10 Приложения 1 знакоотрицательность выражения (7.42) на множестве  $\Xi$ , т. е.

$$\sum_{i \in L} f_i^*(\xi) + \sum_{i \in \bar{L}} \xi_i g_i^*(\xi) \leq 0, \quad \xi \in \Xi, \quad (7.45)$$

или выражения (7.44) на множестве  $\sigma$

$$\sum_{i \in \bar{L}} \hat{p}_i g_i(p) \geq g(p), \quad p \in \sigma, \quad (7.46)$$

и является достаточным условием устойчивости равновесия  $\hat{p}$ .

Отметим, что в условия устойчивости, кроме координат, определяющих равновесные системы, входят только исходные функции модели: функции приспособленностей групп особей  $g_i(p)$  и приспособленность популяции  $g(p)$ .

Поскольку для всех  $i \in L$ ,  $\hat{p}_i = 0$ , а  $g(p) = \sum_{i=1}^n p_i g_i(p)$ , то условие (7.46) можно переписать в виде

$$\sum_{i=1}^n (p_i - \hat{p}_i) g_i(p) \leq 0, p \in \sigma. \quad (7.47)$$

Это означает, что для устойчивости равновесия  $\hat{p}$  достаточно, чтобы было отрицательным скалярное произведение вектора отклонений координат от равновесных  $\xi = p - \hat{p}$  на вектор приспособленностей групп  $\{g_1, g_2, \dots, g_n\}$ .

Проверка неравенств (7.46) или (7.47) для каждой конкретной модели может быть осуществлена путем подстановки в них явных выражений для функций  $g_i(p)$  и  $g(p)$ . В то же время можно получить более конструктивные критерии устойчивости и не конкретизируя вид этих функций. Для этого нужно рассмотреть поведение функции  $\dot{V}(\xi)$  вблизи положения равновесия. Соответствующие условия устойчивости даются соотношениями (П.28), которые являются следствием теоремы 10 приложения 1. Перепишем здесь эти условия, вспоминая, что через  $\hat{f}_{ij}$  обозначены частные производные  $\partial f_i / \partial p_j$  в равновесной точке, а  $G^L$  получается из матрицы популяционных взаимодействий  $G = \left\| \frac{\partial \hat{g}_i}{\partial p_j} \right\|$  путем вычеркивания строк и столбцов с номерами из  $L$ .

Итак, для асимптотической устойчивости положения равновесия системы (7.1) достаточно выполнения следующих неравенств:

$$\left. \begin{aligned} \hat{g} &> \sum_{i \in L} \hat{f}_{ij}, j \in L, \\ (\xi^L, \hat{G}^L \xi^L) &< 0, \xi \in E^L, \xi \neq 0, \end{aligned} \right\} \quad (7.48)$$

где

$$\mathfrak{E}^L = \left\{ \xi \mid \xi_l = 0, l \in L; -\hat{p}_i \leq \xi_i \leq 1 - \hat{p}_i, i \in \bar{L}; \sum_{i \in \bar{L}} \xi_i = 0 \right\}.$$

Первая часть условий означает, что сумма элементов каждого столбца матрицы  $\hat{F}^L$  в равновесной точке должна быть меньше, чем вычисленное в той же точке значение приспособленности популяции  $g(\hat{p})$ . Вторая часть (7.48) есть не что иное, как требование отрицательной знакоопределенности матрицы  $\hat{G}^L$  на  $\mathfrak{E}^L$ .

Все полученные результаты справедливы применительно к системе уравнений (7.1). Для перенесения их на случай разделяющихся классов необходимо дополнительно учесть имеющиеся в системах этого типа условия связи между переменными. Нетрудно видеть, что учет специфики систем (7.33) по сравнению с (7.1) сводится лишь к требованию того, чтобы вторая группа условий устойчивости (7.48) выполнялась не на  $\mathfrak{E}$ , а на множестве, заданном системой  $\rho$  ограничений (7.32).

Условия устойчивости (7.48) переформулируются при этом следующим образом. Положение равновесия  $\hat{p}$  системы (7.33) устойчиво, если выполняются неравенства

$$\left. \begin{aligned} \hat{g}^v &> \sum_{l \in L^v} \sum_{\eta=1}^{\rho} \hat{f}_{lj}^{\eta v}, j \in L^v (v = 1, 2, \dots, \rho), \\ \sum_{v, \eta=1}^{\rho} \sum_{i, j \in \bar{L}^v} G_{ij}^{\eta v}(\hat{p}) \xi_i^v \xi_j^{\eta} &< 0, \xi^v \in \mathfrak{E}^{L^v} (v = 1, 2, \dots, \rho), \xi \neq 0, \end{aligned} \right\} \quad (7.49)$$

где через  $\mathfrak{E}^{L^v}$  обозначено множество

$$\mathfrak{E}^{L^v} = \left\{ \xi^v \mid \xi_l^v = 0, l \in L^v, -\hat{q}_i^v \leq \xi_i^v \leq 1 - \hat{q}_i^v, i \in \bar{L}^v; \sum_{i \in \bar{L}^v} \xi_i^v = 0 \right\}.$$

Для записи второй группы условий (7.49) в виде неравенств Сильвестра можно, воспользовавшись  $\rho$  соотношениями  $\sum_{i \in \bar{L}^v} \xi_i^v = 0$  ( $v = 1, 2, \dots, \rho$ ), исключить из квадра-

тичной формы  $\rho$  переменных  $\xi_i^v$ , т. е. по одной переменной из каждой группы. Запись полученной в результате этого исключения квадратичной формы не представляет труда.

Обсудим теперь вопрос об оценке областей притяжения устойчивых положений равновесия. С биологической точки зрения этот вопрос представляет особый интерес, так как построение или оценка областей притяжения позволяет по структуре популяции, известной в некоторый начальный момент времени, решить вопрос о ее дальнейшем поведении, а также выяснить ее окончательную судьбу. Применение функций Ляпунова позволяет сформулировать условия, при которых некоторая область в пространстве фазовых переменных будет заведомо принадлежать области притяжения. Итак, пусть  $\hat{p}$  — устойчивое положение равновесия, для которого выполнены условия (7.45). Обозначим через  $\Lambda(\hat{p}, \xi)$  не содержащую других особых точек системы (7.1) окрестность  $\hat{p}$ , в которой

$$\dot{V}(\xi) = \sum_{j \in L} f_j^*(\xi) + \sum_{j \in \bar{L}} \xi_j g_j^*(\xi) < 0, \xi \neq 0,$$

а через  $\Lambda_c$  обозначим максимальное множество точек, принадлежащих  $\Lambda(\hat{p}, \xi)$ , таких, что

$$V(\xi \in \Lambda_c) \leq c,$$

где  $c$  — произвольная константа. Тогда любое решение  $\xi(t)$  системы (7.37) с начальными условиями  $\xi(0) \in \Lambda_c$  будет асимптотически стремиться к  $\hat{p}$ , а вся область  $\Lambda_c$  заведомо является областью притяжения этого равновесного состояния. Именно в такой форме и сформулирован этот результат в теореме 10 приложения 1.

**Пример 7.1.** Для иллюстрации высказанных положений дадим оценку области притяжения для тривиальных положений равновесия однолокусных полиаллельных популяций. Пусть для модели (6.1) в положении равновесия  $\hat{p}_k = 1$ ,  $\hat{p}_l = 0$ ,  $l \neq k$ . Условие устойчивости (7.46) записывается в виде

$$\dot{V}(p) = g_k(p) - g(p) \leq 0, p \in \sigma.$$

Граница области  $\Lambda(p)$  определяется уравнением

$$g_k(p) = g(p), p \in \sigma,$$

или в явном виде

$$\sum_{j=1}^n g_{kj} p_j = \sum_{i,j=1}^n g_{ij} p_i p_j,$$

которое задает на  $\sigma$  некоторое многообразие второго порядка. Поверхности уровня функции  $V(p)$ , имеющей в данном случае вид

$$V(p) = -\ln p_k,$$

представляют собой линейное многообразие на  $\sigma$ :

$$p_k = e^{-c}.$$

Область на множестве  $\sigma$ , содержащая устойчивую тривиальную точку и ограничена поверхностями уровня  $p_k = e^{-c}$ , целиком

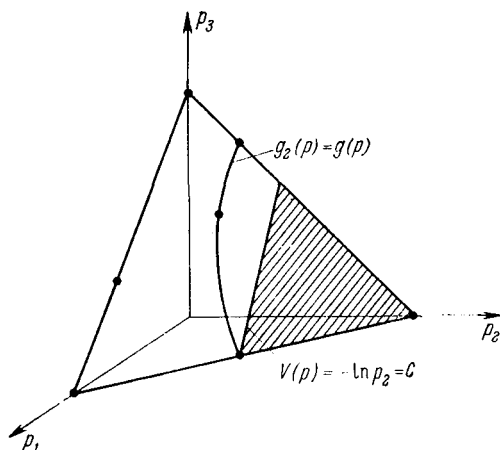


Рис. 7.1.

принадлежащими области  $\Lambda(p)$  и не охватывающими других положений равновесия и является оценкой  $\Lambda_c$  области притяжения  $p$ . Для случая трех переменных вид такой области дан на рис. 7.1, где точками на симплексе отмечены все возможные положения равновесия.

Выше были получены достаточные условия устойчивости особых точек общей системы уравнений, описывающих динамику нейтральных популяций. Как уже отмечалось, применение второго метода Ляпунова в некоторых случаях дает возможность получить не только достаточные, но также и необходимые условия устойчивости. Остановимся на этом вопросе более подробно. Пусть  $\dot{V}(\xi)$  — не



которая функция переменных  $\xi_i$ , вторая производная которой в силу уравнений возмущенного движения знакоопределенна, например положительна, т. е.

$$\ddot{V}(\xi) > 0, \quad (7.50)$$

при всех  $\xi \neq 0$ . Тогда по теоремам Ляпунова и Четаева (см., например, [13]) невозмущенное движение устойчиво, если  $\dot{V}(\xi)$  знакоопределенна и имеет знак, противоположный  $\ddot{V}(\xi)$ , т. е.

$$\dot{V}(\xi) < 0, \quad \xi \neq 0, \quad (7.51)$$

и неустойчиво в тех случаях, когда (7.51) не выполняется. Это означает, что при выполнении (7.50) условие (7.51) необходимо и достаточно для устойчивости невозмущенного движения. Применим эти общие положения к исследованию нашего случая, когда в качестве невозмущенного движения рассматривается произвольное положение равновесия системы (7.1). В качестве функции Ляпунова примем производную функции  $V(\xi)$ , вычисленную в силу уравнений движения:

$$\dot{V} = \sum_{i \in L} \dot{f}_i(\xi) + \sum_{i \in \bar{L}} \xi_i \dot{g}_i(\xi). \quad (7.52)$$

В приложении 1 показано, что в тех случаях, когда матрица  $\hat{F} = \left\| \frac{\partial f_i(p)}{\partial p_j} \right\|_{\hat{p}}$  диагональна, а матрица  $\hat{G} = \left\| \frac{\partial g_i(p)}{\partial p_j} \right\|_{\hat{p}}$  симметрична, соотношение (7.50) для функции  $\dot{V}(\xi)$  вида (7.52) выполняется. Поэтому в соответствии с теоремой 11 для устойчивости положения равновесия системы (7.1) необходимо и достаточно выполнение неравенств

$$\left. \begin{aligned} \hat{g} > \hat{f}_{ll}, \quad l \in L, \\ (\xi^{\bar{L}}, \hat{G}^{\bar{L}} \xi^{\bar{L}}) < 0, \quad \xi^{\bar{L}} \in \mathfrak{E}^{\bar{L}}, \quad \xi^{\bar{L}} \neq 0. \end{aligned} \right\} \quad (7.53)$$

Соотношения (7.53) представляют собой не что иное, как запись условий (7.48), поскольку в данном случае

$$\hat{f}_{lj} = 0 \quad \text{при } l \neq j.$$

Сделаем два замечания. Первое из них касается биологического смысла тех требований, которые при выводе условий (7.89) накладывались на матрицы  $\hat{F}^L$  и  $\hat{G}^{\bar{L}}$ .

Нетрудно видеть, что матрица  $\hat{F}^L$  является диагональной во всех тех случаях, когда группы особей с номерами, принадлежащими множеству  $L$ , невосстановимы. Свойство же симметрии  $\hat{G}^L$  выполняется, в частности, в однолокусном случае тогда, когда матрица приспособленностей для соответствующей подсистемы симметрична. Второе замечание касается связи неравенств (7.53) с необходимыми и достаточными условиями устойчивости в малом, полученными ранее на основе использования линеаризованных уравнений. Нетрудно видеть, что первая группа соотношений в обоих случаях совпадает. Вторая группа условий предыдущего параграфа требует, чтобы все, кроме одного, собственные значения матрицы  $\hat{F}^L - gI = \hat{P}^L \hat{G}^L$  имели отрицательные вещественные части. Но в данном случае можно показать, что знаки собственных значений матриц  $\hat{P}^L \hat{G}^L$  и  $\hat{G}^L$  совпадают. Это является следствием симметрии  $\hat{G}^L$  и положительности  $\hat{P}^L$ , т. е. вторая группа условий для обоих случаев также эквивалентна. Поэтому в случае, когда матрица  $\hat{F}^L$  диагональна, а  $\hat{G}^L$  симметрична, необходимые и достаточные условия устойчивости в малом совпадают с условиями устойчивости системы в большом.

#### § 7.4. Основная теорема естественного отбора

При исследовании устойчивости однолокусных менделевских популяций мы уже сталкивались с тем обстоятельством, что при симметричной матрице приспособленностей  $S = S^T$  приспособленность популяции не убывает на траекториях системы, достигая локального максимума в положении равновесия, т. е.

$$\frac{dg(p)}{dt} = 2s_g^2 \geq 0 \quad \frac{dg(p)}{dt} = 0 \text{ при } p = \hat{p}. \quad (7.54)$$

Это утверждение составляет содержание теоремы Фишера — фундаментальной теоремы естественного отбора [14]. Ее биологическое значение станет ясным, если учесть, что приспособленность популяции определяет темп увеличения ее размера

$$g(p) = \frac{1}{N} \frac{dN}{dt},$$

а факт увеличения приспособленности вдоль траекторий означает, что популяция эволюционирует в направлении возрастания этой величины. Развивая этот подход, С. Райт сформулировал «принцип адаптивных поверхностей» [19, 20], согласно которому приспособленность  $g(p)$  в состояниях устойчивого равновесия принимает максимальные значения. Графически  $g = g(p)$  изображается гиперповерхностью в пространстве  $\{g, p\}$ , а все ее локальные максимумы отвечают точкам устойчивого равновесия.

Теорема Р. Фишера была доказана для частного случая полиаллельных однолокусных популяций с симметричными приспособленностями зигот. В последние годы было выяснено, что для ряда других популяционно-генетических моделей условие возрастания функции  $g(p)$  вдоль траекторий не имеет места [10]. Обнаруженными в этих работах источниками нарушения неравенства (7.54) являлись: учет рекомбинаций, учет дифференциальных гаметопотерь, зависимость приспособленностей зигот от частот и другие факторы. Поэтому, учитывая важность теоремы Р. Фишера для биологических интерпретаций, следует попытаться выяснить общие условия выполнимости неравенства (7.54), не ограничивая себя конкретным типом модели.

Рассмотрим производную функции приспособленностей  $g(p)$ , вычисленную в силу уравнений популяционной динамики (7.1):

$$\dot{g}(p) = (g', f) - g(g'; p), \quad (7.55)$$

где  $g' = \text{grad } g = \left\{ \frac{\partial g}{\partial p_1}, \frac{\partial g}{\partial p_2}, \dots, \frac{\partial g}{\partial p_n} \right\}$ , а через  $f = \{f_1, f_2, \dots, f_n\}$  обозначен вектор, составляющими которого являются функции перехода  $f_i(p)$ .

Наряду с полным изменением приспособленности можно рассматривать изменения  $g(p)$ , вызванные подсистемой (7.19), и говорить о выполнении неравенства (7.54) для отдельных подсистем. Так, например, может оказаться, что для какой-то из подсистем неравенство (7.54) имеет место, в то время как для популяции в целом оно нарушается.

Запишем выражение (7.55) в более подробной форме. При этом мы ограничимся изучением поведения  $g(p)$  на открытом множестве  $\sigma = \{p \mid p_i > 0 \ (i = 1, 2, \dots, n)\}$ ,

$\sum_{i=1}^n p_i = 1$ }, состоящем из всех внутренних точек симплекса. Уравнения для этого случая можно записать в виде (7.2).

Поскольку  $g(p) = \sum_{i=1}^n p_i g_i(p)$ , то

$$\dot{g}(p) = \sum_{i=1}^n g_i \dot{p}_i + \sum_{i,j=1}^n \frac{\partial g_i}{\partial p_j} p_i \dot{p}_j. \quad (7.56)$$

Покажем, что первое слагаемое в правой части полученного соотношения в силу уравнений (7.2) неотрицательно.

Действительно, учитывая, что  $\sum_{i=1}^n \dot{p}_i = 0$ , можно записать

$$\sum_{j=1}^n g_j(p) \dot{p}_j = \sum_{j=1}^n [g_j(p) - g(p)] \dot{p}_j.$$

Принимая во внимание (7.2), получим требуемое неравенство

$$\sum_{j=1}^n g_j(p) \dot{p}_j = \sum_{j=1}^n [g_j(p) - g(p)]^2 p_j \geq 0.$$

Преобразуем теперь выражение (7.56) следующим образом. Добавим и отнимем в правой части выражение

$(k-1) \sum_{j=1}^n g_j(p) \dot{p}_j$  и воспользуемся свойством однородности функций  $g_j(p)$ . Это приведет к равенству

$$\begin{aligned} g(p) &= k \sum_{j=1}^n g_j(p) \dot{p}_j + \sum_{i,j=1}^n \frac{\partial g_i}{\partial p_j} p_i \dot{p}_j - (k-1) \sum_{j=1}^n \dot{p}_j g_j(p) = \\ &= k \sum_{j=1}^n g_j(p) \dot{p}_j + \sum_{i,j=1}^n \left( \frac{\partial g_i}{\partial p_j} - \frac{\partial g_i}{\partial p_i} \right) p_i \dot{p}_j. \end{aligned} \quad (7.57)$$

Как показано выше, первый член в (7.57) всегда положителен. Поэтому для выполнения неравенства (7.54) достаточно, чтобы для функций приспособленности групп

особей были справедливы равенства

$$\frac{\partial g_i}{\partial p_j} = \frac{\partial g_j}{\partial p_i} \quad (i, j = 1, 2, \dots, n). \quad (7.58)$$

В терминах матрицы популяционных взаимодействий последние соотношения принимают вид

$$G_{ij}(p) = G_{ji}(p), \quad (7.59)$$

что биологически означает требование равного взаимодействия групп особей в популяции.

Таким образом, если матрица популяционных взаимодействий симметрична, т. е.

$$G(p) = G^T(p), \quad (7.60)$$

то на всех траекториях системы, проходящих по внутренним точкам симплекса приспособленность популяции не убывает, причем скорость изменения  $g(p)$  может обращаться в нуль лишь в положениях равновесия системы

$$\left. \begin{aligned} \dot{g}(p) &> 0 \text{ при } p \neq \hat{p}, \hat{p} > 0; \\ \dot{g}(p) &= 0 \text{ при } p = \hat{p}. \end{aligned} \right\} \quad (7.61)$$

Пусть теперь общая модель динамики популяций (7.2) такова, что все правые части обращаются в нуль в некоторой точке  $\hat{p} > 0$ . Тогда необходимым и достаточным условием положительной знакоопределенности  $\dot{g}(p)$  в окрестности этой точки является симметричность при  $p = \hat{p}$  матрицы популяционных взаимодействий  $G(p)$ .

Для доказательства справедливости этого утверждения обратим внимание на следующее обстоятельство. Поскольку все рассматриваемые в книге модели обладают свойством «грубости», а свойство симметрии матрицы  $G(p)$  при  $p = \hat{p}$ , как вытекает из предыдущего, является существенным, то ясно, что понятие симметричности в данном случае нуждается в уточнении. Матрицу  $G(\hat{p})$  будем в дальнейшем называть симметричной, если это свойство обусловлено непосредственно внутренней структурой популяции, т. е. если равенство

$$G(\hat{p}) = G^T(\hat{p}) \quad (7.62)$$

сохраняется при малых вариациях параметров, входящих в  $G(\hat{p})$ . Достаточность высказанного утверждения следует

непосредственно из выражения (7.60), поэтому следует остановиться только на его необходимости. Для этого предположим, что  $G(\hat{p})$  несимметрична. Покажем, что в этом случае всегда существуют такие значения  $p$  в окрестности  $\hat{p}$ , что неравенство, входящее в (7.61), нарушается. Рассмотрим поведение  $\dot{g}(p)$  вблизи равновесия. Пусть, как и ранее,  $p_i = \hat{p}_i + \xi_i$ , где  $\hat{p}_i > 0$ . Оставляя только члены первого порядка малости, имеем

$$\dot{g}(\xi) \approx \sum_{j=1}^n v_j \xi_j = \sum_{j=1}^n \left[ \sum_{i=1}^n \alpha_i \hat{p}_i (\hat{G}_{ij} - \kappa_j) \right] \xi_j, \quad (7.63)$$

где

$$\alpha_i = \sum_{k=1}^n (\hat{G}_{ki} - \hat{G}_{ik}) \hat{p}_k,$$

$$\kappa_j = \sum_{l=1}^n \hat{G}_{lj} \hat{p}_l.$$

Очевидно, что линейная форма (7.63) при условии нормировки  $\sum_{j=1}^n \xi_j = 0$  обращается в нуль тогда и только тогда, когда все  $v_j$  равны между собой, т. е. когда вектор  $v = \|v_1, v_2, \dots, v_n\|^T$  ортогонален гиперплоскости  $(e, \xi) = 0$ . В противном случае в окрестности точки  $\xi = 0$  всегда найдется такая область, в которой  $\dot{g}(p) < 0$ . Поэтому для доказательства высказанного утверждения надо показать, что коэффициенты  $v_j$  могут быть все равны между собой лишь в случае, когда  $\hat{G} = \hat{G}^T$ . Очевидно, что при несимметричной матрице  $G$  среди величин  $\alpha_i$  обязательно найдутся различные, т. е. не имеет места тождество

$$\alpha_1 = \alpha_2 = \dots = \alpha_n = \alpha. \quad (7.64)$$

Действительно, учитывая, что в равновесии  $\sum_{k=1}^n \hat{G}_{ik} \hat{p}_k = \hat{g}$ , для  $\alpha_i$  имеем

$$\alpha_i = \sum_{k=1}^n \hat{G}_{ki} \hat{p}_k - \hat{g}. \quad (7.65)$$

Предположим, что  $\hat{G} \neq \hat{G}^T$ , а условие (7.64) выполняется. Из (7.65) вытекает, что в этом случае вектор  $\hat{p}$  является решением системы  $\hat{G}^T \hat{p} = e (\hat{g} + \alpha)$ . Но так как  $(\hat{p}, \hat{G}\hat{p}) = \hat{g}$ , а  $(\hat{p}, e) = 1$ , последнее возможно лишь при  $\alpha = 0$ . Наше предположение равносильно, таким образом, утверждению, что системы линейных уравнений  $\hat{G}p = \hat{g}$  и  $\hat{G}^T p = \hat{g}$  имеют общее решение. С другой стороны, поскольку  $\hat{G} \neq \hat{G}^T$ , то, используя имеющуюся у нас в силу «грубости» модели свободу вариации параметров, всегда можно так подобрать соответствующие параметры, чтобы уравнения  $\tilde{G}p = \tilde{g}$  и  $\tilde{G}^T p = \tilde{g}$  (где  $\tilde{G}$  — возмущенная матрица) имели различные решения. Это противоречие и доказывает тот факт, что (7.64) выполняется лишь при условии  $\tilde{G} = \tilde{G}^T$ , причем  $\alpha = 0$ . Итак, при несимметричной матрице  $\tilde{G}$  среди величин  $\alpha_i$  найдутся различные. Теперь следует обратиться к исследованию величин коэффициентов формы (7.63)

$$v_j = \sum_{i=1}^n \alpha_i \hat{p}_i (\hat{G}_{ij} - \kappa_j)$$

и показать, что среди них также найдутся различные. Установим для этого, что система линейных относительно  $c_i$  уравнений

$$\sum_{i=1}^n \hat{p}_i (\hat{G}_{ij} - \kappa_j) c_i = v \quad (j = 1, 2, \dots, n) \quad (7.66)$$

ни при каких  $v$  не имеет решений среди  $c_i = \alpha_i$ , если только  $\hat{G} \neq \hat{G}^T$ . Первоначально рассмотрим случай, когда  $v \neq 0$ . Определитель системы (7.66)

$$\det \| \hat{p}_i (\hat{G}_{ij} - \kappa_j) \| \quad (7.67)$$

равен нулю, в чем нетрудно убедиться, если просуммировать все строки и учесть соотношение, определяющее величины  $\kappa_j$ . В то же время ранг матрицы расширенной системы

$$\left\| \begin{array}{cccc} \hat{p}_1 (\hat{G}_{11} - \kappa_1) & \dots & p_n (\hat{G}_{n1} - \kappa_1) & v \\ \vdots & & \vdots & \\ p_1 (\hat{G}_{1n} - \kappa_n) & \dots & p_n (\hat{G}_{nn} - \kappa_n) & v \end{array} \right\|$$

равен  $n$ . Это означает, что неоднородная система линейных уравнений (7.66) несовместна. Пусть теперь  $v = 0$ . В таком случае мы приходим к однородной системе

$$\sum_{i=1}^n \hat{p}_i (\hat{G}_{ij} - \kappa_j) c_i = 0, \quad (7.68)$$

имеющей нулевой определитель (7.67). Вычитая в (7.67) произвольную  $s$ -ю строку из всех остальных, убедимся, что среди его миноров  $(n - 1)$ -го порядка найдутся ненулевые, т. е. что дефект матрицы системы (7.68) равен единице. Поэтому уравнения (7.68) имеют решение, определенное с точностью до скалярного множителя. Это решение легко построить. Простой подстановкой нетрудно убедиться, что вектор  $\{c_1, \dots, c_n\}$ , все компоненты которого равны между собой, удовлетворяет (7.68). В силу единственности этого решения, принимая во внимание тот факт, что среди величин  $\alpha_i$  имеются различные, можно утверждать, что система (7.66) ни при каких  $v$  не имеет решения, совпадающего с вектором  $\{\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_n\}^T$ . Таким образом, мы показали, что при несимметричной матрице  $\hat{G}$  коэффициенты  $v_i$  не могут быть все одинаковы. А это в свою очередь означает знакопеременность функции  $\dot{g}(\xi)$  вблизи  $\xi = 0$ . Тем самым доказана необходимость условия (7.62) для положительной знакоопределенности  $\dot{g}(\xi)$ .

Как уже указывалось, высказанное Р. Фишером в виде основной теоремы естественного отбора утверждение, что структура популяции перестраивается в направлении возрастания общего темпа ее размножения, было доказано первоначально для случая однолокусных панмиктических менделевских популяций с отбором зигот. В этом параграфе мы, с одной стороны, расширили сферы действия этого утверждения, а с другой — очертили область его применимости. Как здесь показано, свойство возрастания величины приспособленности популяции вдоль траектории обусловлено симметричностью матрицы популяционных взаимодействий. Этим свойством обладают все нейтральные популяции, у которых  $G(p) = G^T(p)$ . Более того, если популяция обладает равновесной структурой, в которой частоты всех групп положительны, то нарушение симметрии матрицы  $\hat{G}(\hat{p})$  приводит к знако-



переменности  $g(p(t))$  вблизи равновесия. Результаты этого параграфа позволяют также утверждать, что в тех случаях, когда матрица популяционных взаимодействий не зависит от частот, требование ее симметрии необходимо и достаточно для выполнения неравенства (7.61).

### § 7.5. Исследование устойчивости менделевских популяций при взаимодействии отбора и рекомбинационного процесса

Дальнейшее содержание этой главы связано с изучением трех конкретных моделей микроэволюции менделевских популяций. В этом параграфе мы рассмотрим динамику двухлокусной популяции с отбором гамет и зигот, а в следующем займемся исследованием модели популяции, обладающей половой структурой. Последний параграф главы посвящен учету миграций в популяции, обитающей в нескольких нишах. При этом будут широко использоваться общие результаты, полученные выше.

Уравнения динамики структуры двухлокусной полиаллельной популяции в соответствии с уравнениями (4.68) и (4.109) записываются в виде

$$\dot{p}_{ij} = \sum_{k=1}^{n_1} \sum_{l=1}^{n_2} g^{(ij)}_{(kl)} [(1-r)p_{ij}p_{kl} + rp_{il}p_{kj}] - p_{ij}g(p) \quad (i=1, 2, \dots, n_1; j=1, 2, \dots, n_2), \quad (7.69)$$

где  $g(p) = \sum_{i,k=1}^{n_1} \sum_{j,l=1}^{n_2} g^{(ij)}_{(kl)} [(1-r)p_{ij}p_{kl} + rp_{il}p_{kj}]$  — обобщенная приспособленность популяции,  $p_{ij}$  — частота гамет типа  $A_iB_j$  в популяции,  $g^{(ij)}_{(kl)} = v_{ij}h^{(ij)}_{(kl)}v^{(ij)}_{(kl)}$  — элементы матрицы приспособленностей. Если отсутствует эффект положения генов, то  $g^{(ij)}_{(kl)} = g^{(kl)}_{(ij)} = g^{(il)}_{(kj)} = g^{(kj)}_{(il)}$ .

Требуется найти положения равновесия системы и определить их устойчивость. Рассмотрение уравнений динамики для произвольного  $n$  — задача очень громоздкая, и поэтому мы ограничимся случаем  $n=2$ , т. е. будем считать, что имеется всего четыре типа гамет. Отметим, что уже и в этом случае проявляются основные эффекты влияния механизма рекомбинаций на микроэволюцию.

Перепишем систему (7.69) в следующем виде:

$$\dot{p}_{ij} = \left[ \sum_{k,l=1}^2 g^{(ij)} p_{kl} - g^* \right] p_{ij} + r \left[ \sum_{k,l=1}^2 g^{(ij)} (p_{il} p_{kj} - p_{ij} p_{kl}) \right] - g^{**} p_{ij},$$

где  $g^* = \sum_{i,j,k,l=1}^2 g^{(ij)} p_{kl} p_{ij}$ ;  $g^{**} = \sum_{i,j,k,l=1}^2 g^{(ij)} (p_{il} p_{kj} - p_{ij} p_{kl})$ .

Для сокращения записи введем следующие обозначения:

$$P_{11} = p_1, P_{12} = p_2, P_{21} = p_3, P_{22} = p_4;$$

$$D(p) = p_2 p_3 - p_1 p_4; d = g_{14} - g_{23} - g_{32} - g_{41};$$

$$G = \begin{vmatrix} g \binom{11}{11} & g \binom{11}{12} & g \binom{11}{21} & g \binom{11}{22} \\ g \binom{12}{11} & g \binom{12}{12} & g \binom{12}{21} & g \binom{12}{22} \\ g \binom{21}{11} & g \binom{21}{12} & g \binom{21}{21} & g \binom{21}{22} \\ g \binom{22}{11} & g \binom{22}{12} & g \binom{22}{21} & g \binom{22}{22} \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} g_{11} & \dots & g_{14} \\ \vdots & \dots & \vdots \\ \vdots & \dots & \vdots \\ g_{41} & \dots & g_{41} \end{vmatrix}.$$

Функция  $D(p)$  носит название *детерминанта эпистатической неравновесности по сцеплению*. Учитывая введенные обозначения, получим

$$\left. \begin{aligned} \dot{p}_1 &= [(p, g_1) - g^*] p_1 + r D(p) (g_{14} - p_1 d), \\ \dot{p}_2 &= [(p, g_2) - g^*] p_2 - r D(p) (g_{23} - p_2 d), \\ \dot{p}_3 &= [(p, g_3) - g^*] p_3 - r D(p) (g_{32} - p_3 d), \\ \dot{p}_4 &= [(p, g_4) - g^*] p_4 + r D(p) (g_{41} - p_4 d). \end{aligned} \right\} (7.70)$$

Выпишем теперь функции перехода:

$$\left. \begin{aligned} f_1(p) &= (p, g_1) p_1 + r D(p) g_{14}, \\ f_2(p) &= (p, g_2) p_2 - r D(p) g_{23}, \\ f_3(p) &= (p, g_3) p_3 - r D(p) g_{32}, \\ f_4(p) &= (p, g_4) p_4 + r D(p) g_{41}. \end{aligned} \right\} (7.71)$$

Рассмотрим, какие положения равновесия может иметь система (7.70).

*Тривиальные.* Непосредственно из вида системы ясно, что она имеет все четыре возможных тривиальных положения равновесия.

*Полутривиальные.* Существование полутривиальных положений равновесия, как следует из результатов § 1 этой главы, определяется требованием  $D(p) = 0$ . Следовательно, возможны только следующие четыре варианта:

- 1)  $\hat{p}_1 = \hat{p}_2 = 0, \hat{p}_3 + \hat{p}_4 = 1;$
- 2)  $\hat{p}_1 = \hat{p}_3 = 0, \hat{p}_2 + \hat{p}_4 = 1;$
- 3)  $\hat{p}_4 = \hat{p}_2 = 0, \hat{p}_1 + \hat{p}_3 = 1;$
- 4)  $\hat{p}_4 = \hat{p}_3 = 0, \hat{p}_1 + \hat{p}_2 = 1.$

Ненулевые координаты находятся из систем линейных уравнений

$$\left. \begin{aligned} d_i^{ij} p_i + d_j^{ij} p_j &= 0, \\ p_i + p_j &= 1, \end{aligned} \right\} \quad (7.72)$$

где

$$d_k^{ij} = g_{ik} - g_{jk}.$$

Отсюда получаем

$$\begin{aligned} 1) \left\{ \begin{aligned} \hat{p}_3 &= \frac{g_{44} - g_{34}}{g_{44} - g_{34} - g_{43} + g_{33}}, \\ \hat{p}_4 &= \frac{g_{33} - g_{43}}{g_{44} - g_{34} - g_{43} + g_{33}}, \end{aligned} \right. & 3) \left\{ \begin{aligned} \hat{p}_1 &= \frac{g_{33} - g_{13}}{g_{33} - g_{13} + g_{11} - g_{31}}, \\ \hat{p}_3 &= \frac{g_{11} - g_{31}}{g_{33} - g_{13} + g_{11} - g_{31}}; \end{aligned} \right. \\ 2) \left\{ \begin{aligned} \hat{p}_2 &= \frac{g_{44} - g_{24}}{g_{44} - g_{24} + g_{23} - g_{43}}, \\ \hat{p}_3 &= \frac{g_{22} - g_{42}}{g_{44} - g_{24} + g_{23} - g_{42}}; \end{aligned} \right. & 4) \left\{ \begin{aligned} \hat{p}_1 &= \frac{g_{22} - g_{12}}{g_{22} - g_{12} + g_{11} - g_{21}}, \\ \hat{p}_2 &= \frac{g_{11} - g_{21}}{g_{22} - g_{12} + g_{11} - g_{21}}. \end{aligned} \right. \end{aligned}$$

*Нетривиальные положения равновесия.* Систему уравнений, определяющих координаты нетривиальных положений равновесия, получим, приравнявая нулю правую часть уравнений (7.70). В результате имеем

$$\hat{p}_i = y_i(\hat{p}) \quad (i = 1, 2, 3, 4), \quad (7.73)$$

где

$$\begin{aligned} y_1(p) &= \frac{rg_{14}}{\frac{(p, g_1) - g^*}{D(p)} - rd}, & y_3(p) &= \frac{-rg_{32}}{\frac{(p, g_3) - g^*}{D(p)} - rd}, \\ y_2(p) &= \frac{-rg_{23}}{\frac{(p, g_2) - g^*}{D(p)} - rd}, & y_4(p) &= \frac{rg_{41}}{\frac{(p, g_4) - g^*}{D(p)} - rd}. \end{aligned}$$

Полученную систему нелинейных уравнений можно решать методом итераций. Для сходимости итерационного процесса достаточно, чтобы матрица  $Y$  с элементами  $y_{ij} = \max_{p \in \sigma} \left| \frac{\partial y_i(p)}{\partial p_j} \right|$  удовлетворяла одному из следующих трех условий [11]:

$$\sum_{j=1}^4 y_{ij} < 1 \quad (i = 1, \dots, 4); \quad \sum_{i=1}^4 y_{ij} < 1 \quad (j = 1, \dots, 4);$$

$$\sum_{i,j=1}^4 y_{ij}^2 < 1.$$

Запись уравнений, определяющих положения равновесия в форме (7.73), удобна тем, что по их виду можно судить о влиянии отдельных параметров на координаты равновесного вектора  $\hat{p}$ . Так, например, сразу ясно, что при малых  $r$  итерационный процесс будет сходиться. Из уравнений (7.73) также видно, что координаты равновесного вектора пропорциональны элементам побочной диагонали матрицы  $G$ . Кроме этого, из этой же системы следует, что в точке  $\hat{p} > 0$  должны выполняться следующие неравенства:

$$\begin{aligned} \frac{(\hat{p}, g_{1.}) - g^*}{D(\hat{p})} > rd, & \quad - \frac{(\hat{p}, g_{3.}) - g^*}{D(\hat{p})} > rd, \\ - \frac{(\hat{p}, g_{2.}) - g^*}{D(\hat{p})} > rd, & \quad \frac{(\hat{p}, g_{4.}) - g^*}{D(\hat{p})} > rd, \end{aligned}$$

Отсюда непосредственно вытекают следующие неравенства:

1. Пусть  $D(\hat{p}) > 0$ , тогда

$$\begin{aligned} (\hat{p}, g_1) > (\hat{p}, g_2), \quad (\hat{p}, g_1) > (\hat{p}, g_3), \\ (\hat{p}, g_4) > (\hat{p}, g_2), \quad (\hat{p}, g_4) > (\hat{p}, g_3), \end{aligned}$$

или в других обозначениях

$$(\hat{p}, d^{12}) > 0, \quad (\hat{p}, d^{13}) > 0, \quad (\hat{p}, d^{42}) > 0, \quad (\hat{p}, d^{43}) > 0. \quad (7.74)$$

2. Пусть  $D(\hat{p}) < 0$ . Аналогично получаем

$$(\hat{p}, d^{21}) > 0, \quad (\hat{p}, d^{31}) > 0, \quad (\hat{p}, d^{24}) > 0, \quad (\hat{p}, d^{34}) > 0. \quad (7.75)$$

Таким образом, если у матрицы  $G$  все  $d_j^{12} > 0$ , а все  $d_j^{13} < 0$  ( $j = 1, 2, 3, 4$ ), то положений равновесия с положительными координатами не существует. Из неравенств (7.74) очевидным образом получается еще ряд соотношений, которые позволяют в некоторых случаях по одному виду матрицы  $G$  утверждать, что не существует нетривиальных положений равновесия.

Перейдем к исследованию устойчивости особых точек рассматриваемой системы. Из результатов § 7.2 следует, что для устойчивости тривиальных положений равновесия необходимо и достаточно, чтобы собственные числа матрицы  $\hat{F}^L - \hat{g}I$  имели отрицательные вещественные части. Используя условия (7.71), для матрицы  $F$  имеем

$$F = \begin{vmatrix} g_{11}p_1 + (p_1g_1) - rg_{14}p_4 & p_1g_{12} + rg_{14}r_2 & p_1g_{13} - rg_{14}p_3 & \\ p_2g_{21} + rg_{23}p_4 & p_2g_{22} + (p_2g_2) - rg_{24}p_4 & p_2g_{23} - rg_{24}p_3 & p_2g_{24} + rg_{23}p_4 \\ p_3g_{31} + rg_{33}p_4 & p_3g_{32} - rg_{34}p_4 & p_3g_{33} + (p_3g_3) - rg_{34}p_4 & p_3g_{34} + rg_{33}p_4 \\ p_4g_{41} - rg_{43}p_4 & p_4g_{42} + rg_{44}p_4 & p_4g_{43} + rg_{44}p_4 & p_4g_{44} + (p_4g_4) - rg_{44}p_4 \end{vmatrix}$$

Пусть  $\hat{p}_1 = 1$ ,  $\hat{p}_2 = \hat{p}_3 = \hat{p}_4 = 0$ . В этом случае  $\hat{g} = g_{11}$ , и для  $\hat{F}^L - \hat{g}I$  получим

$$\hat{F}^L - \hat{g}I = \begin{vmatrix} g_{21} - g_{11} & 0 & rg_{23} \\ 0 & g_{31} - g_{11} & rg_{33} \\ 0 & 0 & (g_{41} - rg_{41}) - g_{11} \end{vmatrix}.$$

Собственные значения этой матрицы равны

$$\lambda_1 = g_{21} - g_{11}, \quad \lambda_2 = g_{31} - g_{11}, \quad \lambda_3 = (1 - r)g_{41} - g_{11}.$$

Следовательно, для устойчивости рассматриваемого положения равновесия необходимо и достаточно выполнения следующих неравенств:

$$g_{11} > g_{21}, \quad g_{11} > g_{31}, \quad g_{11} > (1 - r)g_{41}.$$

Для оставшихся трех тривиальных положений равновесия аналогичным образом получим

$$\begin{aligned} \hat{p}_2 = 1, \quad \hat{p}_1 = \hat{p}_3 = \hat{p}_4 = 0: & \quad g_{22} > g_{12}, \quad g_{22} > g_{42}, \quad g_{22} > \\ & \quad > (1 - r)g_{32}; \\ \hat{p}_3 = 1, \quad \hat{p}_1 = \hat{p}_2 = \hat{p}_4 = 0: & \quad g_{33} > g_{13}, \quad g_{33} > g_{43}, \quad g_{33} > \\ & \quad > (1 - r)g_{23}; \\ \hat{p}_4 = 1, \quad \hat{p}_1 = \hat{p}_2 = \hat{p}_3 = 0: & \quad g_{44} > g_{34}, \quad g_{44} > g_{24}, \quad g_{44} > \\ & \quad > (1 - r)g_{14}. \end{aligned}$$

Полученные критерии устойчивости позволяют по виду матрицы определить устойчивость всех четырех тривиальных положений равновесия.

Обратим внимание на следующий факт. Если  $r = 0$ , то условия устойчивости совпадают с условиями, полученными для однолокусной полиаллельной популяции. Если же коэффициент рекомбинаций отличен от нуля, то границы области устойчивости в пространстве параметров  $g_{ij}$  расширяются; так, например, может быть, что тривиальное положение равновесия неустойчиво при  $r = 0$  и устойчиво при  $r \geq c > 0$ , при той же матрице  $G$ . Таким образом, мы приходим к следующему выводу: механизм рекомбинаций расширяет область устойчивости тривиальных положений равновесия.

Перейдем к рассмотрению полутривиальных равновесных состояний. Рассмотрим положение равновесия  $\hat{p} = \{0, 0, \hat{p}_3, \hat{p}_4\}$ . Общие условия устойчивости установлены в § 7.2. Обобщенная приспособленность популяции в равновесной точке равна  $\hat{g} = (\hat{p}, g_3) = (\hat{p}, g_4)$ . Учитывая это, для матриц  $\hat{F}^L - \hat{g}I$  и  $\hat{F}^L - \hat{g}I$  получим

$$\hat{F}^L - \hat{g}I = \begin{vmatrix} (\hat{p}, g_1) - \hat{g} - r\hat{p}_4g_{14} & r\hat{p}_3g_{14} \\ r\hat{p}_4g_{23} & (\hat{p}, g_2) - \hat{g} - rg_{23}\hat{p}_3 \end{vmatrix}, \quad (7.76)$$

$$\hat{F}^L - \hat{g}I = \begin{vmatrix} \hat{F}_3g_{33} & \hat{P}_3g_{34} \\ \hat{P}_4g_{43} & \hat{P}_4g_{44} \end{vmatrix}. \quad (7.77)$$

Используя вторую группу условий устойчивости, из (7.77) получим

$$g_{34} > g_{44}. \quad (7.78)$$

Так как мы рассматриваем устойчивость положения равновесия с положительными координатами, то, принимая во внимание выражение для  $\hat{p}_3$  и  $\hat{p}_4$ , получаем еще одно неравенство, вытекающее из (7.72)

$$g_{43} > g_{33}. \quad (7.79)$$

Таким образом, если выполняются условия (7.78) и (7.79), то существует полутривиальное положение равновесия с координатами  $\{0, 0, \hat{p}_3, \hat{p}_4\}$  и равновесная точка устойчива на грани  $p_3 + p_4 = 1$ .

Рассмотрим теперь характеристическое уравнение с матрицей (7.76). Перепишем его так:

$$|\hat{F}^L - (\hat{g} + \lambda)I| = \begin{vmatrix} \Theta_1 - r\hat{p}_4g_{14} - \lambda & r\hat{p}_3g_{14} \\ r\hat{p}_4g_{23} & \Theta_2 - r\hat{p}_3g_{23} - \lambda \end{vmatrix} = 0,$$

где  $\Theta_i = (\hat{p}, g_i) - \hat{g}$ . Раскрывая определитель, найдем  $\lambda^2 + \lambda [\Theta_1 + \Theta_2 - r(\hat{p}_4g_{14} + \hat{p}_3g_{23})] + \Theta_1\Theta_2 - \Theta_1r\hat{p}_3g_{23} - \Theta_2r\hat{p}_4g_{14} = 0$ .

Для устойчивости необходимо и достаточно, чтобы коэффициенты в последнем уравнении были положительными, т. е. чтобы выполнялись неравенства

$$\left. \begin{aligned} \Theta_1 + \Theta_2 &< r(\hat{p}_4g_{14} + \hat{p}_3g_{23}), \\ \Theta_1\Theta_2 &> r(\Theta_1\hat{p}_3g_{23} + \Theta_2\hat{p}_4g_{14}). \end{aligned} \right\} \quad (7.80)$$

Отсюда можно получить более грубые достаточные условия устойчивости. Так как  $\hat{p}_4 > 0$ ,  $\hat{p}_3 > 0$ ,  $g_{14} > 0$ ,  $g_{23} > 0$ , то для выполнения (7.78) достаточно, чтобы удовлетворялись неравенства  $\Theta_1 < 0$ ,  $\Theta_2 < 0$ , или

$$\hat{g} > (\hat{p}, g_1), \quad \hat{g} > (p, g_2). \quad (7.81)$$

Таким образом, необходимые и достаточные условия устойчивости полутривиального положения равновесия даются неравенствами (7.78), (7.79) и (7.80), более простые, достаточные условия имеют вид (7.78), (7.79) и (7.81).

Аналогично получают условия устойчивости остальных полутривиальных точек. Для равновесного состояния  $\hat{p} = \{0, \hat{p}_2, 0, \hat{p}_4\}$  необходимые и достаточные условия устойчивости имеют вид

$$\begin{aligned} g_{42} &> g_{22}, \quad \Theta_1 + \Theta_3 < r(\hat{p}_2g_{32} + \hat{p}_4g_{14}), \\ g_{24} &> g_{44}, \quad \Theta_1\Theta_3 > r(\Theta_1\hat{p}_2g_{32} + \Theta_3\hat{p}_4g_{14}). \end{aligned}$$

Для состояния  $\hat{p} = \{\hat{p}_1, 0, \hat{p}_3, 0\}$  необходимые и достаточные условия устойчивости записываются в виде

$$\begin{aligned} g_{31} &> g_{11}, \quad \Theta_2 + \Theta_4 < r(\hat{p}_1g_{41} + \hat{p}_3g_{23}), \\ g_{13} &> g_{33}, \quad \Theta_2\Theta_4 > r(\Theta_2\hat{p}_1g_{41} + \Theta_4\hat{p}_3g_{23}). \end{aligned}$$

Необходимые и достаточные условия устойчивости состояния  $\hat{p} = \{\hat{p}_1, \hat{p}_2, 0, 0\}^T$  определяются неравенствами

$$\begin{aligned} g_{12} &> g_{22}, \quad \theta_3 + \theta_4 < r(\hat{p}_1 g_{41} + \hat{p}_2 g_{32}), \\ g_{21} &> g_{11}, \quad \theta_3 \theta_4 > r(\theta_3 \hat{p}_1 g_{41} + \theta_4 \hat{p}_2 g_{32}). \end{aligned}$$

До сих пор мы рассматривали устойчивость положений равновесия в малом. Теперь воспользуемся результатами § 7.3 и выпишем критерии, гарантирующие устойчивость этих же полутривиальных точек в некоторой области  $\Lambda_c$ . Пусть это снова будет положение равновесия  $\hat{p} = \{0, 0, \hat{p}_3, \hat{p}_4\}$ . Первая часть условий устойчивости записывается так:

$$\hat{g} > \sum_{i \in L} f_{ij}, \quad j \in L.$$

Подставив в это неравенство соответствующие величины, получим

$$\begin{aligned} \hat{g} &> (\hat{p}, g_{1\cdot}) + r\hat{p}_4(g_{23} - g_{14}), \\ \hat{g} &> (\hat{p}, g_{2\cdot}) + r\hat{p}_3(g_{14} - g_{23}). \end{aligned}$$

Вторая часть условий требует, чтобы квадратичная форма  $(\xi, \hat{G}^L \xi)$  была отрицательно определена на  $\Xi^L$ . Учитывая, что  $\hat{G}^L = \hat{P}^{-1}(\hat{F}^L - \hat{g}I)$ , имеем

$$\hat{G}^L = \begin{vmatrix} g_{33} & g_{34} \\ g_{43} & g_{44} \end{vmatrix}.$$

Используя условия знакоопределенности для таких форм на симплексе  $p_3 + p_4 = 1$ , критерий устойчивости получаем в следующем виде:

$$g_{44} - g_{34} - g_{43} + g_{33} < 0.$$

Если принять во внимание соотношения, определяющие координаты положения равновесия, то становится ясно, что при условии неотрицательности координат положения равновесия данное неравенство выполняется, только если

$$g_{44} < g_{34}, \quad g_{33} < g_{43}.$$

Сравнивая полученный результат и выражения (7.78) — (7.80), видим, что критерии устойчивости, полученные в силу уравнений первого приближения, и крите-



рии, основанные на прямом методе Ляпунова, дают почти одинаковые условия.

Перейдем к исследованию устойчивости нетривиальных положений равновесия. Пусть мы тем или иным способом решили систему (7.73) и нашли координаты какого-либо из нетривиальных положений равновесия  $\hat{p}_i > 0$  ( $i = 1, \dots, 4$ ). В этом случае для устойчивости необходимо и достаточно, чтобы три собственных числа матрицы  $\hat{F} - \hat{g}I$  имели отрицательные вещественные части. Для  $\hat{g}$  имеем

$$\hat{g} = \frac{1}{\hat{p}_i} \hat{f}_i \quad (i = 1, \dots, 4).$$

Учитывая (7.71), найдем

$$\begin{aligned} \hat{g} &= (\hat{p}, g_1) + \frac{rD(\hat{p})g_{14}}{\hat{p}_1} = (\hat{p}, g_2) - \frac{rD(\hat{p})g_{23}}{\hat{p}_2} = \\ &= (\hat{p}, g_3) - \frac{rD(\hat{p})g_{32}}{\hat{p}_3} = (\hat{p}, g_4) + \frac{rD(\hat{p})g_{41}}{\hat{p}_4}. \end{aligned}$$

Тогда  $\hat{F} - \hat{g}I$  запишется в виде

$$\hat{F} - \hat{g}I = \begin{vmatrix} \hat{p}_1 g_{11} - r g_{14} \frac{\hat{p}_2 \hat{p}_3}{\hat{p}_1} & p_1 g_{12} + r g_{14} \hat{p}_3 & \hat{p}_1 g_{13} + r g_{14} \hat{p}_2 & \hat{p}_1 g_{14} - r \hat{p}_1 g_{14} \\ \hat{p}_2 g_{21} + r g_{23} \hat{p}_4 & \hat{p}_2 g_{22} - r g_{23} \frac{\hat{p}_1 \hat{p}_4}{\hat{p}_2} & \hat{p}_2 g_{23} - r g_{23} \hat{p}_2 & \hat{p}_2 g_{24} + r g_{23} \hat{p}_1 \\ \hat{p}_3 g_{31} + r g_{32} \hat{p}_4 & \hat{p}_3 g_{32} - r g_{32} \hat{p}_3 & \hat{p}_3 g_{33} - r g_{32} \frac{\hat{p}_1 \hat{p}_4}{\hat{p}_3} & \hat{p}_3 g_{34} + r g_{32} \hat{p}_1 \\ \hat{p}_4 g_{41} - r g_{41} \hat{p}_4 & \hat{p}_4 g_{42} + r g_{41} \hat{p}_3 & \hat{p}_4 g_{43} + r g_{41} \hat{p}_2 & \hat{p}_4 g_{44} - r g_{41} \frac{\hat{p}_2 \hat{p}_3}{\hat{p}_4} \end{vmatrix}.$$

Таким образом, для устойчивости нетривиального положения равновесия необходимо и достаточно, чтобы все, кроме одного, собственные числа полученной матрицы имели отрицательные вещественные части. Условия устойчивости в большом вытекают из результатов § 7.3 — требуется отрицательная определенность формы  $(\xi, \hat{G}\xi)$  на  $E$ . Матрицу  $G(\hat{p})$  получим по формуле

$$\hat{G} = \hat{P}^{-1} (\hat{F} - \hat{g}I), \text{ т. е.}$$

$$\hat{G} = \begin{vmatrix} g_{11} - r g_{14} \frac{\hat{p}_2 p_3}{\hat{p}_1^2} & g_{12} + r g_{14} \frac{\hat{p}_2}{\hat{p}_1} & g_{13} + r g_{14} \frac{\hat{p}_2}{\hat{p}_1} & g_{14} - r g_{14} \\ g_{21} + r g_{23} \frac{\hat{p}_4}{\hat{p}_2} & g_{22} - r g_{23} \frac{\hat{p}_1 p_4}{\hat{p}_2^2} & g_{23} - r g_{23} & g_{24} + r g_{23} \frac{\hat{p}_1}{\hat{p}_2} \\ g_{31} + r g_{32} \frac{\hat{p}_4}{\hat{p}_3} & g_{32} - r g_{32} & g_{33} - r g_{32} \frac{\hat{p}_1 p_4}{\hat{p}_3^2} & g_{34} + r g_{32} \frac{\hat{p}_1}{\hat{p}_3} \\ g_{41} - r g_{41} & g_{42} + r g_{41} \frac{\hat{p}_3}{\hat{p}_4} & g_{43} + g_{41} \frac{\hat{p}_2}{\hat{p}_4} & g_{44} - r g_{41} \frac{\hat{p}_2 p_3}{\hat{p}_4^2} \end{vmatrix}$$

Для выяснения вопроса о знакоопределенности формы с такой матрицей на множестве  $\Xi$  можно воспользоваться условиями Сильвестра.

Рассмотрим, в каких случаях в двухлокусной диалельной популяции выполняется теорема Фишера. Как следует из результатов § 7.4, для этого достаточно, чтобы матрица  $G(p)$  была симметричной. Для  $G(p)$  имеем  $G(p) = P^{-1} [F(p) - \text{diag} \{g_i(p)\}]$ . Недиagonальные члены матрицы  $G(p)$  совпадают с соответствующими членами записанной выше матрицы  $\hat{G}$ , если в ней заменить вектор  $\hat{p}$  на  $p$ . Отсюда сразу ясно, что условие  $G(p) = G^T(p)$  в общем случае не имеет места. Однако если исходная система (7.70) допускает первый интеграл  $D(p) = 0$ , а элементы матрицы  $G$  удовлетворяют следующим условиям:

$$\left. \begin{aligned} G &= G^T, \\ g_{23} &= g_{14}, \quad g_{32} = g_{41}, \end{aligned} \right\} \quad (7.82)$$

то на траекториях, принадлежащих гиперповерхности  $D = \{p \mid p \in \sigma, D(p) = 0\}$ , теорема Фишера выполняется.

Справедливость этого утверждения очевидна, так как при выполнении (7.82)

$$G(p \in \mathcal{D}) = G^T(p \in \mathcal{D}).$$

В заключение отметим следующее. Если коэффициент рекомбинации  $r = 0$ , то модель описывает динамику однолокусной популяции, свойства которой разбирались в предыдущей главе. В силу непрерывной зависимости

характеристик решения дифференциальных уравнений от параметров правых частей можно утверждать, что часть результатов предыдущей главы будет справедлива и при не равных нулю, но достаточно малых  $r$ .

### § 7.6. Исследование устойчивости менделевских популяций при наличии половой структуры

Уравнения динамики генной структуры двуполой популяции для случая локуса, сцепленного с полом, имеют в соответствии с (4.90), (4.91) и (4.110) следующий вид:

$$\left. \begin{aligned} \dot{q}_i^{\varphi} &= \sum_{j=1}^n g_{ij}^{\varphi} (q_i^{\varphi} q_j^{\sigma} + q_i^{\sigma} q_j^{\varphi}) - q_i^{\varphi} g^{\varphi}(q), \\ \dot{q}_i^{\sigma} &= g_{i0}^{\sigma} q_i^{\varphi} - g^{\sigma}(q) q_i^{\sigma} \quad (i = 1, 2, \dots, n), \\ \dot{q}_0^{\sigma} &= \sum_{j=1}^n g_{0j}^{\sigma} q_j^{\varphi} - g^{\sigma}(q) q_0^{\sigma} \end{aligned} \right\} (7.83)$$

Здесь

$q_i^{\varphi}$  — частота гамет типа  $A_i$  у самок,  $\sum_{i=1}^n q_i^{\varphi} = 1$ ,

$q_i^{\sigma}$  — частота гамет типа  $A_i$  у самцов,  $\sum_{i=0}^n q_i^{\sigma} = 1$ ,

$g^{\varphi}(q) = \sum_{i,j=1}^n g_{ij}^{\varphi} (q_i^{\varphi} q_j^{\sigma} + q_i^{\sigma} q_j^{\varphi})$  — приспособленность популяции гамет самок,

$g^{\sigma}(q) = \sum_{j=1}^n (g_{j0}^{\sigma} + g_{0j}^{\sigma}) q_j^{\varphi}$  — приспособленность популяции гамет самцов,

$g_{ij}^{\varphi}$ ,  $g_{0j}^{\sigma}$ ,  $g_{j0}^{\sigma}$  — коэффициенты приспособленности самок и самцов; все  $g_{ij}$ ,  $g_{0j}$ ,  $g_{j0}$  ( $i, j = 1, 2, \dots, n$ ) неотрицательны.

В данном случае мы имеем дело с системой уравнений с разделяющимися классами. Для переходных функций

из выражения (7.83) получаем

$$\begin{aligned} f_i^{\varphi} &= \sum_{j=1}^n g_{ij}^{\varphi} (q_i^{\varphi} q_j^{\sigma} + q_j^{\varphi} q_i^{\sigma}), \\ f_i^{\sigma} &= g_{i0}^{\sigma} q_i^{\varphi}, \\ j_0^{\sigma} &= \sum_{j=1}^n g_{0j}^{\sigma} q_j^{\varphi}. \end{aligned}$$

Прежде всего исследуем вопрос о положениях равновесия. Из уравнений статики имеем  $\hat{f}_i^{\sigma} = \hat{q}_i^{\sigma} \hat{g}^{\sigma}$ , откуда следует

$$\hat{q}_i^{\sigma} = \frac{g_{i0}^{\sigma}}{g^{\sigma}} \hat{q}_i^{\varphi}, \quad \hat{q}_0^{\sigma} = 1 - \sum_{i=1}^n \hat{q}_i^{\sigma}. \quad (7.84)$$

Подставляя соотношения (7.84) в уравнение  $\hat{f}_i^{\varphi} = \hat{q}_i^{\varphi} \hat{g}^{\varphi}$ , получим

$$\sum_{j=1}^n g_{ij}^{\varphi} (g_{j0}^{\sigma} + g_{0j}^{\sigma}) \hat{q}_j^{\varphi} = \hat{g}^{\varphi} \hat{g}^{\sigma}. \quad (7.85)$$

Таким образом, для определения координат положения равновесия имеем линейную систему уравнений (7.85). Это позволяет нам утверждать, что в двухполюй популяции в случае локуса, сцепленного с полом, не может быть более одного изолированного полиморфного состояния.

Из уравнений (7.84) и (7.85) также ясно, что можно полагать любые из пар координат  $\{q_i^{\sigma}, q_i^{\varphi}\}$  равными нулю, а остальные находить из уравнений (7.85). Такая процедура дает возможность определить все полутривиальные и тривиальные положения равновесия. В частности, для тривиального равновесия имеем

$$\left. \begin{aligned} \hat{q}_i^{\varphi} &= 1, \quad q_i^{\sigma} = 0, \quad i \neq l, \\ q_i^{\sigma} + q_0^{\sigma} &= 1, \quad q_i^{\varphi} = 0, \quad i \neq l, \\ q_i^{\sigma} &= \frac{g_{l0}}{g_{l0} + g_{0l}}. \end{aligned} \right\} \quad (7.86)$$

Для исследования устойчивости положений равновесия нам понадобится матрица популяционных переходов. Выпишем подробно элементы этой матрицы с учетом конкретного вида функций популяционных периодов. Выполняя несложные преобразования, получим

$$\left. \begin{aligned} \hat{f}_{ij}^{11} &= \delta_{ij} \sum_{k=1}^n g_{ik} \hat{q}_k^{\sigma} + g_{ij} \hat{q}_i^{\sigma}, \\ \hat{f}_{ij}^{12} &= \delta_{ij} \sum_{k=1}^n g_{ik} \hat{q}_k^{\varphi} + g_{ij} \hat{q}_i^{\varphi}, \\ \hat{f}_{ij}^{21} &= \delta_{ij} g_{i0}, \\ \hat{f}_{0j}^{21} &= g_{0j}, \\ \hat{f}_{0j}^{22} &\equiv f_{2j}^{22} \equiv \hat{f}_{i0}^{12} \equiv f_{i0}^{22} \equiv 0. \end{aligned} \right\} \quad (7.87)$$

Таким образом, матрица популяционных переходов имеет следующую структуру:

$$\hat{F} = \left\| \begin{array}{ccc|ccc} \hat{f}_{11}^{11} & \hat{f}_{12}^{11} & \dots & \hat{f}_{1n}^{11} & \hat{f}_{11}^{12} & \hat{f}_{12}^{12} & \dots & \hat{f}_{1n}^{12} & 0 \\ \hat{f}_{21}^{11} & \hat{f}_{22}^{11} & \dots & \hat{f}_{2n}^{11} & \hat{f}_{21}^{12} & \hat{f}_{22}^{12} & \dots & \hat{f}_{2n}^{12} & 0 \\ \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\ \hat{f}_{n1}^{11} & \hat{f}_{n2}^{11} & \dots & \hat{f}_{nn}^{11} & \hat{f}_{n1}^{12} & \hat{f}_{n2}^{12} & \dots & \hat{f}_{nn}^{12} & 0 \\ \hline \hat{f}_{11}^{21} & \hat{f}_{12}^{21} & \dots & \hat{f}_{1n}^{21} & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \hat{f}_{21}^{21} & \hat{f}_{22}^{21} & \dots & \hat{f}_{2n}^{21} & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\ \hat{f}_{n1}^{21} & \hat{f}_{n2}^{21} & \dots & \hat{f}_{nn}^{21} & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \hline \hat{f}_{01}^{21} & \hat{f}_{02}^{21} & \dots & \hat{f}_{0n}^{21} & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \end{array} \right\}. \quad (7.88)$$

Структура матрицы взаимодействий  $\hat{G}$  будет такой же, за исключением того, что на диагонали нулевой подматрицы появятся отличные от нуля члены.

Рассмотрим устойчивость тривиального положения равновесия (7.86). В этом случае

$$\hat{g}^{\varphi} = \frac{2g_{i0}g_{i1}}{g_{i0} + g_{0i}}, \quad \hat{g}^{\sigma} = g_{i0} + g_{0i}. \quad (7.89)$$

Элементы матрицы переходов  $\hat{F}$  с учетом соотношений (7.86) принимают следующий вид:

$$\left. \begin{aligned} \hat{f}_{ij}^{11} &= \delta_{ij} \frac{g_{l0} g_{il}}{g_{l0} + g_{0l}}, \\ \hat{f}_{ij}^{12} &= \delta_{ij} g_{il}, \\ \hat{f}_{ij}^{21} &= \delta_{ij} g_{i0}, \\ \hat{f}_{0j}^{21} &= g_{0j} g_{l0}. \end{aligned} \right\} \quad (7.90)$$

Для устойчивости рассматриваемого положения равновесия, как следует из результатов § 7.2, необходимо и достаточно, чтобы собственные значения матрицы  $\hat{F}^L - \hat{g}I$  имели отрицательные вещественные части, а матрица  $\hat{F}^L - \hat{g}E$  имела  $(m(\bar{L}) - \rho)$  собственных значений с отрицательной вещественной частью. В рассматриваемом случае  $m(\bar{L}) = 3$ ,  $\rho = 2$ . При составлении матрицы  $\hat{F}^L - \hat{g}I$  надо иметь в виду, что в рассматриваемой модели разным классам соответствуют разные значения приспособленностей соответствующих частей популяции. В данном случае это будут  $\hat{g}^\varphi$  и  $\hat{g}^\sigma$ , и, следовательно, матрица  $\hat{g}I$  имеет следующий вид:

$$\hat{g}I = \left\| \begin{array}{cccccc} \hat{g}^\varphi & \dots & 0 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & \dots & \hat{g}^\varphi & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & \hat{g}^\sigma & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & \dots & 0 & 0 & \dots & \hat{g}^\sigma \end{array} \right\|.$$

С учетом (7.89) и (7.90) матрица  $\hat{F}^L - \hat{g}I$  записывается так:

$$\hat{F}^L - \hat{g}I = \left\| \begin{array}{c} \text{diag} \left\{ \frac{(g_{il} - 2g_{ll}) g_{l0}}{(g_{l0} + g_{0l})} \right\} \\ \text{diag} \{g_{ii}\} \end{array} \right\| - \left\| \begin{array}{c} \text{diag} \{g_{ii}\} \\ (g_{l0} + g_{0l})I \end{array} \right\| \quad (7.91)$$

$(i = 1, 2, \dots, n; i \neq l).$

Меняя местами столбцы и строки, матрицу (7.91) можно записать в виде следующей блочной матрицы:

$$\hat{F}^L - \hat{g}I = \begin{vmatrix} R_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & R_2 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & R_n \end{vmatrix},$$

где

$$R_i = \begin{vmatrix} \frac{(g_{il} - 2g_{ll})g_{l0}}{(g_{l0} + g_{0l})} & g_{il} \\ g_{i0} & -(g_{l0} + g_{0l}) \end{vmatrix}. \quad (7.92)$$

Отсюда получаем первую часть необходимых и достаточных условий устойчивости

$$\left. \begin{aligned} \frac{2g_{ll}}{g_{il}} &> 1, \\ \frac{2g_{ll}}{g_{il}} &> 1 + \frac{g_{l0}}{g_{0l}} \quad \left. \begin{array}{l} (i = 1, 2, \dots, n; \\ i \neq l). \end{array} \right\} \end{aligned} \right\} \quad (7.93)$$

Очевидно, что достаточно проверять только второе неравенство, так как в случае его выполнения первое неравенство выполняется автоматически.

С учетом соотношений (7.90) матрица  $\hat{F}^{\bar{L}} - \hat{g}I$  запишется так:

$$\hat{F}^{\bar{L}} - \hat{g}I = \begin{vmatrix} -\frac{\hat{g}^{\varphi}}{2} & 0 & 0 \\ 0 & -\hat{g}^{\sigma} & 0 \\ 0 & 0 & -\hat{g}^{\sigma} \end{vmatrix}. \quad (7.94)$$

Для выполнения условий устойчивости требуется, чтобы хотя бы одно собственное число матрицы (7.94) имело отрицательную вещественную часть. Очевидно, что это требование всегда выполняется.

Таким образом, мы получили в явном виде необходимые и достаточные условия устойчивости тривиальных положений равновесия однолокусной двуполой популяции, которые позволяют по значениям параметров системы сразу получать ответ на вопрос об устойчивости.

Выписывать условия устойчивости для нетривиального и полутривиального положений равновесия в общем

виде в данном случае нецелесообразно, так как получаются очень громоздкие выражения. Поэтому дальнейшее рассмотрение продолжим на следующем примере диаллельной популяции. Пусть матрица  $G$  приспособленностей самок имеет вид

$$G = \begin{vmatrix} 1 + \alpha & 1 \\ 1 & 1 + \alpha \end{vmatrix}, \quad -1 \leq \alpha \leq 1,$$

а

$$g_{i0} = g_{0i} = 1 \quad (i = 1, 2).$$

Условия устойчивости тривиальных положений равновесия получаем из (7.93) в виде  $\alpha > 0$ .

Таким образом, если приспособленность гомозигот у самок выше, чем приспособленность гетерозигот, то тривиальные положения равновесия устойчивы.

Рассмотрим нетривиальное положение равновесия. Подставляя в систему (7.85) значения параметров, находим

$$\hat{q}_1^{\varphi} = \hat{q}_2^{\varphi} = \frac{1}{2}, \quad \hat{q}_1^{\sigma} = \hat{q}_2^{\sigma} = \frac{1}{4}, \quad \hat{q}_0^{\sigma} = \frac{1}{2}. \quad (7.95)$$

Учитывая это для  $g^{\varphi}$  и  $g^{\sigma}$ , получаем

$$g^{\varphi} = 1 + \frac{\alpha}{2}, \quad g^{\sigma} = 2. \quad (7.96)$$

Для нахождения условий устойчивости положения равновесия (7.95) нам понадобится матрица популяционных взаимодействий. Используя формулы (7.87) и (7.96), получим

$$\hat{G} = \begin{vmatrix} -\frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 3 + 2\alpha & 1 & 0 \\ \frac{1}{2} & -\frac{1}{2} & 1 & 3 + 2\alpha & 0 \\ 4 & 0 & -8 & 0 & 0 \\ 0 & 4 & 0 & -8 & 0 \\ 2 & 2 & 0 & 0 & -4 \end{vmatrix}.$$

Для устойчивости положения равновесия необходимо и достаточно, чтобы матрица  $\hat{P}\hat{G}$  имела три собственных числа с отрицательной вещественной частью. Понижая порядок матрицы  $\hat{P}\hat{G}$ , приходим к следующему



характеристическому уравнению:

$$\begin{vmatrix} -\frac{1}{2} - \lambda, & -\frac{3}{2}, & -\frac{1}{2} + \alpha \\ -1, & -3 - \lambda, & -1 \\ 1, & -1, & -3 - \lambda \end{vmatrix} = 0.$$

Решая это уравнение, получим, что необходимым и достаточным для устойчивости положения равновесия будет выполнение неравенства

$$\alpha < 0. \quad (7.97)$$

Неравенство (7.97) биологически соответствует меньшей приспособленности гомозигот по сравнению с гетерозиготами у самок. Таким образом, если (7.97) выполняется, то в популяции существует устойчивый полиморфизм. В противном случае устойчивы будут тривиальные положения равновесия, т. е. в результате эволюции в популяции останутся только гомозиготные особи одного генотипа.

### § 7.7. Положения равновесия и их устойчивость в модели, учитывающей взаимодействие отбора и миграций

Уравнения, описывающие динамику генетической структуры популяции с учетом различных областей обитания особей и миграций, имеют в соответствии с (4.78) и (4.108) следующий вид:

$$\dot{p}_i^v = \left( \sum_{\eta=1}^{\rho} \sum_{j=1}^n g_{ij}^{\eta v} \frac{p_i^{\eta} p_j^{\eta}}{n} - p_i^v g^M(p) \right) \quad (7.98)$$

$$(i = 1, \dots, n; v = 1, \dots, \rho),$$

где

$$g^M(p) = \sum_{\eta, v=1}^{\rho} \sum_{i, j=1}^n g_{ij}^{\eta v} \frac{p_i^{\eta} p_j^{\eta}}{n} - \text{приспособленность популяции,}$$

ляции,

$p_i^v$  — абсолютная частота гамет типа  $A_i$  в наше  $v$ ,

$g_{ij}^{\eta v}$  — коэффициенты приспособленности особей,  $g_{ij}^{\eta v} \geq 0$ .

В соответствии с введенной классификацией уравнения (7.98) представляют собой систему с  $\rho$  неразделяющимися классами. Переходные функции в данном случае равны

$$f_i^v(p) = \sum_{\eta=1}^{\rho} \sum_{j=1}^n g_{ij}^{v\eta} \frac{p_i^\eta p_j^\eta}{\sum_{l=1}^n p_l^\eta}. \quad (7.99)$$

Используя соотношения (4.100), связывающие абсолютные и относительные частоты, перепишем выражение (7.99) так:

$$f_i^v(p, q) = \sum_{\eta=1}^{\rho} q_i^\eta \sum_{j=1}^n g_{ij}^{v\eta} p_j^\eta, \quad (7.100)$$

причем

$$\sum_{i=1}^n q_i^v = 1 \quad (v = 1, 2, \dots, \rho).$$

Рассмотрим положения равновесия системы (7.98). Из вида функции  $f_i^v(p)$  ясно, что некоторые координаты можно положить равными нулю, а остальные находить из укороченной системы уравнений. Обратим внимание на то, что если все  $g_{ij}^{v\eta} > 0$ , то из выражения (7.100) следует, что нулевыми должны быть координаты одновременно во всех классах, т. е.  $p_i^v = q_i^v = 0$  ( $v = 1, 2, \dots, \rho$ ). Решение системы уравнений

$$f_i^v(p) = p_i^v g^M \quad (v = 1, 2, \dots, \rho; i \in \bar{L}^v), \quad (7.101)$$

определяющей координаты положения равновесия, в общем случае не представляется возможным, в каждой частной задаче она требует своего подхода.

Запишем выражение для элементов матрицы популяционных переходов  $F(p)$ :

$$f_{ij}^{v\eta} = p_i^\eta \frac{\sum_{k=1}^n (g_{ij}^{v\eta} - g_{ik}^{v\eta}) p_k^\eta}{\left(\sum_{k=1}^n p_k^\eta\right)^2} + \delta_{ij} \frac{\sum_{k=1}^n g_{ik}^{v\eta} p_k^\eta}{\sum_{k=1}^n p_k^\eta}$$

ИЛИ

$$f_{ij}^{\nu\eta} = q_i^\eta \sum_{k=1}^n (g_{ij}^{\nu\eta} - g_{ik}^{\nu\eta}) q_k^\eta + \delta_{ij} \sum_{k=1}^n g_{ik}^{\nu\eta} q_k^\eta. \quad (7.102)$$

Рассмотрим тривиальное положение равновесия  $\hat{p}_i^\eta > 0$ ,  $\hat{p}_i^\eta = 0$  и соответственно  $\hat{q}_i^\eta = 1$ ,  $\hat{q}_i^\eta = 0$  ( $\eta = 1, 2, \dots, \rho$ ;  $i \neq l$ ;  $i = 1, 2, \dots, n$ ).

В этом случае

$$\hat{f}_i^\nu = \sum_{\eta=1}^{\rho} g_{il}^{\nu\eta} \hat{p}_i^\eta.$$

Используя выражение (7.101), получим

$$\sum_{\eta=1}^{\rho} g_{il}^{\nu\eta} \hat{p}_i^\eta = \hat{p}_i^\nu \hat{g}^M \quad (\nu = 1, 2, \dots, \rho). \quad (7.103)$$

Докажем, что система (7.103) всегда имеет решение. Из (7.103) ясно, что  $\hat{p}_i^\eta$  ( $\eta = 1, 2, \dots, \rho$ ) являются координатами собственного вектора матрицы  $\|g_{il}^{\nu\eta}\|$  ( $\nu, \eta = 1, 2, \dots, \rho$ ) с собственным значением  $\lambda = \hat{g}^M$ . Так как все  $g_{il}^{\nu\eta} > 0$ , то по теореме Фробениуса матрица  $\|g_{il}^{\nu\eta}\|$  всегда имеет положительное собственное число и соответствующий этому собственному числу собственный вектор с положительными координатами, что и требовалось доказать.

Для элементов переходной матрицы, в случае тривиального положения равновесия из (7.102), получим

$$\left. \begin{aligned} \hat{f}_{ij}^{\nu\eta} &= 0 & (i \neq l; i \neq j, i, j = 1, 2, \dots, n), \\ \hat{f}_{ij}^{\nu\eta} &= (g_{ij}^{\nu\eta} - g_{il}^{\nu\eta}) & (i \neq l; j = 1, 2, \dots, n), \\ \hat{f}_{il}^{\nu\eta} &= g_{il}^{\nu\eta} & (i = 1, 2, \dots, n). \end{aligned} \right\} \quad (7.104)$$

В целях упрощения записи ограничимся случаем двух классов (ниш). Используя соотношения (7.104), выпишем

матрицы  $\hat{F}^L - \hat{g}^M I$  и  $\hat{F}^L - \hat{g}^M I$ :

$$\hat{F}^L - \hat{g}^M I =$$

$$= \begin{array}{c} \left| \begin{array}{cccc|cccc} g_{1l}^{11} - \hat{g}^M & 0 & \dots & 0 & g_{1l}^{12} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & g_{2l}^{11} - \hat{g}^M & & 0 & 0 & g_{2l}^{12} & & 0 \\ \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & g_{nl}^{11} - \hat{g}^M & 0 & 0 & \dots & g_{nl}^{12} \\ \hline g_{1l}^{21} & 0 & \dots & 0 & g_{1l}^{22} - \hat{g}^M & 0 & \dots & 0 \\ 0 & g_{2l}^{21} & & 0 & 0 & g_{2l}^{22} - \hat{g}^M & & 0 \\ \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & g_{nl}^{21} & 0 & 0 & \dots & g_{nl}^{22} - \hat{g}^M \end{array} \right|, \end{array} \quad (7.105)$$

$$\hat{F}^L - \hat{g}^M I = \begin{array}{c} \left| \begin{array}{cc} g_{ll}^{11} - \hat{g}^M & g_{ll}^{12} \\ g_{ll}^{21} & g_{ll}^{22} - \hat{g}^M \end{array} \right|. \end{array} \quad (7.106)$$

Прежде всего воспользуемся результатами § 7.3 об устойчивости в большом и выпишем достаточное условие устойчивости для переменных, соответствующих нулевым координатам положения равновесия. Из выражения (7.105) получаем

$$\hat{g}^M = \sum_{\nu, \eta=1}^{\rho} g_{ll}^{\nu\eta} \hat{p}_l^{\eta} > \sum_{\nu=1}^{\rho} g_{ll}^{\nu\eta}$$

$$(\eta = 1, 2, \dots, \rho; \quad i \neq l; \quad i = 1, 2, \dots, n).$$

Таких неравенств будет  $\rho \times (n - 1)$ . Остальные условия определяются матрицей  $\hat{G}$ .

Для получения необходимых и достаточных условий устойчивости еще более сузим задачу, а именно, будем считать, что в популяции имеется всего два типа гамет, т. е.  $(i, j = 1, 2)$ . В этом случае характеристическое уравнение с матрицей  $\hat{F}^L - \hat{g}^M I$  запишется так:

$$\left| \begin{array}{cc} (g_{il}^{11} - \hat{g}^M) - \lambda & g_{il}^{12} \\ g_{il}^{21} & (g_{il}^{22} - \hat{g}^M) - \lambda \end{array} \right| = 0 \quad (i \neq l).$$

Отсюда получаем условия отрицательности вещественных частей собственных значений в следующем виде:

$$\left. \begin{aligned} 2\hat{g}^M &> g_{il}^{12} + g_{il}^{21}, \\ (g_{il}^{11} - \hat{g}^M)(g_{il}^{22} - \hat{g}^M) &> g_{il}^{21}g_{il}^{12}, \quad i \neq l. \end{aligned} \right\} \quad (7.107)$$

Характеристическое уравнение для матрицы (7.106) имеет вид

$$\begin{vmatrix} (g_{il}^{11} - \hat{g}^M) - \lambda & g_{il}^{12} \\ g_{il}^{21} & (g_{il}^{22} - \hat{g}^M) - \lambda \end{vmatrix} = 0. \quad (7.108)$$

Для устойчивости необходимо и достаточно, чтобы одно собственное число (7.108) имело отрицательную вещественную часть. Применяя результаты § 7.2, получим

$$\lambda = (g_{il}^{22} - \hat{g}^M) - g_{il}^{12} \frac{\hat{p}_l^2}{\hat{p}_l^1}. \quad (7.109)$$

Воспользуемся теперь соотношением, которое следует из выражения (7.103):

$$\hat{g}^M = g_{il}^{vv} + \frac{\sum_{\eta \neq v} g_{il}^{v\eta} \hat{p}_l^\eta}{\hat{p}_l^v} = g_{il}^{22} + g_{il}^{21} \frac{\hat{p}_l^1}{\hat{p}_l^2}. \quad (7.110)$$

Подставляя последнее выражение в (7.108), получим

$$\lambda = -g_{il}^{21} \frac{\hat{p}_l^1}{\hat{p}_l^2} - g_{il}^{12} \frac{\hat{p}_l^2}{\hat{p}_l^1} < 0.$$

Итак, для устойчивости тривиального положения равновесия в однолокусной диаллельной популяции, размещенной в двух нишах, необходимо и достаточно выполнения неравенств (7.107).

Рассмотрим один пример, задавшись конкретным видом матрицы  $G$ . Предположим, что миграция особей осуществляется с постоянной и одинаковой интенсивностью, т. е.

$$m_{ij}^{v\eta} = m \quad \text{при} \quad v \neq \eta \quad (i, j = 1, 2)$$

и

$$m_{ij}^{vv} = 1 - m \quad (i, j = 1, 2),$$

а также что коэффициенты выживаемости гомозигот (гетерозигот) в первой нише равны между собой и равны коэффициентам выживаемости гетерозигот (гомозигот) во второй нише, т. е.

$$u_{ii}^1 = u_{jj}^1 = u_{ij}^2 = u_{ji}^2 = 1 + \alpha,$$

$$u_j^{i1} = u_{ji}^1 = u_{ii}^2 = u_{jj}^2 = 1.$$

Таким образом, при  $\alpha > 0$  гомозиготы в первой нише более жизнеспособны, чем гетерозиготы, а во второй нише при этом более жизнеспособными будут гетерозиготы. При  $\alpha < 0$  имеет место обратная ситуация. Последнее предположение будет заключаться в том, что все особи имеют одинаковую гаметопродукцию и нет дифференциальной выживаемости гамет.

При сделанных выше предположениях матрица  $G$  записывается следующим образом:

$$G = \begin{vmatrix} (1 + \alpha)(1 - m) & (1 - m) & m & (1 + \alpha)m \\ (1 - m) & (1 + \alpha)(1 - m) & (1 + \alpha)m & m \\ (1 + \alpha)m & m & (1 - m) & (1 + \alpha)(1 - m) \\ m & (1 + \alpha)m & (1 + \alpha)(1 - m) & (1 - m) \end{vmatrix}. \quad (7.111)$$

Требуется найти положения равновесия системы (7.98) с матрицей (7.111) и выяснить, каким образом устойчивость этих положений равновесия зависит от значений параметров  $m$  и  $\alpha$ .

*Тривиальные положения равновесия.* В силу симметричности задачи можно ограничиться рассмотрением одного из тривиальных положений равновесия. Пусть  $\hat{q}_1^1 = \hat{q}_1^2 = 1$ ,  $\hat{q}_2^1 = \hat{p}_2^1 = \hat{q}_2^2 = \hat{p}_2^2 = 0$ . Координаты  $\hat{p}_1^2$  и  $\hat{p}_1^1$  определяются системой (7.103). В развернутом виде она записывается так:

$$\left. \begin{aligned} g_{11}^{11} p_1^1 + g_{11}^{12} p_1^2 &= p_1^1 g^M, \\ g_{11}^{21} p_1^1 + g_{11}^{22} p_1^2 &= p_1^2 g^M. \end{aligned} \right\}$$

Подставляя сюда значения коэффициентов из (7.111), получим

$$\left. \begin{aligned} (1 + \alpha)(1 - m) p_1^1 + m p_1^2 &= p_1^1 g^M, \\ (1 + \alpha) m p_1^1 + (1 - m) p_1^2 &= p_1^2 g^M. \end{aligned} \right\} \quad (7.112)$$

Для нахождения условий устойчивости рассматриваемого положения равновесия требуется знать равновесную приспособленность популяции  $\hat{g}^M = g^M(\hat{p})$ . Как следует из системы (7.112),  $\hat{g}^M$  определяется уравнением

$$\begin{vmatrix} (1+\alpha)(1-m) - \hat{g}^M & m \\ (1+\alpha)m & (1-m) - \hat{g}^M \end{vmatrix} = 0.$$

Решая это уравнение, получим

$$\hat{g}^M = \frac{(1-m)(2+\alpha)}{2} + \kappa,$$

где

$$\kappa = \frac{1}{2} \sqrt{m^2(2+\alpha)^2 + \alpha^2(1-2m)}. \quad (7.113)$$

Условия устойчивости тривиального положения равновесия даются неравенствами (7.107). Подставив в эти неравенства значения параметров, получим, что тривиальное положение равновесия устойчиво, если выполняются следующие неравенства:

$$\left. \begin{aligned} (1-m)(2+\alpha) + 2\kappa &> (1+\alpha)m + m, \\ \left[ (1-m) - \frac{(1-m)(2+\alpha)}{2} + \kappa \right] \left[ (1+\alpha)(1-m) - \right. \\ &\left. - \frac{(1-m)(2+\alpha)}{2} + \kappa \right] > m^2(1+\alpha). \end{aligned} \right\} \quad (7.114)$$

Рассмотрим первое из неравенств (7.114). Раскрывая скобки и производя перегруппировку членов, имеем

$$(2+\alpha)(1-2m) + 2\kappa > 0. \quad (7.115)$$

Очевидно, что это неравенство выполняется при  $m < 1/2$ . При  $m > 1/2$  соотношение (7.115) эквивалентно следующему неравенству:

$$(2\kappa)^2 > [(2+\alpha)(1-2m)]^2.$$

Несложными преобразованиями, с учетом (7.113), это неравенство приводится к следующему виду:

$$4(1+\alpha)(1+3m^2-4m) + \alpha^2 m(3m-8) < 0.$$

Полученное соотношение, как нетрудно убедиться, выполняется при любых значениях параметров  $\alpha$  и  $m$  из промежутка  $-1 \leq \alpha \leq 1$ ,  $0 \leq m \leq 1$ . Таким образом,

первое из неравенств (7.114) выполняется при всех имеющих смысл значениях параметров  $\alpha$  и  $m$ . Перейдем к рассмотрению второго из неравенств (7.114). Произведя преобразования в скобках, получим, что оно эквивалентно неравенству

$$\kappa^2 > \frac{\alpha^2}{4} (1 - m)^2 + m^2 (1 + \alpha).$$

Подставляя сюда значение  $\kappa$  из (7.113) и приводя подобные члены, приходим к окончательному виду:

$$m(1 - m) > 0.$$

Очевидно, что это неравенство выполняется при  $0 < m \leq 1$  и, следовательно, всегда выполняется второе из неравенств (7.114).

Таким образом, мы доказали, что в рассматриваемой популяции при  $m > 0$  тривиальные положения равновесия всегда устойчивы независимо от значений параметра  $\alpha$ .

*Нетривиальное положение равновесия.* Уравнения, определяющие координаты нетривиального положения равновесия, как следует из (7.101), записываются следующим образом:

$$\left. \begin{aligned} q_1^1 (g_{11}^{11} p_1^1 + g_{12}^{11} p_2^1) + q_1^2 (g_{11}^{12} p_1^2 + g_{12}^{12} p_2^2) &= p_1^1 g^M(p), \\ q_2^1 (g_{21}^{11} p_1^1 + g_{22}^{11} p_2^1) + q_2^2 (g_{21}^{12} p_1^2 + g_{22}^{12} p_2^2) &= p_2^1 g^M(p), \\ q_1^1 (g_{11}^{21} p_1^1 + g_{12}^{21} p_2^1) + q_1^2 (g_{11}^{22} p_1^2 + g_{12}^{22} p_2^2) &= p_1^2 g^M(p), \\ q_2^1 (g_{21}^{21} p_1^1 + g_{22}^{21} p_2^1) + q_2^2 (g_{21}^{22} p_1^2 + g_{22}^{22} p_2^2) &= p_2^2 g^M(p). \end{aligned} \right\} \quad (7.116)$$

Подставляя в (7.116) значения параметров из (7.111), получаем

$$\left. \begin{aligned} q_1^1 [(1 + \alpha) p_1^1 + p_2^1] + q_1^2 \bar{m} [p_1^2 + p_2^2 (1 + \alpha)] &= p_1^1 \frac{g^M(p)}{(1 - m)}, \\ q_2^1 [p_1^1 + (1 + \alpha) p_2^1] + q_2^2 \bar{m} [(1 + \alpha) p_1^2 + p_2^2] &= p_2^1 \frac{g^M(p)}{(1 - m)}, \\ q_1^1 \bar{m} [(1 + \alpha) p_1^1 + p_2^1] + q_1^2 [(1 + \alpha) p_2^2 + p_1^2] &= p_1^2 \frac{g(p)}{(1 - m)}, \\ q_2^1 \bar{m} [p_1^1 + (1 + \alpha) p_2^1] + q_2^2 [p_2^2 + p_1^2 (1 + \alpha)] &= p_2^2 \frac{g(p)}{(1 - m)}, \end{aligned} \right\} \quad (7.117)$$

где  $\bar{m} = \frac{m}{1 - m}$ .



Система (7.117) имеет единственное нетривиальное решение:

$$\left. \begin{aligned} \hat{q}_1^1 &= \hat{q}_2^1 = \hat{q}_1^2 = \hat{q}_2^2 = \frac{1}{2}, \\ \hat{p}_1^1 &= \hat{p}_2^1 = \hat{p}_1^2 = \hat{p}_2^2 = \frac{1}{4}, \end{aligned} \right\} \quad (7.118)$$

причем  $\hat{g}^M = 1 + \frac{\alpha}{2}$ .

Для нахождения условий устойчивости этого положения равновесия запишем, используя формулы (7.102), матрицу  $\hat{F}^L - \hat{g}^M I$ :

$$\hat{F}^L - \hat{g}^M I = \begin{vmatrix} \frac{\alpha}{4} - m(1 + \frac{3}{4}\alpha) & -\frac{\alpha}{4}(1-m) & m(1 + \frac{\alpha}{4}) & m\frac{\alpha}{4} \\ -\frac{\alpha}{4}(1-m) & \frac{\alpha}{4} - m(1 + \frac{3}{4}\alpha) & m\frac{\alpha}{4} & m(1 + \frac{\alpha}{4}) \\ m(1 + \frac{3}{4}\alpha) & -m\frac{\alpha}{4} & -\frac{\alpha}{4} - m(1 + \frac{\alpha}{4}) & \frac{\alpha}{4}(1-m) \\ -m\frac{\alpha}{4} & m(1 + \frac{3}{4}\alpha) & \frac{\alpha}{4}(1-m) & -\frac{\alpha}{4} - m(1 + \frac{\alpha}{4}) \end{vmatrix}.$$

Используя методику, разработанную в приложении 1, понизим порядок матрицы  $\hat{F}^L - \hat{g}^M I$  на единицу. Получаем характеристическое уравнение

$$\begin{vmatrix} \frac{\alpha}{4} - c - \lambda & -\frac{\alpha}{4} & m \\ -\frac{\alpha}{4} - m & \frac{\alpha}{4} - c - m - \lambda & -m \\ c - \frac{\alpha}{4} & -\frac{\alpha}{4} & -\frac{\alpha}{2} - m - \lambda \end{vmatrix} = 0,$$

где  $c = m(1 + \alpha)$ . Отсюда находим, что для устойчивости положения равновесия необходимо и достаточно выполнения неравенства

$$m > \frac{1}{2}. \quad (7.119)$$

Таким образом, при достаточно большой интенсивности миграций в популяции устанавливается устойчивый полиморфизм.

Рассмотрим еще один пример. Пусть  $u_{11}^1 = u_{22}^2 = 1 + \alpha$ ,  $u_{22}^1 = u_{11}^2 = 1 - \alpha$ ,  $u_{12}^1 = u_{21}^1 = u_{12}^2 = u_{21}^2 = 1$ . Константы миграции будем считать равными для всех особей. При этих предположениях матрица  $G$  записывается следующим образом:

$$G = \begin{vmatrix} (1 + \alpha)(1 - m) & (1 - m) & m(1 - \alpha) & m \\ (1 - m) & (1 - \alpha)(1 - m) & m & (1 + \alpha)m \\ (1 + \alpha)m & m & (1 - m)(1 - \alpha) & (1 - m) \\ m & (1 - \alpha)m & (1 - m) & (1 + \alpha)(1 - m) \end{vmatrix}. \quad (7.120)$$

*Тривиальные положения равновесия.* Координаты тривиального положения равновесия определяются системой (7.103). Пусть  $\hat{p}_2^1 = \hat{p}_2^2 = 0$ . Тогда для  $\hat{p}_1^1$  и  $\hat{p}_1^2$  имеем

$$\left. \begin{aligned} (1 + \alpha)(1 - m) p_1^1 + m(1 - \alpha) p_1^2 &= p_1^1 g^M(p), \\ (1 + \alpha)m p_1^1 + (1 - m)(1 - \alpha) p_1^2 &= p_1^2 \hat{g}^M(p). \end{aligned} \right\} (7.121)$$

Очевидно, что при  $m > 0$  система (7.121) имеет решение  $\hat{p}_1^1 > 0$  и  $\hat{p}_1^2 > 0$ . Для нахождения критериев устойчивости этого положения равновесия нам нужно знать значение  $\hat{g}^M$ . Как следует из (7.121), это значение определяется уравнением

$$\begin{vmatrix} (1 + \alpha)(1 - m) - \hat{g}^M & m(1 - \alpha) \\ (1 - \alpha)m & (1 - m)(1 - \alpha) - \hat{g}^M \end{vmatrix} = 0, \quad (7.122)$$

откуда получим

$$\hat{g}^M = (1 - m)(1 + \vartheta), \quad (7.123)$$

где

$$\vartheta = \sqrt{1 + (1 + \alpha^2)\bar{m}^2}, \quad \bar{m} = \frac{m}{1 - m}.$$

Как следует из результатов, сформулированных в начале этого параграфа, рассматриваемое положение равновесия асимптотически устойчиво, если выполняются неравенства (7.107). Подставив в (7.107) значения параметров, получим

$$\begin{aligned} (1 - m)(1 + \vartheta) &> m, \\ [(1 - m) - (1 - m)(1 + \vartheta)]^2 &> m^2. \end{aligned}$$

Эти неравенства позволяют записать условия устойчивости тривиального положения равновесия в следующем виде:

$$|\alpha| < \frac{1-m}{m}, \quad (7.124)$$

$|\alpha|$  — абсолютная величина  $\alpha$ .

Таким образом, при небольшой интенсивности миграции в рассматриваемой популяции возможно существование устойчивого тривиального положения равновесия. Условия устойчивости второго тривиального положения равновесия в силу симметрии задачи совпадают с (7.124).

Нетривиальное положение равновесия. Координаты нетривиального положения равновесия определяются системой (7.116). В рассматриваемом случае она записывается следующим образом:

$$\left. \begin{aligned} (1-m)q_1^1[(1+\alpha)p_1^1 + p_2^1] + mq_1^2[(1-\alpha)p_1^1 + p_2^1] &= p_1^1 g^M(p), \\ (1-m)q_2^1[p_1^1 + (1-\alpha)p_2^1] + mq_2^2[p_1^1 + (1+\alpha)p_2^1] &= p_2^1 g^M(p), \\ mq_1^1[(1+\alpha)p_1^1 + p_2^1] + (1-m)q_1^2[(1-\alpha)p_1^1 + p_2^1] &= p_1^2 g^M(p), \\ mq_2^1[p_1^1 + (1-\alpha)p_2^1] + (1-m)q_2^2[p_1^1 + (1+\alpha)p_2^1] &= p_2^2 g^M(p). \end{aligned} \right\} \quad (7.125)$$

Можно показать, что эта система имеет единственное решение:

$$\left. \begin{aligned} \hat{p}_1^1 = \hat{p}_2^2 &= \frac{1}{4} + \frac{\kappa}{2}, \\ \hat{p}_1^2 = \hat{p}_2^1 &= \frac{1}{4} - \frac{\kappa}{2}, \end{aligned} \right\} \quad (7.126)$$

где

$$\kappa = \frac{-2m + \sqrt{4m^3(1-\alpha^2) + \alpha^2}}{2\alpha(1+2m)}. \quad (7.127)$$

Этому положению равновесия соответствует значение обобщенной приспособленности  $\hat{g}^M$ , равное

$$\hat{g}^M = 1 + 2\alpha\kappa. \quad (7.128)$$

Для нахождения условий устойчивости нетривиального положения равновесия запишем, используя формулы (7.102), матрицу  $F_L - \tilde{g}^M I = (FL - \hat{g}^M I) / (\frac{1}{4} - \kappa^2)$

(напомним, что в силу (7.126)  $(\frac{1}{4} - \kappa^2) > 0$ )

$$\begin{aligned} \widetilde{FL} - \widetilde{g}^M I = & \\ = & \begin{vmatrix} (1-m)(\alpha+a_1) - \widetilde{g}^M & -(1-m)\alpha & m(-\alpha+a_2) & m\alpha \\ (1-m)\alpha & (1-m)(-\alpha+a_2) - \widetilde{g}^M & -m\alpha & m(-\alpha+a_1) \\ m(\alpha+a_1) & -m\alpha & (1-m)(-\alpha+a_2) - \widetilde{g}^M & (1-m)\alpha \\ m\alpha & m(-\alpha+a_2) & -(1-m)\alpha & (1-m)(\alpha+a_1) - \widetilde{g}^M \end{vmatrix}. \end{aligned} \quad (7.129)$$

где

$$a_1 = \frac{1 + \alpha \left( \frac{1}{2} + \kappa \right)}{\left( \frac{1}{4} - \kappa^2 \right)}, \quad a_2 = \frac{1 - \alpha \left( \frac{1}{2} - \kappa \right)}{\left( \frac{1}{4} - \kappa^2 \right)}, \quad \widetilde{g}^M = \frac{\widehat{g}^M}{\left( \frac{1}{4} - \kappa^2 \right)}.$$

Прежде чем искать характеристические числа этой матрицы, преобразуем ее следующим образом. Прибавим четвертую строку к первой, а третью ко второй, а затем вычтем первый столбец из четвертого, а второй из третьего. В результате мы получим некоторую матрицу, имеющую следующую структуру:

$$\begin{vmatrix} R_1 & 0 \\ R^* & R_2 \end{vmatrix},$$

где

$$R_1 = \begin{vmatrix} (1-m)(\alpha+a_1) + m\alpha - \widetilde{g}^M & -(1-m)\alpha + m(-\alpha+a_2) \\ (1-m)\alpha + m(\alpha+a_1) & (1-m)(-\alpha+a_2) - \widetilde{g}^M - m\alpha \end{vmatrix},$$

$$R_2 = \begin{vmatrix} (1-m)(-\alpha+a_2) + m\alpha - \widetilde{g}^M & (1-m)\alpha - m(\alpha+a_1) \\ -(1-m)\alpha - m(-\alpha+a_2) & (1-m)(\alpha+a_1) - m\alpha - \widetilde{g}^M \end{vmatrix};$$

$R^*$  — некоторая матрица.

Таким образом, задача свелась к нахождению характеристических чисел двух уравнений второго порядка

$$|R_1 - \lambda I| = 0, \quad |R_2 - \lambda I| = 0.$$

Несложными преобразованиями можно показать, что эти уравнения имеют одинаковые характеристические числа, причем одно из характеристических чисел всегда

нулевое,  $\lambda_1(R_1) = \lambda_1(R_2) = 0$ , а второе равно

$$\lambda_2(R_1) = \lambda_2(R_2) = - \frac{2(\alpha\kappa + m + \alpha\kappa m)}{\left(\frac{1}{4} - \kappa\right)(1 - m)}.$$

Используя (7.127), нетрудно получить, что

$$\alpha\kappa = \frac{-m + \sqrt{4m^2(1 - \alpha^2) + \alpha^2}}{2(1 + 2m)} > 0$$

при  $-1 \leq \alpha \leq 1$ ,  $0 \leq m \leq 1$ , и, следовательно,

$$\lambda_2(R_1) = \lambda_2(R_2) < 0.$$

Таким образом, характеристический определитель уравнений первого приближения системы (7.98) с матрицей (7.120) имеет два нулевых характеристических числа и два отрицательных характеристических числа. Наличие двух нулевых характеристических чисел определяется в данном случае существованием у рассматриваемой системы двух первых линейных интегралов. Один интеграл нам уже известен, он связан с условием нормировки

$$p_1^1(t) + p_2^1(t) + p_1^2(t) + p_2^2(t) = 1.$$

Непосредственной проверкой нетрудно убедиться, что система имеет еще один первый интеграл

$$p_1^1(t) + p_2^1(t) = p_1^2(t) + p_2^2(t).$$

Из вышесказанного следует, что устойчивость нетривиального положения равновесия определяется знаком характеристических чисел  $\lambda_2(R_1)$  и  $\lambda_2(R_2)$ , которые, как это было показано, всегда отрицательны и, следовательно, нетривиальное положение равновесия всегда асимптотически устойчиво.

## НЕПРЕРЫВНАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ

До сих пор мы имели дело с моделями динамики, в которых популяция состояла из некоторого конечного числа групп. Другими словами, признак, по которому производилось объединение особей в группы, принимал конечное число значений. В то же время множество признаков, представляющих интерес с теоретической и практической точек зрения, являются по существу непрерывными, т. е. измеряются вещественными числами. К таким признакам относятся, например, возраст особей, их рост, вес и множество других важных свойств. При описании динамики структуры популяции по непрерывным признакам естественно характеризовать состояние популяции уже не конечным набором численностей групп, а непрерывной плотностью распределения численности популяции по изучаемому признаку. Математически это означает переход от обыкновенных дифференциальных уравнений к интегродифференциальным уравнениям в частных производных.

В настоящей главе мы построим и исследуем систему интегродифференциальных уравнений, описывающую динамику возрастного состава популяции. При этом возраст и время здесь считаются непрерывными переменными. Исследуется динамика возрастного состава нейтральной и лимитированной популяции в стационарной и нестационарной среде. Соответствующие результаты обобщают исследование, проведенное в главе 3. Непрерывная модель позволяет также поставить и решить ряд новых задач, которые принципиально не могут быть решены с использованием более простых моделей. К таким вопросам, например, относятся: исследование колебаний численности и структуры популяции, изучение свойств показателя роста численности популяции, изучение моментов (среднего и дисперсии) возрастного распределения в популяции. Наконец, ко всему сказанному следует добавить, что непрерывная модель обладает некоторыми чисто есте-

тическими преимуществами. Она позволяет в компактной и естественной форме изложить все основные результаты, полученные в теории возрастной структуры популяции. Поскольку возрастная структура популяции уже рассматривалась в главе 3 и многие рассуждения содержательные уже были проведены ранее, материал настоящей главы носит несколько более формальный характер.

### § 8.1. Вывод системы уравнений динамики возрастного состава популяции

Возможны два подхода к рассмотрению динамики возрастного состава популяции, связанные с выбором разных независимых переменных. Во-первых, можно зафиксировать некоторый момент времени  $t_0$  и следить за динамикой численности группы особей, родившихся при  $t = t_0$ . В этом случае все характеристики популяции были бы функциями двух независимых переменных  $t_0$  и  $t$ . Во-вторых, можно фиксировать некоторый возраст  $\tau$  и следить за изменением во времени численности популяции, «протекающей» через этот возраст. В этом случае все характеристики популяции будут функциями двух других независимых переменных  $\tau$  и  $t$ . По аналогии с механикой жидкости первый тип описания соответствует «лагранжевым», а второй — «эйлеровым» переменным. Переход от одних переменных к другим осуществляется, очевидно, по формуле:  $\tau = t - t_0$ . В настоящей главе мы будем пользоваться только эйлеровым описанием, т. е. будем считать все параметры популяции функциями возраста  $\tau$  и времени  $t$ . В каждой популяции величина возраста особей реально меняется в некоторых конечных пределах. Однако, как остроумно отмечено Феллером [4], нет никаких оснований считать, что, например, человек может дожить до двухсот лет, но не может дожить до двухсот лет плюс одна секунда. Поэтому гораздо удобнее считать возраст  $\tau$ , так же как и время  $t$ , переменной, изменяющейся от нуля до бесконечности. Как будет показано ниже, принципиальным является лишь то обстоятельство, что ограничен репродуктивный возраст.

Основной характеристикой возрастного состава популяции является возрастная плотность ее численности, лод которой будем понимать функцию двух переменных

$x(\tau, t)$  такую, что для любых двух возрастов  $\tau_1 \leq \tau_2$  численность особей с возрастом от  $\tau_1$  до  $\tau_2$  определяется по формуле

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} x(\tau, t) d\tau. \quad (8.1)$$

Если обозначить через  $X(\tau, t)$  число особей с возрастом, не превосходящим  $\tau$ , то возрастную плотность  $x(\tau, t)$  можно определить следующим образом:

$$x(\tau, t) = \frac{\partial}{\partial \tau} X(\tau, t). \quad (8.2)$$

Определим теперь основные характеристики размножения и гибели популяции — плотность рождаемости и плотность смертности. Плотностью рождаемости  $B(\tau, t)$  будем называть такую функцию возраста и времени, что для любых двух возрастов  $\tau_1, \tau_2$  и моментов времени  $t_1, t_2$  число новорожденных особей, порожденных родителями с возрастом  $\tau_1 \leq \tau \leq \tau_2$  за время  $t_1 \leq t \leq t_2$ , равно

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} \int_{t_1}^{t_2} B(\tau, t) d\tau dt. \quad (8.3)$$

Если за время от 0 до  $t$  от родителей с возрастом, не превосходящим  $\tau$ , родилось  $B$  особей, то плотность рождаемости есть

$$B(\tau, t) = \frac{\partial^2}{\partial \tau \partial t} B(\tau, t). \quad (8.4)$$

Аналогично определяется и плотность смертности

$$D(\tau, t) = \frac{\partial^2}{\partial \tau \partial t} \tilde{D}(\tau, t), \quad (8.5)$$

где  $\tilde{D}$  — численность особей возраста от 0 до  $\tau$ , выбывших из популяции за время от 0 до  $t$ . Другими словами, число особей, погибших за время  $t_1 \leq t \leq t_2$ , с возрастом  $\tau_1 \leq \tau \leq \tau_2$  есть

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} \int_{t_1}^{t_2} D(\tau, t) d\tau dt \quad (8.6)$$



при всех  $\tau_1, \tau_2, t_1, t_2$ . На протяжении ближайших параграфов, рассматривая динамику нейтральной изолированной популяции, мы будем считать величины плотности рождаемости и плотности смертности пропорциональными плотности численности популяции:

$$B(\tau, t) = b(\tau, t) x(\tau, t), \quad (8.7)$$

$$D(\tau, t) = d(\tau, t) x(\tau, t), \quad (8.8)$$

где  $b(\tau, t)$  и  $d(\tau, t)$  — соответственно коэффициенты рождаемости и смертности в популяции. Далее будут рассмотрены и некоторые более общие представления функций  $B(\tau, t)$  и  $D(\tau, t)$ .

Перейдем к выводу основной системы уравнений, описывающей динамику возрастного состава популяции. Эта система состоит из двух уравнений — уравнения рождаемости и уравнения выживаемости. Выведем сначала уравнение выживаемости. Зафиксируем некоторый возраст  $\tau > 0$  и момент времени  $t$ . При малых  $\Delta\tau$  и  $\Delta t$  с точностью до величин второго порядка малости справедливо соотношение

$$x(\tau, t + \Delta t) \Delta\tau = x(\tau - \Delta\tau, t) \Delta\tau - D(\tau, t) \Delta\tau \Delta t. \quad (8.9)$$

Это соотношение означает, что численность особей с возрастом от  $\tau$  до  $\tau + \Delta\tau$  в момент времени  $t + \Delta t$  равна численности особей в возрасте от  $\tau - \Delta\tau$  до  $\tau - \Delta\tau + \Delta\tau$  (на  $\Delta t$  моложе) и момент времени  $t$ , за вычетом особей, выбывших в этом интервале возрастов за время  $\Delta t$ . Если сократить приближенное равенство (8.9) на  $\Delta\tau$ , вычест из левой и правой частей  $x(\tau, t)$  и разделить обе части равенства на  $\Delta t$ , то получим

$$\frac{x(\tau, t + \Delta t) - x(\tau, t)}{\Delta t} = - \frac{x(\tau - \Delta\tau, t) - x(\tau, t)}{(-\Delta\tau)} - D(\tau, t).$$

В последнем равенстве перейдем к пределу при  $\Delta t \rightarrow 0$ . Тогда получим уравнение, которому удовлетворяет функция  $x(\tau, t)$  в виде

$$\frac{\partial x}{\partial t} + \frac{\partial x}{\partial \tau} = - D(\tau, t). \quad (8.10)$$

Это уравнение и будем называть уравнением выживаемости. Таким образом, уравнение выживаемости (8.10)

можно трактовать как уравнение «неразрывности» для одномерного течения жидкости с единичной скоростью при наличии распределенного «стока» с плотностью  $D(\tau, t)$ .

Для того чтобы получить уравнение рождаемости, заметим, что численность особей с возрастом от 0 до  $\Delta\tau$  в момент времени  $t$  образуется суммированием всей рождаемости как по времени, от  $t - \Delta\tau$  до  $t$ , так и по всем возрастам родителей. Таким образом, с точностью до величин второго порядка малости имеем

$$x(0, t) \Delta\tau = \int_0^{\infty} B(\tau, t) d\tau \Delta\tau, \quad (8.11)$$

Сокращая приближенное равенство (8.11) на  $\Delta\tau$  и переходя к пределу при  $\Delta\tau \rightarrow 0$ , получим уравнение рождаемости в виде

$$x(0, t) = \int_0^{\infty} B(\tau, t) d\tau. \quad (8.12)$$

Так как плотности рождаемости и смертности были приняты нами в виде (8.8), то окончательно имеем систему уравнений

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial t} + \frac{\partial x}{\partial \tau} &= -d(\tau, t)x, \\ x(0, t) &= \int_0^{\infty} b(\tau, t)x(\tau, t) d\tau \end{aligned} \right\} \quad (8.13)$$

при начальных условиях

$$x(\tau, 0) = \varphi(\tau). \quad (8.14)$$

Будем считать, что начальное возрастное распределение «согласовано» с уравнением рождаемости в том смысле, что

$$x(0, 0) = \varphi(0) = \int_0^{\infty} b(\tau, 0)\varphi(\tau) d\tau. \quad (8.15)$$

В противном случае пришлось бы считать функцию  $x(\tau, t)$  разрывной при  $t = 0$ , что внесло бы некоторые формальные трудности, ничего не меняя по существу.





Основная система уравнений (8.13), которую подлежит исследовать, принимает вид

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial t} + \frac{\partial x}{\partial \tau} &= -d(\tau)x, \\ x(0, t) &= \int_0^{\infty} b(\tau)x d\tau, \\ x(\tau, 0) &= \varphi(\tau). \end{aligned} \right\} \quad (8.20)$$

Сведем задачу интегрирования системы (8.20) к решению интегрального уравнения восстановления [2]. Прежде всего обратим внимание на то, что общее решение уравнения выживаемости можно записать в виде

$$x(\tau, t) = \Omega(t - \tau) e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi}, \quad (8.21)$$

где  $\Omega$  — некоторая функция, имеющая ясный биологический смысл. Действительно, из (8.21) найдем

$$x(0, t) = \Omega(t),$$

т. е.  $\Omega(t)$  — плотность численности новорожденных особей в момент времени  $t$ .

Введем некоторые вспомогательные обозначения:

$$\begin{aligned} K(\tau) &= b(\tau) e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi}, \\ \tilde{\varphi}(\tau) &= g(\tau) e^{\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi}. \end{aligned}$$

Функция  $K(\tau)$  играет во всех дальнейших построениях существенную роль. Она характеризует репродуктивные свойства популяции в целом, соединяя в себе как характеристики рождаемости, так и характеристики выживаемости. Многие важные черты динамики возрастной структуры популяции будут определяться не распределениями  $b(\tau)$  и  $d(\tau)$  в отдельности, а функцией  $K(\tau)$ .

Подставим теперь общее решение уравнения выживаемости (8.21) в уравнение рождаемости и в начальное

условие. Получим

$$\left. \begin{aligned} \Omega(t) &= \int_0^{\infty} b(\tau) e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi} \Omega(t-\tau) d\tau, \\ \Omega(-\tau) &= \varphi(\tau) e^{\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi}, \end{aligned} \right\} \quad (8.22)$$

или с учетом введенных обозначений

$$\left. \begin{aligned} \Omega(t) &= \int_0^{\infty} K(\tau) \Omega(t-\tau) d\tau, \\ \Omega(-\tau) &= \tilde{\varphi}(\tau). \end{aligned} \right\} \quad (8.23)$$

Представим интеграл в последнем выражении в виде суммы  $\int_0^{\infty} = \int_0^t + \int_t^{\infty}$ . Тогда в силу того, что  $t < \tau < \infty$ , имеем  $t - \tau < 0$ , и второе соотношение (8.23) дает

$$\int_t^{\infty} K(\tau) \Omega(t-\tau) d\tau = \int_t^{\infty} K(\tau) \tilde{\varphi}(\tau-t) d\tau. \quad (8.24)$$

Обозначим это выражение через  $\Psi(t)$ .

Из выражения (8.23) с учетом (8.24) получаем окончательно интегральное уравнение

$$\Omega(t) = \int_0^t K(\tau) \Omega(t-\tau) d\tau + \Psi(t), \quad (8.25)$$

которое и носит название уравнения восстановления.

Применим к уравнению (8.25) преобразование Лапласа. Обозначим изображение по Лапласу функций  $\Omega$ ,  $K$ ,  $\Psi$  через  $\Omega^*$ ,  $K^*$ ,  $\Psi^*$ . Тогда, согласно теореме о свертке, имеем

$$\Omega^* = K^* \Omega^* + \Psi^*.$$

Изображение по Лапласу функции  $\Omega$  определится, очевидно, следующим образом:

$$\Omega^* = \frac{\Psi^*}{1 - K^*}. \quad (8.26)$$

Так как  $\Omega^*(s)$  — мероморфная функция, то ее оригинал по теореме разложения определится в следующем виде:

$$\Omega(t) = \sum_{i=1}^{\infty} c_i e^{\lambda_i t}, \quad (8.27)$$

где  $\lambda_i$  — полюсы функции комплексного переменного  $\Omega^*(s)$  (нетрудно показать, что это простые полюсы), а  $c_i$  — вычеты функции  $\Omega^*(s)$  в соответствующих полюсах [5]:

$$c_i = \operatorname{res}_{\lambda_i} \Omega^*(s).$$

Окончательно решение системы уравнений (8.20) получается подстановкой выражения для функции  $\Omega$  (8.27) в общее решение (8.21), т. е.

$$x(\tau, t) = e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi} \sum_{i=1}^{\infty} c_i e^{\lambda_i(t-\tau)}. \quad (8.28)$$

Рассмотрим теперь некоторые качественные свойства полученного решения. Для этого изучим расположение чисел  $\lambda_i$  на комплексной плоскости. Величины  $\lambda_i$  — корни уравнения

$$1 - K^*(\xi) = 0$$

или в более подробной записи:

$$F(\xi) = 1 - \int_0^{\infty} e^{-\xi\tau} K(\tau) d\tau = 0. \quad (8.29)$$

По биологическому смыслу  $K(\tau)$  — неотрицательная функция, равная нулю вне некоторого интервала, так что интеграл в (8.29) всегда имеет смысл. Функция  $1 - K^*(\xi)$  имеет бесконечное число корней, как целая функция сверхстепенного порядка роста [3]. Нетрудно видеть, что каждому корню  $\lambda_i$  соответствует комплексно-сопряженный ему корень  $\bar{\lambda}_i$ . Таким образом, выражение (8.28), как и следовало ожидать, является вещественным. Функция  $F(\xi)$  монотонна на вещественной оси и меняется от 1 до  $-\infty$ . Следовательно, среди корней уравнения (8.29) имеется единственный вещественный корень  $\lambda_{\max}$ . Покажем, что вещественные части всех остальных корней

$\lambda_i$  меньше  $\lambda_{\max}$ . Действительно, пусть  $\lambda_i$  — некоторый корень уравнения (8.29), причем  $\lambda_i \neq \lambda_{\max}$ . Пусть  $\lambda_i = \alpha_i + j\omega_i$ . Тогда, рассмотрев вещественную проекцию уравнения (8.29), получим

$$\int_0^{\infty} K(\tau) e^{-\alpha_i \tau} \cos \omega_i \tau d\tau = 1. \quad (8.30)$$

Приведем далее следующую оценку:

$$\int_0^{\infty} K(\tau) e^{-\alpha_i \tau} \cos \omega_i \tau d\tau < \int_0^{\infty} K(\tau) e^{-\alpha_i \tau} d\tau. \quad (8.31)$$

Вычитая из (8.30) (8.31), получим

$$1 - K^*(\alpha_i) < 0,$$

откуда из монотонности  $K^*(\zeta)$  на вещественной оси следует требуемое неравенство

$$\alpha_i < \lambda \quad (i = 2, 3, \dots). \quad (8.32)$$

Все приведенные рассуждения справедливы при достаточно гладких функциях  $K(\tau)$ . В случае же, когда  $K(\tau)$  равна  $\delta$ -функции Дирака, возможно достижение равенства  $\alpha_i = \lambda$ . Этот специальный случай представляет определенный интерес, так как он описывает ситуацию, соответствующую однократному размножению. Его рассмотрение мы отложим до следующего параграфа, где он будет исследован отдельно в связи с изучением колебаний возрастного состава и численности популяции.

Итак, будем считать, что функция  $K(\tau)$  является достаточно гладкой и имеют место строгие неравенства (8.32). Остановимся на асимптотическом поведении решения (8.28). В силу неравенств (8.32) в этом решении при больших значениях  $t$  можно пренебречь всеми членами суммы, кроме главного члена  $ce^{-\lambda_{\max}(t-\tau)}$ . Следовательно, получим при  $t \rightarrow \infty$

$$x(\tau, t) \approx ce^{\lambda_{\max} t} e^{-\lambda_{\max} \tau - \int_0^{\tau} d(\zeta) d\zeta}. \quad (8.33)$$

Для того чтобы последняя формула имела смысл, необходимо показать, что коэффициент  $c$  при  $e^{\lambda_{\max} t}$



в разложении (8.28) положителен. Действительно, по теореме разложения  $c$  есть вычет  $\Omega^*(\zeta)$  в полюсе  $\zeta = \lambda_{\max}$ . Так как это простой полюс, то

$$c = \operatorname{res}_{\lambda_{\max}} \Omega^*(\zeta) = \frac{\Psi^*(\lambda_{\max})}{-\left. \frac{dK^*}{d\zeta} \right|_{\zeta=\lambda_{\max}}}.$$

Далее

$$\Psi^*(\lambda_{\max}) = \int_0^{\infty} e^{-\lambda_{\max}t} \int_0^{\infty} K(\tau) \tilde{\varphi}(\tau - t) dt > 0,$$

так как подынтегральная функция положительна, а

$$\left. \frac{dK^*}{d\zeta} \right|_{p=\lambda_{\max}} = - \int_0^{\infty} \tau K(\tau) e^{-\lambda_{\max}\tau} d\tau < 0.$$

Следовательно,  $c > 0$ , что и требовалось доказать.

Знак  $\lambda_{\max}$  определяет рост или гибель популяции. Случай  $\lambda_{\max} = 0$  соответствует асимптотически равновесной численности

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(\tau, t) = ce^{-\int_0^{\tau} d(\tau) d\tau}. \quad (8.34)$$

Из свойства монотонности функции  $K^*(p)$  на вещественной оси легко получить простой критерий для определения знака  $\lambda_{\max}$ , т. е. для определения того, растет популяция или гибнет. Если  $\int_0^{\infty} K(\tau) d\tau > 1$ , то популяция

растет; если  $\int_0^{\infty} K(\tau) d\tau < 1$ , то популяция гибнет, при

$\int_0^{\infty} K(\tau) d\tau = 1$  численность популяции устанавливается к некоторому постоянному уровню. Величина  $\lambda_{\max}$  является важной характеристикой популяции. По сути дела это есть не что иное, как равновесная приспособленность популяции — показатель экспоненты размножения — гибели. Ввиду особой важности этой величины изучению некоторых ее свойств будет далее посвящен специальный параграф.

### § 8.3. Колебания численности и возрастного состава популяции

Существует обширная биологическая литература, посвященная колебательным явлениям в динамике численности популяций. Разработан ряд математических моделей, выявляющих существо разнообразных межвидовых и внутривидовых механизмов, приводящих к колебательному характеру изменения численности популяций во времени. К их числу относятся модели колебания численности популяции в силу периодических изменений параметров среды обитания, модели колебаний численности вследствие определенного характера межвидовых отношений и т. д. Кроме того, колебания численности популяции могут быть вызваны неравновесностью возрастной структуры популяции. На этом типе колебаний мы остановимся подробнее, поскольку он имеет непосредственное отношение к содержанию настоящей главы.

Представим общее решение (8.28), описывающее динамику возрастного состава популяции, в виде

$$x(\tau, t) = e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi} \left[ ce^{\lambda \max(t-\tau)} + \sum_{i=2}^{\infty} c_i e^{\alpha_i t(t-\tau)} \cos \omega_i(t-\tau) \right]. \quad (8.35)$$

Здесь  $\alpha_i$  и  $\omega_i$  — вещественные и мнимые части комплексных корней уравнения (8.29), т. е.  $\alpha_i$  и  $\omega_i$  удовлетворяют системе уравнений

$$\left. \begin{aligned} \int_0^{\infty} K(\tau) e^{-\alpha\tau} \cos \omega\tau d\tau &= 1, \\ \int_0^{\infty} K(\tau) e^{-\alpha\tau} \sin \omega\tau d\tau &= 0. \end{aligned} \right\} \quad (8.36)$$

Коэффициенты  $c_i$  определяются начальным распределением по возрастам  $g(\tau)$ . Действительно, из (8.20) имеем

$$x(\tau, 0) = e^{-\int_0^{\tau} d(\xi) d\xi} \left[ ce^{-\lambda \max \tau} + \sum_{i=2}^{\infty} c_i e^{\alpha_i \tau} \cos \omega_i \tau \right] = \varphi(\tau). \quad (8.37)$$

Другими словами, коэффициенты  $c_1, c_2, \dots$  есть коэффициенты разложения функции  $\varphi(\tau) e^{\int_0^\tau d(\zeta) d\zeta}$  в ряд по экспонентам с показателями  $\lambda_{\max}, \lambda_2, \lambda_3$ .

Если начальное распределение возрастов совпадает с асимптотическим (см. (8.33)), т. е.

$$\varphi(\tau) = c e^{-\lambda_{\max} \tau - \int_0^\tau d(\zeta) d\zeta},$$

то в последнем разложении все коэффициенты  $c_2, c_3, \dots$  обращаются в нуль, и следовательно, имеем «чисто» экспоненциальное изменение всего возрастного состава и численности с показателем  $\lambda_{\max}$ . Действительно, для общей численности популяции в этом случае найдем

$$N(t) = \int_0^\infty x(\tau, t) d\tau = \int_0^\infty \varphi(\tau) d\tau e^{\lambda_{\max} t} = N(0) e^{\lambda_{\max} t}.$$

Таким образом, при равновесном возрастном составе численность популяции описывается той же зависимостью, что и без учета возрастного состава. Если же начальное распределение  $\varphi(\tau)$  отлично от равновесного, то для общей численности  $N$  справедливо равенство

$$N(t) = \bar{c} e^{\lambda_{\max} t} + \sum_{i=2}^{\infty} c_i e^{\lambda_i t},$$

где

$$\left. \begin{aligned} \bar{c} &= c \int_0^\infty e^{-\lambda_{\max} \tau - \int_0^\tau d(\zeta) d\zeta} d\tau, \\ c_j &= c_j \int_0^\infty e^{-\lambda_j \tau - \int_0^\tau d(\zeta) d\zeta} d\tau. \end{aligned} \right\}$$

Набор чисел  $\omega_j$  — мнимых частей корней уравнения (8.29) или, что то же самое, корней системы уравнений (8.36) — спектр возможных частот колебаний возрастного состава и численности популяции. Периоды этих

колебаний  $T_j$  определяются, очевидно, по формуле

$$T_j = \frac{2\pi}{\omega_j}.$$

Большие частоты, конечно, не имеют биологического смысла. Наиболее заметным будет колебание с малыми частотами, т. е. с большими периодами. Попробуем оценить величину максимально возможного периода колебаний. Для этого предположим, что функция  $K(\tau)$  сосредоточена на промежутке возрастов  $\tau_1 \leq \tau \leq \tau_2$ , где  $\tau_1$  — возраст половой зрелости ( $\tau_1 > 0$ ), а  $\tau_2$  — возраст, при котором особи данной популяции перестают размножаться. Тогда из второго уравнения системы (8.36) имеем

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} K(\tau) e^{-\alpha\tau} \sin \omega\tau \, d\tau = 0.$$

Поскольку  $K(\tau) \geq 0$  на промежутке  $(\tau_1, \tau_2)$ , то  $\sin \omega\tau$  должен хотя бы один раз изменить знак на этом промежутке. Из этого требования получаем оценку максимального периода колебаний

$$T_{\max} \leq 2\tau_2. \quad (8.38)$$

Оценка может быть уточнена, если известен явный вид функции  $K(\tau)$  или какие-либо ее дополнительные свойства.

Рассмотрим теперь случай однократного размножения. Примем функцию  $K(\tau)$  в виде

$$K(\tau) = c\delta(\tau - \tau_0),$$

где  $c$  — постоянное число,  $\tau_0$  — возраст размножения,  $\delta(\tau)$  — дельта-функция Дирака, т. е. функция, удовлетворяющая условиям

$$\delta(\tau) = \begin{cases} 0 & \text{при } \tau \neq 0, \\ \infty & \text{при } \tau = 0 \end{cases} \quad \left( \text{причем } \int_{-\infty}^{\infty} \delta(\tau) d\tau = 1 \right).$$

Пусть  $c = 1$ . Нетрудно видеть, что в этом случае  $\lambda_{\max} = 0$ . Тогда из уравнения (8.29) имеем

$$e^{-\lambda\tau_0} - 1 = 0.$$

Спектр частот в этом случае определяется по формуле

$$\omega_i = \frac{2\pi i}{\tau_0}, \quad i = 1, 2, \dots$$

Максимальный период колебаний в данном случае в точности равен  $\tau_0$ , а динамика возрастного состава представляет собой незатухающие колебания:

$$x(\tau, t) = e^{-\int_0^\tau d(t)dt} \sum_{i=0}^{\infty} c_i \cos \frac{2\pi i}{\tau_0} (t - \tau),$$

где  $c_0, c_1, \dots$  — коэффициенты разложения функции  $\tilde{\varphi}(\tau)$  в ряд Фурье по косинусам.

Попытаемся сравнить частоты колебаний, полученные теоретически, с реальными данными. Динамика уловов лососевых рыб в дальневосточных морях СССР указывает на период колебаний численности порядка 3—4 лет. Лососевые — вид, для которого характерно однократное размножение. Величина периода колебаний соответствует теоретически вычисленному значению для  $T = \tau_0$ . Ряд данных по колебаниям численности грызунов также показывает, что величина периода колебаний численности имеет порядок продолжительности жизни особей одного поколения. Этот факт хорошо согласуется с оценкой (8.38).

Разумеется, в действительности колебания численности естественных популяций гораздо сложнее, чем это следует из построенной модели или других возможных механизмов, перечисленных в начале настоящего параграфа. Можно предположить, что реальные колебания вызваны совокупным действием ряда механизмов. Поэтому особый интерес представляет теоретическое изучение моделей, учитывающих несколько из известных причин возникновения колебаний, например модели взаимодействия популяций хищника и жертвы с учетом их возрастного состава. Исследование, проведенное в настоящем параграфе, позволяет утверждать, что во многих случаях реальные колебания численности популяций могут быть объяснены неравновесностью ее возрастного состава.

#### § 8.4. Некоторые свойства величины равновесной приспособленности популяции

В § 8.2 было обращено внимание на важность параметра  $\lambda_{\max}$  для характеристики динамики численности популяции и было показано, что  $\lambda_{\max}$  является единственным вещественным корнем уравнения

$$\int_0^{\infty} K(\tau) e^{-\lambda\tau} d\tau = 1. \quad (8.39)$$

Величину  $\lambda_{\max}$  — показателя экспоненциального изменения численности популяции — в соответствии с принятой в главе 2 терминологией можно назвать равновесной приспособленностью популяции. Действительно, она характеризует относительную скорость прироста численности популяции при равновесной возрастной структуре.

Уравнение (8.39) впервые встречается еще в монографии Фишера [6]. Если предположить, что величины коэффициентов рождаемости  $b(\tau)$  и смертности  $d(\tau)$  постоянны, то функция  $K(\tau)$  примет вид

$$K(\tau) = be^{-d\tau}.$$

В этом случае из (8.39) находим

$$\lambda = b - d.$$

Более сложным является случай, когда рождаемость сосредоточена на конечном возрастном интервале  $(\tau_1, \tau_2)$  — репродуктивном промежутке.

Рассмотрим, каким образом размеры репродуктивного промежутка влияют на величину  $\lambda$ . Введем дополнительные упрощающие предположения. Будем считать коэффициент смертности постоянным, что соответствует экспоненциальному возрастному распределению. Величину коэффициента рождаемости примем также постоянной внутри репродуктивного промежутка и нулем — вне этого промежутка:

$$b(\tau) = \begin{cases} 0 & \text{при } 0 \leq \tau \leq \tau_1 \quad (\text{пререпродуктивный период}), \\ b & \text{при } \tau_1 \leq \tau \leq \tau_2 \quad (\text{репродуктивный период}), \\ 0 & \text{при } \tau_2 \leq \tau \leq \infty \quad (\text{пострепродуктивный период}). \end{cases}$$

В этих предположениях уравнение (8.39) примет вид

$$b \int_{\tau_1}^{\tau_2} e^{-(d+\lambda)\tau} d\tau = 1. \quad (8.40)$$

Отметим, что нам достаточно было предположить постоянство коэффициента смертности только на репродуктивном периоде. Смертность в пререпродуктивном периоде приводит фактически к уменьшению величины  $b$ . При этом интересно отметить, что на величину  $\lambda_{\max}$  не влияет форма распределения смертности в пререпродуктивный

период, а имеет значение только величина  $\int_0^{\tau_1} d(\zeta) d\zeta$ ,

т. е. общая смертность в возрасте от 0 до  $\tau_1$ . Величина же коэффициента смертности в пострепродуктивный период вообще не влияет на величину  $\lambda_{\max}$ . С точки зрения динамики возрастного состава нейтральной популяции пострепродуктивный период вообще не имеет значения. На это обстоятельство было обращено внимание еще в § 3.3. Интересно, что в большинстве естественных популяций особи практически никогда не доживают до пострепродуктивного периода. Исключение составляют, быть может, некоторые высшие животные и человек. Здесь, однако, вступают в силу социальные закономерности, которые совершенно не учитываются в построенной модели.

Вычислим из последнего уравнения частные производные  $\frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_1}$  и  $\frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_2}$ , характеризующие влияние изменений размеров репродуктивного промежутка на величину  $\lambda$ :

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_2} &= \frac{-e^{-(d+\lambda_{\max})\tau_1}}{\int_{\tau_1}^{\tau_2} \tau e^{-(d+\lambda_{\max})\tau} d\tau}, \\ \frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_1} &= \frac{e^{-(d+\lambda_{\max})\tau_2}}{\int_{\tau_1}^{\tau_2} \tau e^{-(d+\lambda_{\max})\tau} d\tau}. \end{aligned} \right\} \quad (8.41)$$

Знаки частных производных, конечно, имеют естественный биологический смысл. От удлинения репродуктивного промежутка  $\lambda_{\max}$  увеличивается, от уменьше-

ния — уменьшается. При этом изменение возраста половой зрелости  $\tau_1$  оказывает большее влияние на величину  $\lambda_{\max}$ , чем соответствующее изменение величины  $\tau_2$ . Действительно, из (8.41) имеем

$$\left| \frac{\frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_1}}{\frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_2}} \right| = e^{(d+\lambda_{\max})(\tau_2-\tau_1)} > 1.$$

Отношение частных производных  $\frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_1}$  и  $\frac{\partial \lambda_{\max}}{\partial \tau_2}$  экспоненциально растет с ростом длины репродуктивного промежутка ( $\tau_2 - \tau_1$ ). (Разумеется, речь идет о случае, когда  $d + \lambda_{\max} > 0$ .)

Исследуем теперь более подробно зависимость  $\lambda$  от параметров  $b$ ,  $d$ ,  $\tau_1$  и  $\tau_2$ . Для этого введем новую переменную  $\zeta = b\tau$  и  $\vartheta = \frac{d+\lambda}{b}$ . Тогда уравнение (8.40) можно будет переписать в виде

$$\int_{b\tau_1}^{b\tau_2} e^{-\vartheta\zeta} d\zeta = 1.$$

Последнее уравнение определяет неявную безразмерную зависимость

$$\vartheta = \vartheta(b\tau_1, b\tau_2).$$

В силу определения величины  $\vartheta$  получаем для  $\lambda_{\max}$  выражение

$$\lambda_{\max} = b\vartheta - d. \quad (8.42)$$

Функция  $\vartheta$  принимает значение от 0 до 1. Легко видеть, что  $\vartheta \rightarrow 1$  при  $\tau_1 \rightarrow 0$ ,  $\tau_2 \rightarrow \infty$ . Таким образом, представление (8.42) обобщает обычное выражение  $\lambda = b - d$  с учетом размеров репродуктивного промежутка. Оно позволяет, зная средний коэффициент рождаемости на единицу возраста родителей  $b$ , средний (на единицу возраста) коэффициент смертности и размеры репродуктивного промежутка  $\tau_1$  и  $\tau_2$ , вычислять величину равновесной приспособленности популяции  $\lambda_{\max}$ . Значения функции поправок представлены в табл. 8.1. Для удобства представления данных в качестве аргументов



Таблица 8.1

Значения функции  $\Phi$  ( $\rho_1$ ,  $\rho_2$ ) (в процентах)

	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34	36	
0	79,7	98,0	99,7	99,9	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
2	23,4	36,9	40,5	41,8	42,3	42,5	42,6	42,6	42,6	42,6	42,6	42,6	42,6	42,6	42,6	42,6	42,6	42,6	42,6
4	13,9	23,7	27,1	28,6	29,3	29,7	29,8	29,9	30,0	30,0	30,0	30,0	30,0	30,0	30,0	30,0	30,0	30,0	30,0
6	9,9	17,6	20,6	22,0	22,8	23,2	23,5	23,6	23,7	23,8	23,8	23,8	23,8	23,9	23,9	23,9	23,9	23,9	23,9
8	7,7	14,0	16,7	18,0	18,8	19,3	19,6	19,7	19,8	19,9	20,0	20,0	20,0	20,0	20,0	20,1	20,1	20,1	20,1
10	6,3	11,6	14,0	15,3	16,0	16,5	16,8	17,0	17,2	17,2	17,3	17,4	17,4	17,4	17,4	17,4	17,4	17,4	17,4
12	5,3	9,9	12,1	13,3	14,0	14,5	14,8	15,0	15,2	15,2	15,3	15,4	15,4	15,4	15,4	15,5	15,5	15,5	15,5
14	4,6	8,7	10,6	11,8	12,4	12,9	13,2	13,4	13,6	13,7	13,8	13,8	13,8	13,9	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0
16	4,1	7,7	9,5	10,5	11,2	11,7	12,0	12,2	12,4	12,5	12,6	12,6	12,7	12,7	12,7	12,8	12,8	12,8	12,8
18	3,6	6,9	8,6	9,6	10,2	10,6	10,9	11,2	11,3	11,4	11,5	11,6	11,7	11,7	11,7	11,8	11,8	11,8	11,8
20	3,3	6,3	7,8	8,7	9,3	9,8	10,1	10,3	10,5	10,6	10,7	10,7	10,8	10,9	10,9	10,9	10,9	10,9	11,0
22	3,0	5,8	7,2	8,1	8,6	9,0	9,3	9,6	9,7	9,8	9,9	10,0	10,1	10,1	10,2	10,2	10,2	10,2	10,2
24	2,8	5,3	6,7	7,5	8,0	8,4	8,7	8,9	9,1	9,2	9,3	9,4	9,4	9,5	9,5	9,6	9,6	9,6	9,6
26	2,6	5,0	6,2	7,0	7,5	7,9	8,2	8,4	8,5	8,7	8,8	8,8	8,9	8,9	9,0	9,0	9,1	9,1	9,1
28	2,4	4,6	5,8	6,5	7,0	7,4	7,7	7,9	8,0	8,2	8,3	8,3	8,4	8,5	8,5	8,5	8,6	8,6	8,6
30	2,2	4,3	5,4	6,1	6,6	7,0	7,2	7,4	7,6	7,7	7,8	7,9	8,0	8,0	8,1	8,1	8,1	8,1	8,2
32	2,1	4,1	5,1	5,8	6,3	6,6	6,9	7,1	7,3	7,3	7,4	7,5	7,6	7,6	7,7	7,7	7,7	7,8	7,8
34	2,0	3,9	4,9	5,5	5,9	6,3	6,5	6,7	6,9	7,0	7,1	7,2	7,2	7,3	7,3	7,4	7,4	7,4	7,4
36	1,8	3,5	4,4	5,0	5,4	5,7	5,9	6,1	6,3	6,4	6,5	6,6	6,6	6,7	6,7	6,8	6,8	6,8	6,8
38	1,8	3,5	4,4	5,0	5,4	5,7	5,9	6,1	6,3	6,4	6,5	6,6	6,6	6,7	6,7	6,8	6,8	6,8	6,8
40	1,7	3,3	4,2	4,7	5,1	5,4	5,7	5,9	6,0	6,1	6,2	6,3	6,3	6,4	6,5	6,5	6,5	6,5	6,6
42	1,6	3,2	4,0	4,5	4,9	5,2	5,4	5,6	5,8	5,9	6,0	6,0	6,1	6,2	6,2	6,3	6,3	6,3	6,3
44	1,5	3,0	3,8	4,3	4,7	5,0	5,2	5,4	5,5	5,6	5,7	5,8	5,9	5,9	6,0	6,0	6,1	6,1	6,1

Таблица 8.1 (продолжение)

	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34	36
46	1,5	2,9	3,7	4,2	4,5	4,8	5,0	5,2	5,3	5,4	5,5	5,6	5,7	5,7	5,8	5,8	5,8	5,9
48	1,4	2,8	3,5	4,0	4,4	4,6	4,8	5,0	5,1	5,2	5,3	5,4	5,5	5,5	5,6	5,6	5,7	5,7
50	1,4	2,7	3,4	3,9	4,2	4,4	4,5	4,8	4,9	4,9	5,0	5,1	5,1	5,2	5,4	5,4	5,5	5,5
52	1,3	2,6	3,3	3,8	4,0	4,3	4,4	4,6	4,7	4,8	4,9	4,9	5,0	5,0	5,3	5,3	5,3	5,3
54	1,3	2,5	3,1	3,6	3,9	4,2	4,4	4,5	4,5	4,6	4,7	4,7	4,8	4,8	5,1	5,1	5,1	5,0
56	1,2	2,4	2,9	3,4	3,7	3,9	4,1	4,3	4,4	4,5	4,5	4,6	4,7	4,7	4,8	4,8	4,8	4,9
58	1,2	2,3	2,8	3,3	3,5	3,8	4,0	4,1	4,2	4,3	4,4	4,5	4,6	4,6	4,6	4,7	4,7	4,7
60	1,1	2,2	2,7	3,2	3,4	3,7	3,8	4,0	4,1	4,2	4,3	4,3	4,4	4,5	4,5	4,5	4,6	4,6
62	1,1	2,2	2,7	3,1	3,3	3,6	3,7	3,9	4,0	4,1	4,2	4,2	4,3	4,3	4,4	4,4	4,5	4,5
64	1,1	2,1	2,6	3,0	3,2	3,5	3,6	3,8	3,9	4,0	4,1	4,1	4,2	4,2	4,3	4,3	4,4	4,4
66	1,0	2,0	2,5	2,9	3,2	3,4	3,5	3,7	3,8	3,9	4,0	4,0	4,1	4,1	4,2	4,2	4,3	4,3
68	1,0	2,0	2,5	2,8	3,1	3,3	3,4	3,6	3,7	3,8	3,9	3,9	4,0	4,0	4,1	4,1	4,2	4,2
70	1,0	1,9	2,4	2,7	3,0	3,2	3,3	3,5	3,6	3,7	3,8	3,8	3,9	3,9	4,0	4,0	4,0	4,1
72	0,9	1,9	2,3	2,6	2,9	3,1	3,2	3,4	3,5	3,6	3,7	3,7	3,8	3,8	3,9	3,9	3,9	4,0
74	0,9	1,8	2,2	2,5	2,8	3,0	3,1	3,3	3,4	3,5	3,6	3,6	3,7	3,7	3,8	3,8	3,8	3,9
76	0,9	1,8	2,2	2,5	2,8	3,0	3,1	3,3	3,4	3,5	3,6	3,6	3,7	3,7	3,8	3,8	3,8	3,9
78	0,9	1,7	2,2	2,5	2,8	3,0	3,1	3,2	3,3	3,4	3,5	3,5	3,6	3,6	3,7	3,7	3,7	3,8
80	0,9	1,7	2,2	2,5	2,8	3,0	3,0	3,1	3,2	3,3	3,4	3,4	3,5	3,6	3,6	3,6	3,7	3,8
82	0,8	1,6	2,1	2,4	2,7	2,8	2,9	3,0	3,1	3,2	3,3	3,3	3,4	3,5	3,5	3,6	3,6	3,7
84	0,8	1,6	2,0	2,3	2,6	2,8	2,9	3,0	3,1	3,2	3,3	3,3	3,4	3,5	3,5	3,5	3,6	3,6
86	0,8	1,5	2,0	2,3	2,6	2,7	2,8	2,9	3,0	3,1	3,2	3,2	3,3	3,4	3,4	3,4	3,5	3,5
88	0,8	1,5	1,9	2,2	2,5	2,6	2,7	2,8	2,9	3,0	3,1	3,2	3,2	3,3	3,3	3,3	3,4	3,4
90	0,8	1,5	1,9	2,2	2,4	2,6	2,7	2,8	2,9	3,0	3,1	3,1	3,2	3,2	3,3	3,3	3,3	3,4
92	0,7	1,5	1,9	2,2	2,4	2,6	2,7	2,8	2,9	3,0	3,1	3,1	3,2	3,2	3,2	3,2	3,3	3,3
94	0,7	1,4	1,8	2,1	2,4	2,5	2,6	2,7	2,8	2,9	3,0	3,0	3,1	3,1	3,2	3,2	3,2	3,3
96	0,7	1,4	1,8	2,1	2,3	2,4	2,6	2,7	2,8	2,8	2,9	3,0	3,0	3,0	3,1	3,1	3,1	3,2

выбраны величины

$$\rho_1 = b\tau_1, \quad \rho_2 = b(\tau_2 - \tau_1),$$

а значения функции  $\psi$  ( $\rho_1, \rho_2$ ) выражены в процентах.

### § 8.5. Моменты возрастного распределения

Если нормировать плотность возрастного распределения  $x(\tau, t)$  следующим образом:

$$p(\tau, t) = \frac{x(\tau, t)}{\int_0^{\infty} x(\tau, t) d\tau} = \frac{x(\tau, t)}{N(t)}, \quad (8.43)$$

то функцию  $p(\tau, t)$  можно считать функцией плотности распределения вероятности того, что произвольно выбранная особь имеет возраст  $\tau$  в момент времени  $t$ . Проинтегрировав уравнение выживаемости по  $\tau$  от 0 до  $\infty$ , имеем

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_0^{\infty} x(\tau, t) d\tau + x(\infty, t) - x(0, t) = - \int_0^{\infty} d(\tau) x d\tau, \quad (8.44)$$

Естественно считать, что плотность численности особей с бесконечным возрастом равна нулю, т. е.  $x(\infty, t) = 0$ . Подставляя  $x(0, t)$  из уравнения рождаемости, получим

$$\frac{dN}{dt} = \int_0^{\infty} [b(\tau) - d(\tau)] x(\tau, t) d\tau \quad (8.45)$$

или с учетом (8.43)

$$\frac{dN}{dt} = \left\{ \int_0^{\infty} [b(\tau) - d(\tau)] p(\tau, t) d\tau \right\} N. \quad (8.46)$$

Таким образом, приспособленность популяции есть разность между средним значением коэффициента рождаемости и средним значением коэффициента смертности.

Получим уравнение, которому удовлетворяет плотность распределения  $p(\tau, t)$ . Для этого продифференцируем

функцию  $p(\tau, t)$  по времени и используем основную систему уравнений и соотношение (8.46). Получим

$$\frac{\partial p}{\partial t} = \frac{\frac{\partial x}{\partial t} N - \frac{\partial N}{\partial t} x}{N^2} = \frac{1}{N} \left( -\frac{\partial x}{\partial \tau} - d(\tau)x \right) - \frac{1}{N} \int_0^{\infty} (b - d) p \, d\tau p$$

или окончательно

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\partial p}{\partial \tau} &= \left\{ -d(\tau) - \int_0^{\infty} [b(\tau) - d(\tau)] p(\tau, t) \, d\tau \right\} p, \\ \frac{dN}{dt} &= \int_0^{\infty} [b(\tau) - d(\tau)] p(\tau, t) \, d\tau N, \\ \int_0^{\infty} p(\tau, t) \, d\tau &= 1. \end{aligned} \right\} \quad (8.47)$$

Последняя система уравнений, очевидно, является непрерывным аналогом уравнения динамики возрастного состава популяции в терминах ее структуры и численности.

Предельное равновесие распределение возрастов в популяции легко определится из последней системы уравнений с учетом условия нормировки

$$\lim_{t \rightarrow \infty} p(\tau, t) =$$

$$= \hat{p}(\tau) = \left\{ \int_0^{\infty} e^{-\lambda_{\max} \tau - \int_0^{\tau} d(\zeta) \, d\zeta} \, d\tau \right\}^{-1} e^{-\lambda_{\max} \tau - \int_0^{\tau} d(\zeta) \, d\zeta}. \quad (8.48)$$

Из выражения (8.46) нетрудно получить, что

$$\lambda_{\max} = \int_0^{\infty} [b(\tau) - d(\tau)] \hat{p}(\tau) \, d\tau, \quad (8.49)$$

т. е.  $\lambda_{\max}$  равно разности средних величин рождаемости и смертности в равновесной популяции.

Последнее соотношение выясняет смысл параметра  $\lambda_{\max}$ , но несколько не помогает нам его вычислять, так как предельное распределение  $\hat{p}(\tau)$  зависит от  $\lambda_{\max}$ .

Отметим некоторые свойства предельного возрастного распределения. Во-первых, вид его не зависит от формы кривой рождаемости  $b(\tau)$ , а зависит лишь от величины  $\lambda_{\max}$  и распределения смертности  $d(\tau)$ . Во-вторых, с увеличением смертности и величины скорости роста популяции крутизна возрастного распределения увеличивается, т. е. возрастной состав популяции сдвигается в сторону омоложения. Вычислим моменты предельного распределения возраста в популяции — средний возраст  $\bar{\tau}$  и дисперсию возраста  $\sigma_{\tau}^2$ , определяемые обычным образом:

$$\left. \begin{aligned} \bar{\tau} &= \int_0^{\infty} \tau \hat{p}(\tau) d\tau, \\ \sigma_{\tau}^2 &= \int_0^{\infty} (\tau - \bar{\tau})^2 \hat{p}(\tau) d\tau. \end{aligned} \right\} \quad (8.50)$$

Рассмотрим, каким образом меняются эти моменты с изменением скорости роста популяции  $\lambda_{\max}$ . При этом предположим, что величина  $\lambda_{\max}$  изменяется только за счет изменения рождаемости  $b(\tau)$ . Смертность же  $d(\tau)$  будем считать неизменной. Вычислим производные

$$\left. \begin{aligned} \frac{d\bar{\tau}}{d\lambda_{\max}} &= \int_0^{\infty} \tau \frac{d\hat{p}}{d\lambda_{\max}} d\tau, \\ \frac{d\sigma_{\tau}^2}{d\lambda_{\max}} &= \int_0^{\infty} \left[ (\tau - \bar{\tau})^2 \frac{d\hat{p}}{d\lambda_{\max}} - 2\hat{p}(\tau - \bar{\tau}) \frac{d\bar{\tau}}{d\lambda_{\max}} \right] d\tau. \end{aligned} \right\} \quad (8.51)$$

Опуская выкладки, приведем только результат:

$$\left. \begin{aligned} \frac{d\bar{\tau}}{d\lambda} &= -\sigma_{\tau}^2, \\ \frac{d\sigma_{\tau}^2}{d\lambda} &= -\nu_{\tau}, \end{aligned} \right\} \quad (8.52)$$

где  $\nu_{\tau}$  — третий центральный момент распределения возраста (эксцентриситет):

$$\nu_{\tau} = \int_0^{\infty} (\tau - \bar{\tau})^3 \hat{p}(\tau) d\tau. \quad (8.53)$$

Первое соотношение (8.52) показывает, что средний возраст в популяции убывает с увеличением ее скорости роста, т. е. популяция омолаживается, что представляется интуитивно вполне понятным. Направление изменения дисперсии возраста зависит от третьего момента.

### § 8.6. Динамика возрастного состава лимитированной популяции

Обобщим систему уравнений (8.20) с учетом влияния лимитирующих факторов. Для этого примем коэффициент смертности  $d(\tau, t)$  линейным функционалом от плотности численности популяции

$$d(\tau, t) = d(\tau) + \int_0^{\infty} \gamma(\tau, \zeta) x(\zeta, t) d\zeta. \quad (8.54)$$

Здесь имеется в виду, что зависимость коэффициента  $d$  от плотности численности  $x(\tau, t)$  вызвана влиянием внутривидовых взаимодействий, причем величина  $\gamma(\tau, \zeta)$  характеризует интенсивность взаимодействия между особями возраста  $\tau$  и  $\zeta$ . Величину  $\gamma(\tau, \zeta)$  будем считать неотрицательной. Дополнительное повышение смертности за счет внутренних взаимодействий можно интерпретировать как влияние внутривидовой конкуренции за пищу, территорию и т. п.

Система уравнений динамики примет вид

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial t} + \frac{\partial x}{\partial \tau} &= \left[ -d(\tau) - \int_0^{\infty} \gamma(\tau, \zeta) x(\zeta) d\zeta \right] x, \\ x(0, t) &= \int_0^{\infty} b(\tau) x(\tau) d\tau. \end{aligned} \right\} \quad (8.55)$$

Очевидно, что при  $\gamma \equiv 0$  эти уравнения переходят в систему (8.20). Интегрируя первое уравнение (8.55) по  $\tau$  от 0 до  $\infty$  с учетом второго уравнения, можно получить

$$\frac{dN}{dt} = \int_0^{\infty} (b - d) p d\tau - N - \int_0^{\infty} \int_0^{\infty} \gamma(\tau, \zeta) P(\tau, t) P(\zeta, t) d\tau d\zeta N^2. \quad (8.56)$$

Если принять коэффициенты  $b$ ,  $d$ ,  $\gamma$  постоянными, то из последнего соотношения получим

$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N - \gamma N^2, \quad (8.57)$$

что с точностью до обозначений совпадает с уравнением динамики общей численности лимитированной популяции без учета возрастного состава (см. § 2 главы 1). Для простоты предположим, что

$$\gamma(\tau, \zeta) = \gamma(\zeta), \quad (8.58)$$

т. е. лимитирующий фактор одинаково действует на все возрастные группы популяции. От этого предположения можно было бы отказаться, но это усложнит выкладки, не меняя принципиально качественных выводов.

Прежде всего вычислим стационарное распределение возрастов  $\hat{x}(\tau)$ , которое, очевидно, удовлетворяет системе уравнений

$$\left. \begin{aligned} \frac{d\hat{x}}{d\tau} &= - \left[ d(\tau) + \int_0^{\infty} \gamma(\zeta) \hat{x}(\zeta) d\zeta \right] x_0, \\ \hat{x}(0) &= \int_0^{\infty} b(\tau) \hat{x}(\tau) d\tau. \end{aligned} \right\} \quad (8.59)$$

Обозначим:

$$\Theta = \Theta = \int_0^{\infty} \gamma(\zeta) \hat{x}(\zeta) d\zeta. \quad (8.60)$$

Тогда первое уравнение дает после интегрирования

$$\hat{x}(\tau) = \hat{x}(0) e^{-\Theta\tau - \int_0^{\tau} d(\zeta) d\zeta}. \quad (8.61)$$

Подставляя это выражение в уравнение рождаемости, получим

$$\int_0^{\infty} K(\tau) e^{-\Theta\tau} d\tau = 1. \quad (8.62)$$

Этим соотношением и определяется величина  $\Theta$ . Интересно заметить, что в рассмотренной ситуации оказа-

лось, что  $\Theta = \lambda_{\max}$ . Следовательно, равновесное распределение возраста (8.61) совпадает с асимптотическим распределением возраста в нейтральной популяции. Этот вывод находится в полном согласии с общим результатом, полученным в § 2.4 относительно структуры положений равновесия общей системы уравнений теории популяций.

Введем теперь  $\xi(\tau, t)$  — отклонение возрастного состава популяции от равновесного:

$$\xi(\tau, t) = x(\tau, t) - \hat{x}(\tau) \quad (8.63)$$

и рассмотрим уравнения первого приближения в окрестности равновесного распределения. С точностью до малых второго порядка имеем

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial \xi}{\partial t} + \frac{\partial \xi}{\partial \tau_{\infty}} &= -[d(\tau) + \Theta] \xi - \hat{x}(\tau) \int_0^{\infty} \gamma(\zeta) \xi(\zeta, t) d\zeta, \\ \xi(0, t) &= \int_0^{\infty} b(\tau) \xi(\tau, t) d\tau. \end{aligned} \right\} (8.64)$$

Опуская выкладки, отметим, что при интегрировании системы (8.64) переменные разделяются и решение может быть найдено в виде

$$\xi(\tau, t) = \sum_{i=1}^{\infty} \Psi_i(\tau) e^{z_i t}. \quad (8.65)$$

При этом величины показателей  $z_i$  суть корни уравнения

$$\int_0^{\infty} K(\tau) e^{-\Theta \tau} e^{-z\tau} d\tau = 1. \quad (8.66)$$

Используя определения величины  $\Theta$  и опираясь на рассуждения, приведенные в § 8.3, можно утверждать, что это уравнение имеет единственный нулевой и бесконечное множество комплексных корней с отрицательными вещественными частями. Непосредственной подстановкой можно убедиться, что собственная функция  $\Psi_1(t)$ , соответствующая корню  $z = 0$ , тождественно равна нулю. Следовательно,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \xi(\tau, t) = 0, \quad (8.67)$$

т. е. равновесное распределение  $\hat{x}(\tau)$  устойчиво.



Последнее утверждение касается случая достаточно гладкой функции  $K(\tau)$ . Конечно, при  $K(\tau) = \delta(\tau - \tau_0)$  возможен чисто мнимый спектр.

Вообще, с точки зрения вычисления частот колебаний численности и возрастной структуры популяции, а также декремента затухания этих колебаний уравнения (8.66) имеют тот же самый вид, что и для нейтральной популяции с точностью до замены функции  $K(\tau)$  на  $K(\tau) e^{-\Theta\tau}$ , т. е. с точностью до увеличения смертности на величину  $\Theta$ .

Это обстоятельство позволяет изучать динамику возрастного состава популяции в окрестности равновесного состояния при помощи модели, построенной для случая нейтральной популяции, выбирая  $b(\tau)$  и  $d(\tau)$  так, чтобы величина  $\lambda_{\max}$  равнялась нулю.

### § 8.7. Динамика возрастного состава популяции в нестационарной среде

Если популяция развивается в нестационарных внешних условиях, то характеристики размножения и гибели — коэффициенты рождаемости и смертности — будут зависеть не только от возраста, но и от времени. Уравнения динамики будут иметь вид

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial t} + \frac{\partial x}{\partial \tau} &= -d(\tau, t)x, \\ x(0, t) &= \int_0^{\infty} b(\tau, t)x d\tau, \\ x(\tau, 0) &= \varphi(\tau). \end{aligned} \right\} \quad (8.68)$$

В настоящем параграфе мы дадим решение этой системы уравнений и рассмотрим некоторые его характерные свойства. Общее решение уравнения выживаемости, как нетрудно убедиться, имеет вид

$$x(\tau, t) = \Omega(t - \tau) e^{-\int_0^{\tau} d(\zeta, t - \tau + \zeta) d\zeta}. \quad (8.69)$$

Введем следующие обозначения:

$$K(\tau, t) = b(\tau, t) e^{-\int_0^{\tau} d(\zeta, t - \tau + \zeta) d\zeta}, \quad \tilde{\varphi}(\tau) = \varphi(\tau) e^{\int_0^{\tau} d(\zeta, -\tau + \zeta) d\zeta}. \quad (8.70)$$

Подставим теперь общее решение уравнения выживаемости в уравнение рождаемости и в начальное условие. С учетом введенных обозначений получим

$$\left. \begin{aligned} \Omega(t) &= \int_0^{\infty} K(\tau, t) \Omega(t - \tau) d\tau, \\ \Omega(-\tau) &= \tilde{\varphi}(\tau). \end{aligned} \right\} \quad (8.71)$$

Представив интеграл в последнем уравнении в виде суммы  $\int_0^{\infty} = \int_0^t + \int_t^{\infty}$ , получим уравнение

$$\Omega(t) = \int_0^t K(\tau, t) \Omega(t - \tau) d\tau + \chi(t), \quad (8.72)$$

где через  $\chi$  обозначена функция

$$\chi = \int_t^{\infty} K(\tau, t) \tilde{\varphi}(\tau - t) d\tau. \quad (8.73)$$

Таким образом, задача интегрирования системы уравнений (8.68) свелась к решению нестационарного интегрального уравнения восстановления (8.72). Рассмотрим два способа построения решения этого уравнения.

*I способ. Последовательные приближения.* Рассмотрим следующую процедуру последовательных приближений:

$$\left. \begin{aligned} \Omega_0(t) &= \chi(t), \\ \Omega_{k+1}(t) &= \int_0^t K(\tau, t) \Omega_k(t - \tau) d\tau, \quad k = 0, 1, \dots \end{aligned} \right\} \quad (8.74)$$

По биологическому смыслу  $b(\tau, t)$  — неотрицательная функция, ограниченная при всех  $\tau$  и  $t$ . Пусть

$$\bar{b} = \sup_{\substack{0 \leq \tau \leq \infty \\ 0 \leq t < \infty}} b(\tau, t).$$

Приведем оценку величины  $\chi(t)$ :

$$\begin{aligned} \chi(t) &= \int_t^\infty b(\tau, t) e^{-\int_0^\tau d(\zeta, t-\tau+\zeta) d\zeta} \varphi(\tau-t) e^{\int_0^\tau d(\zeta, t-\tau+\zeta) d\zeta} d\tau = \\ &= \int_t^\infty b(\tau, t) \varphi(\tau-t) d\tau \leq \tilde{b} \int_t^\infty \varphi(\tau-t) d\tau = \tilde{b} \int_0^\infty \varphi(\zeta) d\zeta = \tilde{b} N_0, \end{aligned}$$

где  $N_0$  — начальная численность популяции.

Окончательно имеем

$$\chi(t) \leq \tilde{b} N_0. \tag{8.75}$$

Будем теперь искать решения уравнения (8.72) в виде

$$\Omega(t) = \sum_{k=0}^\infty \Omega_k(t). \tag{8.76}$$

Подставив ряд (8.76) в интегральное уравнение (8.72), убеждаемся, что ряд формально удовлетворяет уравнению.

Докажем теперь сходимость этого ряда. Рассмотрим (8.76) на промежутке  $[0, T]$ . По определению функций  $\Omega_i$  получим их оценки на конечном интервале времени:

$$\left. \begin{aligned} \Omega_0(t) &\leq \tilde{b} N_0, \\ \Omega_1(t) &\leq \tilde{b}^2 N_0 T, \\ \Omega_2(t) &\leq \frac{1}{2} \tilde{b}^3 N_0 T^2, \\ &\dots \dots \dots \\ \Omega_k(t) &\leq \frac{1}{k!} \tilde{b}^{k+1} N_0 T^k. \end{aligned} \right\} \tag{8.77}$$

Из последней оценки следует, что ряд  $\sum_{k=0}^\infty \Omega_k$  равномерно сходится, т. е. он действительно является искомым решением. Суммируя оценки слагаемых ряда, получим

$$\Omega(t) \leq \tilde{b} N_0 \left( 1 + \tilde{b} T + \dots + \frac{(\tilde{b} T)^k}{k!} + \dots \right) = \tilde{b} N_0 \tilde{b} e^{\tilde{b} T} = N_0 \tilde{b} e^{\tilde{b} T} \tag{8.78}$$

при  $0 \leq t \leq T$ . Следовательно, численность новорожденных, а значит, и общая численность популяции растут не

быстрее экспоненты с показателем  $\tilde{b}$ . Этот факт имеет простую биологическую интерпретацию. Численность популяции растет всегда медленнее, чем она росла бы, если бы отсутствовала смертность, а рождаемость была бы максимальной \*). Еще более ясный вид получает эта оценка, если интерпретировать ее в терминах общей численности популяции

$$N(t) = \int_0^{\infty} x(\tau, t) d\tau = \int_0^{\infty} \Omega(t - \tau) e^{-\int_0^{\tau} d(\zeta, t - \tau + \zeta) d\zeta} d\tau \leq \leq \int_0^{\infty} \Omega(t - \tau) d\tau \leq N_0 \tilde{b} e^{\tilde{b}t} \int_0^{\infty} e^{-\tilde{b}\tau} d\tau = N_0 e^{\tilde{b}t}. \quad (8.79)$$

Приведенный нами метод последовательных приближений позволяет получить важные оценки решения нестационарной системы, если известны оценки коэффициентов рождаемости и смертности. Пусть для коэффициентов  $b(\tau, t)$  и  $d(\tau, t)$  имеют место оценки

$$\left. \begin{aligned} b_1(\tau) &\leq b(\tau, t) \leq b_2(\tau), \\ d_1(\tau) &\geq d(\tau, t) \geq d_2(\tau). \end{aligned} \right\} \quad (8.80)$$

Тогда функция  $K(\tau, t)$  заключена между функциями  $K_1(\tau)$  и  $K_2(\tau)$ , т. е.

$$K_1(\tau) \leq K(\tau, t) \leq K_2(\tau), \quad (8.81)$$

где

$$K_i(\tau) = b_i(\tau) e^{-\int_0^{\tau} d_i(\zeta) d\zeta} \quad (i = 1, 2).$$

Если теперь ввести два вспомогательных набора функций по формулам

$$\left. \begin{aligned} \Omega_0^{(i)}(t) &= \int_t^{\infty} K_i(\tau) \tilde{\varphi}_i(\tau - t) d\tau, \\ \Omega_{k+1}^{(i)}(t) &= \int_0^t K_i(\tau) \Omega_k^{(i)}(t - \tau) d\tau \quad (i = 1, 2), \end{aligned} \right\} \quad (8.82)$$

\*) Кстати, из доказанного следует, что в случае стационарной среды (см. § 8.2)  $\lambda_{\max} \leq \tilde{K}$ , где  $\tilde{K} = \sup_{0 \leq \tau < \infty} K(\tau)$ .

где

$$\tilde{\varphi}_i = \varphi(\tau) e^{\int_0^{\tau} d_i(\zeta) d\zeta},$$

то нетрудно заметить, что

$$\Omega_k^{(1)}(t) \leq \Omega_k(t) \leq \Omega_k^{(2)}(t). \quad (8.83)$$

Следовательно,

$$\Omega^{(1)}(t) \leq \Omega(t) \leq \Omega^{(2)}(t),$$

где  $\Omega^{(1)}$ ,  $\Omega^{(2)}$  — решение стационарных интегральных уравнений восстановления с ядрами соответственно  $K_1$  и  $K_2$ . Далее, из представления решения (8.69) следует, что

$$x_1(\tau, t) \leq x(\tau, t) \leq x_2(\tau, t), \quad (8.84)$$

где  $x_1$  и  $x_2$  — решение соответствующих стационарных систем уравнений. Последней оценкой можно пользоваться для прогнозирования интервала значений  $x(\tau, t)$  в случае, если известны оценки параметров  $b(\tau, t)$  и  $d(\tau, t)$  типа (8.80). В частности, асимптотически при больших  $t$  имеем (см. § 8.3)

$$c_1 e^{\lambda_{\max}^{(1)} t} e^{-\lambda_{\max}^{(1)} \tau - \int_0^{\tau} d_1(\zeta) d\zeta} \leq x(\tau, t) \leq c_2 e^{\lambda_{\max}^{(2)} t} e^{-\lambda_{\max}^{(2)} \tau - \int_0^{\tau} d_2(\zeta) d\zeta}, \quad (8.85)$$

где  $\lambda_{\max}^{(1)}$  и  $\lambda_{\max}^{(2)}$  — вещественные корни уравнений

$$\int_0^{\infty} K_1(\tau) e^{-p\tau} d\tau = 1; \quad \int_0^{\infty} K_2(\tau) e^{-p\tau} d\tau = 1. \quad (8.86)$$

*II способ. Последовательное восстановление.* Второй способ решения интегрального уравнения для функции  $\Omega$  имеет более естественный биологический смысл. Способ основан на том, что величина  $\tau_1$  (возраст половой зрелости) в реальных случаях всегда положительна, так что уравнение (8.71) можно переписать в виде

$$\left. \begin{aligned} \Omega(t) &= \int_{\tau_1}^{\infty} K(\tau, t) \Omega(t - \tau) d\tau, \\ \Omega(-\tau) &= \tilde{\varphi}(\tau). \end{aligned} \right\} \quad (8.87)$$

Функция  $\Omega$  известна нам при отрицательных значениях аргумента. Таким образом, при  $0 \leq t \leq \tau_1$

$$\Omega(t) = \int_{\tau_1}^{\infty} K(\tau, t) \tilde{\varphi}(\tau - t) d\tau. \tag{8.88}$$

Теперь зная значения функции  $\Omega(t)$  при  $-\infty \leq t \leq \tau_1$ , можно восстановить значение функции  $\Omega(t)$  на отрезке  $\tau_1 \leq t \leq 2\tau_1$ . Продолжая этот процесс, можно получить значение функции  $\Omega(t)$  при любом  $t$ . Для того чтобы записать решение, получающееся таким путем последовательного восстановления, определим последовательность функций  $\Omega_k(t)$ :

$$\Omega_0(t) = \tilde{\varphi}(-t), \tag{8.89}$$

$$\Omega_k(t) = \int_{\tau_1}^{\infty} K(\tau, t) \Omega_{k-1}(t - \tau) d\tau \quad (k = 1, 2, \dots). \tag{8.90}$$

Тогда решение интегрального уравнения (8.87) можно представить в виде

$$\Omega(t) = \begin{cases} \Omega_0(t) & \text{при } -\infty \leq t \leq 0, \\ \Omega_1(t) & \text{при } 0 \leq t \leq \tau_1, \\ \Omega_2(t) & \text{при } \tau_1 \leq t \leq 2\tau_1, \\ \dots & \dots \\ \Omega_k(t) & \text{при } (k-1)\tau_1 \leq t \leq k\tau_1. \end{cases} \tag{8.91}$$

Выясним теперь смысл функций  $\Omega_k(t)$ . Функция  $\Omega_0(t)$  описывает динамику числа новорожденных при отрицательных значениях времени. Функция  $\Omega_1(t)$  описывает динамику числа новорожденных при  $0 \leq t \leq \tau_1$ , т. е. от начального момента и до момента, когда особи, рожденные в нулевой момент времени, достигнут половой зрелости. Функция  $\Omega_2(t)$  описывает динамику числа новорожденных при  $t$  от  $\tau_1$ , т. е. от момента половозрелости первоначально (при  $t = 0$ ) новорожденных особей и до момента, когда впервые их потомки вступят в размножение. Таким образом, биологический смысл функций  $\Omega_k(t)$  заключается в том, что они описывают динамику численности новорожденных особей в  $k$ -м поколении, если под поколением понимать, как это обычно принято, возрастную слой ширины  $\tau_1$ .

### § 8.8. Уравнения, учитывающие миграцию и разделение по полу

Уравнения, учитывающие миграцию, т. е. приток или отток особей в рассматриваемую популяцию, получаются добавлением к основной системе уравнений неоднородных членов. Обозначим возрастную плотность численности мигрантов, прибывающих в популяцию или убывающих из нее через  $m(\tau, t)$ . Тогда соответствующее обобщение системы уравнений (8.68) будет иметь вид!

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial t} + \frac{\partial x}{\partial \tau} &= -d(\tau, t)x + m(\tau, t), \\ x(0, t) &= \int_0^{\infty} b(\tau, t)x d\tau, \\ x(\tau, 0) &= \varphi(\tau). \end{aligned} \right\} \quad (8.92)$$

Знак  $m(\tau, t)$  соответствует притоку ( $m > 0$ ) или оттоку ( $m < 0$ ) особей с возрастом  $\tau$  в момент времени  $t$ .

Рассмотрение уравнений типа (8.92) может быть полезно в связи с решением некоторых задач управления динамикой возрастной структуры популяции. В этих задачах функция  $m(\tau, t)$  выступает в качестве «управления».

Проведем решение системы уравнений (8.92). Прежде всего найдем частное решение уравнения выживаемости, соответствующее неоднородному члену  $m(\tau, t)$ . Будем искать это решение в виде

$$\tilde{x}(\tau, t) = \tilde{m}(\tau, t) e^{-\int_0^{\tau} d(\zeta, t-\tau+\zeta) d\zeta}. \quad (8.93)$$

Подставляя  $\tilde{x}(\tau, t)$  в уравнение выживаемости, получим

$$\frac{\partial \tilde{m}}{\partial t} + \frac{\partial \tilde{m}}{\partial \tau} = m(\tau, t). \quad (8.94)$$

Одним из частных решений этого уравнения является

$$\tilde{m}(\tau, t) = \int_0^{\tau} m(\zeta, t - \tau + \zeta) d\zeta. \quad (8.95)$$

Таким образом, частное решение  $x(\tau, t)$  можно принять в виде

$$x(\tau, t) = \left[ \Omega(t - \tau) + \int_0^{\tau} m(\zeta, t - \tau + \zeta) d\zeta \right] e^{-\int_0^{\tau} d(\zeta, t - \tau + \zeta) d\zeta}. \quad (8.96)$$

Общее решение состоит из суммы общего решения однородного уравнения и частного решения (8.96)

$$x(\tau, t) = \int_0^{\tau} m(\zeta, t - \tau + \zeta) d\zeta e^{-\int_0^{\tau} d(\zeta, t - \tau + \zeta) d\zeta}. \quad (8.97)$$

Подставим общее решение в уравнение рождаемости и в начальное условие. Проведем так же, как и в предыдущем параграфе, процедуру сведения задачи к решению уравнения восстановления для функции  $\Omega(t)$ . Получим интегральное уравнение в виде

$$\Omega(t) = \int_0^t K(\tau, t) \Omega(t - \tau) d\tau + \chi(t) + \tilde{m}(t), \quad (8.98)$$

где  $\tilde{m}(t)$  — функция, учитывающая миграцию:

$$\tilde{m}(t) = \int_0^{\infty} K(\tau, t) \int_0^{\tau} m(\zeta, t - \tau + \zeta) d\zeta d\tau. \quad (8.99)$$

Решение интегрального уравнения может быть получено методом, описанным в предыдущем параграфе. После подстановки функции  $\Omega$  в (8.97) получаем окончательное решение системы уравнений (8.92).

Более просто решение может быть получено при стационарных параметрах рождаемости и смертности  $b(\tau)$  и  $d(\tau)$ . В этом случае (см. § 8.2):

$$\left. \begin{aligned} \chi(t) &= \Psi(t), \\ K(\tau, t) &= K(\tau). \end{aligned} \right\} \quad (8.100)$$

Преобразуя уравнение (8.98) по Лапласу, получим

$$\Omega^* = \frac{\Psi^* + \tilde{m}^*}{1 - K^*}, \quad (8.101)$$



где через  $\tilde{m}^*$ , так же как и в § 8.3, обозначено преобразование Лапласа от функции  $\tilde{m}^*(t)$ . Оригинал функции  $\Omega(t)$  найдется так же, как и в § 8.2 в виде ряда экспонент. Присутствие дополнительного слагаемого  $\tilde{m}^*$  изменит только величины коэффициентов  $c, c_1, c_2, \dots$ . Асимптотически при  $t \rightarrow \infty$  получим

$$x(\tau, t) \approx \left[ c e^{\lambda_{\max}(t-\tau)} + \int_0^{\tau} m(\xi, t - \tau + \xi) d\xi \right] e^{-\int_0^{\tau} d(\zeta) d\zeta}. \quad (8.102)$$

Таким образом, при больших значениях  $t$  динамика возрастного состава представляет собой суперпозицию обычной экспоненты размножения — гибели и слагаемого, учитывающего приток и отток мигрантов.

Рассмотрим теперь обобщение модели динамики возрастного состава популяции с учетом разделения по полу. Через  $x(\tau, t)$  обозначим возрастную плотность численности самок, а через  $y(\tau, t)$  — возрастную плотность численности самцов. Не имеет смысла повторять подробно вывод соответствующих уравнений динамики, поскольку он полностью дублирует вывод основной системы уравнений (§ 8.1) с учетом некоторых дополнений, аналогичных изложенным в § 3.1 при выводе уравнений динамики общей численности полов и популяции. Требуемая система уравнений имеет вид

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial t} + \frac{\partial x}{\partial \tau} &= -d^{\varphi}(\tau, t)x, \\ x(0, t) &= \int_0^{\infty} b^{\varphi}(\tau, t) \dot{x} d\tau, \\ \frac{\partial y}{\partial t} + \frac{\partial y}{\partial \tau} &= -d^{\sigma}(\tau, t)y, \\ y(0, t) &= \int_0^{\infty} b^{\sigma}(\tau, t) x d\tau \end{aligned} \right\} \quad (8.103)$$

с начальными условиями

$$\left. \begin{aligned} x(\tau, 0) &= \varphi^{\varphi}(\tau), \\ y(\tau, 0) &= \varphi^{\sigma}(\tau). \end{aligned} \right\} \quad (8.104)$$

Здесь коэффициенты  $b^{\sigma}$  и  $b^{\varphi}$  — параметры рождаемости в пересчете на новорожденных самок и самцов соответственно. Величины  $d^{\sigma}$  и  $d^{\varphi}$  — коэффициенты смертности самцов и самок соответственно. Общий коэффициент плодovitости равен  $b(\tau, t) = b^{\varphi}(\tau, t) + b^{\sigma}(\tau, t)$ . Легко видеть, что уравнения для плотности численности самок отделяются и представляют собой не что иное, как непрерывную модель динамики возрастного состава без учета разделения по полу. Решение этой системы  $x(\tau, t)$  подставляется в уравнение рождаемости для самцов и, далее, уравнение для плотности численности самцов тривиально интегрируется. Таким образом, учет полового состава не вносит формально ничего нового в исследуемую модель. Мы привели здесь систему уравнений (8.103) только потому, что половой состав популяции может играть определенную роль при решении задач управления популяцией. Самцы и самки могут обладать принципиально различными хозяйственно-экономическими характеристиками, которые имеют существенное значение при формулировании задач управления эксплуатируемыми популяциями.

## НЕКОТОРЫЕ ЗАДАЧИ УПРАВЛЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТЬЮ И СТРУКТУРОЙ ПОПУЛЯЦИЙ

В последнее время придается очень большое значение задачам разумного использования природных ресурсов. Это связано как с проблемой интенсификации сельскохозяйственного производства, так и приобретающими все большую важность проблемами охраны природы. С точки зрения приложений вопросы управления популяции делятся на задачи управления естественными и искусственными популяциями. В первом случае в зависимости от цели нашего вмешательства в природные сообщества можно выделить задачи эксплуатации и подавления. В обоих случаях сразу же встает вопрос о месте рассматриваемой популяции в соответствующем биоценозе, о всем комплексе пищевых, конкурентных и других отношений, в которые вступает популяция со своим биологическим окружением. Поскольку настоящая книга ориентирована на задачи перестройки численности и структуры одной популяции, мы не будем касаться в этой связи вопросов управления биоценозами, сосредоточив свое внимание лишь на задачах управления одной популяцией. В целом ряде областей — таких, как вопросы планирования отлова рыбы при искусственном разведении, эксплуатации стада домашних животных, борьба с популяциями вредителей сельского хозяйства, — такая постановка задачи может быть удовлетворительным приближением к действительности.

Характерной чертой задач управления популяциями является экономический характер цели управления. Следовательно, практически приемлемое решение может быть получено только, если учитывать как биологическую, так и экономическую сторону вопроса. Уравнения динамической теории популяций выступают здесь обычно в качестве ограничений в некоторой вариационной задаче. В разумном сочетании экономико-математических и биоматематических моделей и состоит основа еще не созданной, но создаваемой в настоящее время

теории управления популяциями. Настоящая глава состоит лишь из ряда примеров применения развитых выше популяционных моделей к решению практических вопросов.

### § 9.1. Определение параметров размножения и гибели

При решении задач управления естественными популяциями большую трудность представляет определение параметров популяции — величин коэффициентов рождаемости, смертности, определение возрастного состава популяции. При эксплуатации искусственных популяций дело обстоит сравнительно просто, так как возможна та или иная форма учета числа возникших вновь и погибших особей. Однако и при искусственном культивировании популяций некоторых видов (например, при культивировании микроорганизмов) точное определение параметров популяции представляет собой достаточно трудную задачу. В то же время характер протекающих в популяции процессов требует высокой точности определения параметров модели.

Действительно, возьмем, например, простейшую модель динамики численности нейтральной популяции с одним параметром (§ 1.2). Динамика численности представляет собой экспоненциальную кривую

$$N(t) = N_0 e^{\varepsilon t}, \quad (9.1)$$

Ясно, что ошибка в определении параметра  $\varepsilon$  вызовет экспоненциально растущую погрешность в прогнозе численности. Такой рост погрешности предъявляет высокие требования к точности его определения. Формально параметр  $\varepsilon$  можно восстановить по наблюдению величины численности популяции в два момента времени. Пусть численность популяции в момент времени  $t_1$  равна  $N_1$ , а в момент времени  $t_2$  равна  $N_2$ . Тогда для определения  $\varepsilon$  имеем

$$\varepsilon = \frac{1}{t_2 - t_1} \ln \frac{N_2}{N_1}. \quad (9.2)$$

Если известны значения численности популяции более чем в два момента времени, то для определения этого параметра можно применить статистические методы обработки результатов наблюдений.

Вообще, когда известен явный вид кривой динамики численности, определение параметров не представляет большого труда. Рассмотрим, например, двухпараметрическую модель динамики численности лимитированной популяции (§ 1.3). Кривая динамики популяции имеет вид

$$N(t) = N_0 \frac{1}{e^{-\epsilon t} + N_0 \frac{\gamma}{\epsilon} (1 - e^{-\epsilon t})}. \quad (9.3)$$

Для определения двух параметров модели  $\epsilon$  и  $\gamma$  достаточно знать значение численности в три различных момента времени. Если параметры модели определены с погрешностями  $\Delta\epsilon$  и  $\Delta\gamma$ , то ошибка определения численности  $\Delta N(t)$  в первом приближении равна

$$\Delta N(t) = - \frac{N_0^2}{\epsilon \left( e^{-\epsilon t} + N_0 \frac{\gamma}{\epsilon} \right)^2} \Delta\gamma + \frac{N_0 \left( t e^{-\epsilon t} + N_0 \frac{\gamma}{\epsilon} \right)}{\left( e^{-\epsilon t} + N_0 \frac{\gamma}{\epsilon} \right)^2} \Delta\epsilon. \quad (9.4)$$

Асимптотически при больших  $t$  имеем для ошибки  $\Delta N$  приближенное выражение

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \Delta N \left( - \frac{\epsilon}{\gamma^2} \Delta\gamma + \frac{1}{\gamma} \Delta\epsilon \right). \quad (9.5)$$

Более сложным является определение параметров моделей, для которых отсутствует явное решение. Для решения задач подобного рода, которые часто возникают и при анализе технических систем, в теории автоматического управления развиты специальные методы идентификации [9]. Рассмотрим этот вопрос на примере дискретной модели динамики возрастного состава популяции (§ 3.2). Пусть нами измерена возрастная структура популяции, т. е. численности ее возрастных групп  $x_1, x_2, \dots, x_n$  в три последовательные момента времени. В силу системы уравнений (3.13) имеем

$$\left. \begin{aligned} x(k+1) &= Bx(k), \\ x(k+2) &= Bx(k+1), \end{aligned} \right\} \quad (9.6)$$

где матрица  $B$  имеет вид (3.15), т. е. у нее ненулевые элементы расположены только вдоль первой строки (коэффициенты рождаемости) и вдоль главной поддиагонали

(коэффициенты выживаемости). Поскольку значения  $x(k)$ ,  $x(k+1)$ ,  $x(k+2)$ , по предположению, известны, то соотношения (9.6) можно рассматривать как систему линейных уравнений относительно коэффициентов матрицы.

Система (9.6) состоит из  $2n$  уравнений и содержит  $2n - 1$  неизвестных. Эта система в принципе позволяет найти все параметры рождаемости и выживаемости. На самом же деле она может быть и неразрешимой. Для разрешимости системы необходимо, грубо говоря, чтобы наблюдаемая динамика популяции соответствовала в модельном смысле решению общего вида, другими словами, чтобы в представлении решения (3.31) присутствовали все составляющие.

Система (9.6) указывает лишь принципиальную возможность определения параметров модели. В действительности на пути решения этой задачи встает ряд трудностей, одной из которых является «некорректность». Под некорректностью следует в данном случае понимать возможность больших ошибок в определении параметров при малых ошибках наблюдения величин  $x(k)$ ,  $x(k+1)$ ,  $x(k+2)$ . Мы не будем здесь останавливаться на обсуждении этих трудностей, которые относятся скорее к теории линейных систем вообще, а не к теории популяций [10].

Второй трудностью, по-видимому, более специфичной для популяционных проблем, является то, что во многих случаях наблюдения и измерения численностей всех возрастных групп представляют собой трудную экспериментальную задачу. Доступными для измерения могут оказаться либо лишь некоторые возрастные группы, либо суммарная численность каких-либо возрастных групп. В то же время для решения многих практических вопросов полное значение возрастного состава популяции необходимо. Поэтому встает проблема определения численностей всех возрастных групп по наблюдению за численностью части возрастных групп, доступных наблюдению. Эта задача (проблема наблюдаемости) также носит более общий характер и для ее решения развиты специальные методы [9]. Введем вектор наблюдения  $z(k)$  и матрицу наблюдения  $C$  размерности  $l \times n$  ( $l \leq n$ ). Будем считать, что наблюдаемые величины связаны с вектором

численностей соотношением

$$y(k) = Cx(k). \quad (9.7)$$

Вид матрицы наблюдения  $C$  определяется способом наблюдения за возрастной структурой популяции. Если имеется возможность наблюдать за численностью каждой возрастной группы, то  $C = I$  (напомним, что  $I$  — единичная матрица), а вектор  $y(k)$  совпадает с вектором  $x(k)$ . Если мы имеем возможность наблюдать только за общей численностью популяции, то  $y(k)$  — скаляр, а матрица  $C$  имеет вид вектор-строки

$$C = \parallel 1 \ 1 \ \dots \ 1 \parallel. \quad (9.8)$$

Пусть мы имеем возможность следить за динамикой численности только одной  $i$ -й возрастной группы. Тогда матрица наблюдения  $C$  есть единичный вектор

$$C = \parallel 0 \ 0 \ \dots \ 0 \underset{(i)}{1} \ 0 \ \dots \ 0 \parallel. \quad (9.9)$$

Выбор матрицы  $C$  в каждом конкретном случае определяется удобством реализации процесса наблюдения. Этот выбор, однако, не является произвольным. Вектор  $y(k)$  должен быть представительным для популяции в том смысле, что он должен допускать возможность восстановления исходной возрастной структуры. Более точно, будем называть возрастную структуру популяции полностью наблюдаемой посредством матрицы наблюдения  $C$ , если существует такое целое число  $m \leq n$ , что по заданным наблюдениям  $z(0), z(1), \dots, z(m)$  можно определить начальный возрастной состав  $x(0)$ .

В соответствии с общим критерием наблюдаемости динамических систем Р. Калмана [10] для полной наблюдаемости возрастного состава популяции необходимо и достаточно, чтобы ранг матрицы

$$C^B = \parallel C^T, B^T C^T, \dots, B^{T(n-1)} C^T \parallel_{n \times n} \quad (9.10)$$

был равен  $n$ . При заданной матрице  $B$  последнее условие ограничивает свободу выбора матрицы наблюдения  $C$ . Рассмотрим более подробно вопрос о наблюдаемости возрастного состава популяции посредством наблюдения за динамикой численности одной возрастной группы. Пусть для простоты популяция разбита всего на две возрастные

группы. Тогда матрица  $B$  имеет вид

$$B = \begin{vmatrix} b_1 & b_2 \\ d_1 & 0 \end{vmatrix}. \quad (9.11)$$

Пусть мы наблюдаем за численностью первой возрастной группы, т. е.

$$c^{(1)} = \begin{vmatrix} 1 & 0 \end{vmatrix}. \quad (9.12)$$

Матрица  $C^B$  в этом случае имеет вид

$$C^B = \begin{vmatrix} 1 & b_1 \\ 0 & b_2 \end{vmatrix}. \quad (9.13)$$

Очевидно, ранг этой матрицы равен двум тогда и только тогда, когда  $b_2 \neq 0$ . Если же мы наблюдаем за динамикой численности второй возрастной группы, то вектор наблюдения  $c^{(2)} = \begin{vmatrix} 0 & 1 \end{vmatrix}$ , а матрица  $C^B$  имеет вид

$$C^B \begin{vmatrix} 0 & d_1 \\ 1 & 0 \end{vmatrix}. \quad (9.14)$$

Ее ранг равен двум, если  $d_1 \neq 0$ . Таким образом, если  $d_1 \neq 0$ ,  $b_2 \neq 0$ , то по наблюдению за динамикой численности любой из возрастных групп в два последовательных момента времени можно определить численность второй, ненаблюдаемой непосредственно возрастной группы. Более общий результат для случая популяции, разбитой на  $n$  возрастных групп, получен в [8]. Показано, в частности, что, если  $b_n \neq 0$ , то возрастная структура популяции может быть восстановлена по наблюдению за динамикой численности любой возрастной группы, т. е. при любой матрице наблюдения  $C$  вида (9.9). Если же  $b_n = 0$ , то полная наблюдаемость имеет место только при наблюдении за динамикой численности последней возрастной группы, т. е. при матрице наблюдения  $C = \begin{vmatrix} 0 & \dots & 0 & 1 \end{vmatrix}$ . Во всех случаях для решения задачи необходимо наблюдение в течение  $n$  моментов времени. Поскольку в дискретной модели шаг времени равен шагу дискретизации по возрасту, то наблюдение в течение  $n$  моментов времени означает, фактически, что наблюдать нужно в течение продолжительности жизни одного поколения. Существенного сокращения времени наблюдения можно достигнуть, если наблюдать не за одной, а за несколькими возрастными группами одновременно. Задача наблюдаемости



возрастного состава популяции может быть сформулирована также и на основе дискретно-непрерывной и непрерывной модели.

Проблема наблюдаемости формально родственна проблеме управляемости, которая применительно к управлению возрастным составом популяции также рассмотрена в [8]. Сформулируем задачу управляемости возрастного состава популяции. Будем считать, что управление производится путем добавления в популяцию или изъятия из нее особей некоторых возрастных групп. Введем вектор управления  $\tilde{u} = \|\tilde{u}_1 \dots \tilde{u}_l\|$  ( $l \leq n$ ) и матрицу управления  $C^u$  размерности  $n \times l$ . Система уравнений динамики возрастного состава с учетом управления примет вид

$$x(k+1) = Bx(k) + C^u u(k). \quad (9.15)$$

В случае, если мы можем управлять численностью всех возрастных групп,  $C^u$  — единичная матрица. Если же в нашем распоряжении находится только одна ( $i$ -я) возрастная группа, то

$$C^u = \begin{pmatrix} 0 \\ \vdots \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix} \dots (i). \quad (9.16)$$

В общем случае вид матрицы  $C^u$  определяется тем, какими возрастными группами популяции мы можем управлять. Понятие управляемости связано с достижимостью любого возрастного состава популяции из произвольного начального состояния под действием управления. Именно, возрастная структура популяции является полностью управляемой посредством матрицы управления  $C^u$ , если найдется такая последовательность управляющих воздействий  $\tilde{u}(0), \tilde{u}(1), \dots, \tilde{u}(v)$ , что при любом  $x(0)$  можно получить любое наперед заданное  $x(v)$ . Характерной чертой формулировки задачи управляемости применительно к популяционным задачам является требование неотрицательности вектора состояния  $x(k)$ . Это накладывает ограничение на выбор управляющих воздействий  $\tilde{u}(k)$ .

## § 9.2. Управление численностью эксплуатируемых популяций

При разработке методов рациональной эксплуатации популяций возникают задачи поиска оптимальных режимов управления популяцией. Одной из таких задач является задача оптимизации некоторого переходного процесса, в результате которого популяция переводится с одного стационарного режима эксплуатации на другой. Эта задача может иметь смысл, например, для популяции домашних животных, для искусственно выращиваемых популяций рыб, при культивировании популяций микроорганизмов и т. п. Рассмотрим решение этой задачи на основе простейшей модели динамики численности нейтральной популяции. Примем уравнение динамики численности в виде

$$\frac{dN}{dt} = \varepsilon N - \tilde{\delta} N, \quad (9.17)$$

где  $\varepsilon$  — коэффициент естественного прироста численности популяции,  $\tilde{\delta}$  — коэффициент интенсивности изъятия особей из популяции (управление). Пусть популяция эксплуатируется в стационарном режиме, т. е.  $\tilde{\delta} = \varepsilon$ ,  $N = N_0 = \text{const}$ . Предположим теперь, что возникает необходимость увеличить величину изъятия в  $n$  раз, перейдя на новый стационарный режим эксплуатации популяции  $N_1 = nN_0$ .

Заметим, что даже свободной популяции (без управления) для увеличения численности в  $n$  раз нужно время

$$T_0 = \frac{1}{\varepsilon} \ln n. \quad (9.18)$$

Сформулируем теперь задачу определения оптимального управления (режима эксплуатации)  $\tilde{\delta}(t)$  в период  $(0, T)$ , за который численность популяции должна измениться в  $n$  раз. Так как  $\tilde{\delta}(t) \geq 0$ , то, разумеется, имеет смысл только  $T \geq T_0$ . Определим величину  $\bar{\delta}$  среднего изъятия за время переходного процесса  $T$ :

$$\bar{\delta} = \frac{1}{T} \int_0^T \tilde{\delta}(t) N(t) dt, \quad (9.19)$$

Используя эту величину, сформулируем задачу следующим образом. Отыскать оптимальное управление  $\bar{\delta}(t)$ , обеспечивающее при заданном времени переходного процесса  $T$  ( $T > T_0$ ) максимальную величину среднего изъятия  $\bar{\delta}$ .

Прежде чем перейти к решению поставленной задачи, представим выражение для  $\bar{\delta}$  в более удобном виде. Для этого введем вспомогательную функцию

$$f_b(t) = \frac{N(t)}{N(0)} = e^{\epsilon t - \int_0^t \bar{\delta}(\zeta) d\zeta} \quad (9.20)$$

с очевидными свойствами

$$f_b(0) = 1; \quad f_b(T) = n. \quad (9.21)$$

С учетом введенных обозначений проинтегрируем правую часть в формуле (9.19) по частям. Имеем

$$\begin{aligned} \bar{\delta} &= \frac{1}{T} \int_0^T \bar{\delta} N_0 e^{\epsilon t - \int_0^t \bar{\delta}(\zeta) d\zeta} dt = -\frac{N_0}{T} \int_0^T e^{\epsilon t} \frac{d}{dt} \left[ e^{-\int_0^t \bar{\delta}(\zeta) d\zeta} \right] dt = \\ &= -\frac{N_0}{T} \left[ f_b(T) - f_b(0) - \epsilon \int_0^T f_b(t) dt \right], \end{aligned}$$

или окончательно

$$\bar{\delta} = \frac{N_0}{T} \left[ \epsilon \int_0^T f_b(t) dt - (n - 1) \right]. \quad (9.22)$$

Будем теперь считать вместо  $\bar{\delta}(t)$  управляющей функцией  $f_b(t)$ . Очевидно, на  $f_b(t)$  наложены ограничения (9.21) и, кроме того,

$$f_b(t) \geq 0; \quad f_b(t) \leq e^{\epsilon t}. \quad (9.23)$$

Нетрудно видеть, что решение задачи на максимум при наложенных ограничениях дает функция

$$f_b(t) = \begin{cases} e^{\epsilon t} & \text{при } 0 \leq t < T, \\ n & \text{при } t = T. \end{cases} \quad (9.24)$$

Для вычисления величины  $\bar{\delta}(t)$  имеем из (9.20) следующее выражение:

$$\bar{\delta}(t) = \frac{d}{dt} [et - \ln f_b(t)]. \quad (9.25)$$

Это выражение дает следующую оптимальную интенсивность изъятия особей из популяции:

$$\bar{\delta}(t) = (\varepsilon T - \ln n) \delta(t - T), \quad (9.26)$$

где  $\delta(t)$  — дельта-функция. При этом оптимальном управлении величина оптимизируемого функционала  $\bar{\delta}$  определится в виде

$$\bar{\delta} = \frac{N_0}{T} (e^{\varepsilon T} - n). \quad (9.27)$$

Найденный нами вид оптимального управления (9.26) означает, что следует прекратить эксплуатацию популяции на весь переходный период, а затем в момент времени  $t = T$  изъять излишки, доведя численность популяции до величины  $N_1$ . Полное прекращение эксплуатации оказывается выгоднее частичного уменьшения ее интенсивности.

Приведенные нами рассуждения это, конечно, элементарный пример применения простейшей модели нейтральной популяции к решению реальной задачи управления численностью популяции. Близкая задача, но уже в более общей постановке рассмотрена в работах [6,7]. Приведем кратко формулировку задачи и результат этой работы, который естественным образом обобщает предыдущие построения.

Рассмотрим лимитированную популяцию под действием управляющего воздействия. Управлением, так же как и в предыдущей задаче, будем считать коэффициент  $\bar{\delta}$  интенсивности изъятия особей из популяции (коэффициент интенсивности эксплуатации). Уравнение динамики численности популяции имеем в виде (§ 1.2)

$$\frac{dN}{dt} = (\varepsilon - \gamma N) N - \bar{\delta} N. \quad (9.28)$$

Пусть начальное значение численности популяции  $N = N_0$ .

Задача заключается в том, чтобы выбором управления  $\tilde{\delta}(t)$  получить максимальный урожай (суммарную величину изъятия за время  $0 \leq t \leq T$ ). При этом считается, что в момент времени  $t = T$  процесс эксплуатации популяции заканчивается полным изъятием всех особей, составляющих популяцию, т. е. оптимизируемый функционал можно представить в виде

$$\bar{\delta} = \int_0^T \tilde{\delta} N dt + N(T). \quad (9.29)$$

Поставленная задача может иметь смысл при планировании отлова рыбы (например, при искусственном выращивании), при решении некоторых вопросов культивирования микроорганизмов в замкнутом объеме и т. д. Для того чтобы сформулировать результат решения этой задачи, рассмотрим сначала популяцию без управления, т. е. положим  $\tilde{\delta}(t) = 0$ . Очевидно, равновесное значение численности

$$\hat{N} = \frac{e}{\gamma}. \quad (9.30)$$

Выясним, при какой численности популяция обладает максимальной продуктивностью, т. е. максимальной величиной скорости роста  $dN/dt$ . Для этого продифференцируем правую часть (9.28) по  $N$  и приравняем производную нулю. Тогда получим

$$e - 2\gamma N = 0. \quad (9.31)$$

Следовательно, наиболее продуктивный уровень численности определится в виде

$$N_{\text{опт}} = \frac{1}{2} \frac{e}{\gamma}, \quad (9.32)$$

т. е. эта величина в два раза ниже равновесного уровня. Если бы стояла задача длительной эксплуатации популяции в стационарном режиме, то естественно было бы эксплуатировать ее именно на этом уровне численности. Однако наша задача несколько иная. Нам нужно максимизировать урожай за конечный промежуток времени  $T$ .

Решение этой задачи получено в [7] путем дискретизации задачи и применением метода динамического програм-

мирования Р. Баллмана. Далее предельным переходом можно получить непрерывное решение.

Перейдем к формулировке решения. Пусть начальная численность  $N_0$  меньше оптимального уровня:  $N_0 < N_{\text{опт}}$ . Определим время  $T_0$ , за которое популяция без управления дорастает до оптимального уровня. Поскольку явное решение уравнения динамики численности лимитированной популяции известно (см. § 1.2), то  $T_0$  можно определить как единственный вещественный корень уравнения

$$N(t) = \frac{N_0 e^{\epsilon t}}{1 + \frac{\gamma}{\epsilon} N [e^{\epsilon t} - 1]} = N_{\text{опт}}. \quad (9.33)$$

1. Если отпущенное на сбор урожая время  $T \leq T_0$ , то оптимальное управление заключается в прекращении эксплуатации на все время от 0 до  $T$ , т. е.

$$\tilde{\delta}(t) = 0. \quad (9.34)$$

Оптимальность урожая достигается изъятием всех особей в момент времени  $t = T$ .

2. Если отпущенное на сбор урожая время  $T > T_0$ , то оптимальное управление имеет вид

$$\tilde{\delta}(t) = \begin{cases} 0 & \text{при } 0 \leq t \leq T_0, \\ \tilde{\delta}_0 & \text{при } T_0 < t < T, \end{cases} \quad (9.35)$$

где

$$\tilde{\delta}_0 = \epsilon - \gamma N_{\text{опт}} = \frac{1}{2} \epsilon.$$

Оптимальное управление заключается в том, чтобы прекратить эксплуатацию популяции до тех пор, пока численность ее не достигнет уровня  $N_{\text{опт}}$  и затем производить изъятие, поддерживая численность популяции на оптимальном уровне  $N = N_{\text{опт}}$ .

Если начальная численность популяции больше величины  $N_{\text{опт}}$ , то оптимальное управление  $\tilde{\delta}$  имеет вид

$$\tilde{\delta} = \tilde{\delta}_0 + (N_0 - N_{\text{опт}}) \delta(t). \quad (9.36)$$

Нетрудно видеть, что подстановка этого управления в уравнение (9.28) дает мгновенное установление численности  $N$  к оптимальному уровню.

Если начальная численность популяции совпадает с  $N_{\text{опт}}$ , то управление с самого начала становится стационарным  $\tilde{\delta} = \tilde{\delta}_s$ . Заметим, что для достаточно быстро растущей популяции ( $\epsilon$  велико,  $\gamma$  мало)  $T_0$  мало, т. е. процесс сбора урожая довольно быстро становится стационарным.

Наибольший практический интерес представляет, по-видимому, первый случай  $N_0 < N_{\text{опт}}$ . Интересно, что при  $T < T_0$  полученный результат близок к решению, полученному нами ранее для предыдущей задачи на основе более простой модели динамики нейтральной популяции.

Несмотря на упрощенный характер положенных в основу рассмотрения моделей, полученные в обеих задачах оптимальные решения могут быть использованы при выборе режимов эксплуатации естественных популяций.

### § 9.3. Управление численностью подавляемой популяции

Среди различных биологических методов борьбы с вредителями сельского хозяйства весьма перспективным является метод, который был осуществлен в США для борьбы с некоторыми видами вредных насекомых. Подробное описание этого метода можно найти, например, в работе [4]. Суть метода заключается в том, что в естественную популяцию насекомых выпускаются самцы, которые в стадии куколки были подвергнуты действию гамма-излучения. Самки после спаривания с такими стерилизованными самцами откладывают нежизнеспособные яйца. Таким образом, добавление в естественную популяцию стерильных самцов понижает плодовитость популяции. Долговременное поддержание численности стерильных самцов на достаточно высоком уровне может привести к существенному снижению численности популяции или к ее полному вымиранию.

В настоящем параграфе мы рассмотрим на основе построенной в главе 3 математической модели задачу управления численностью подавляемой популяции указанным методом. Близкие вопросы рассматривались в работах [1, 3]. При построении модели управляемой популяции следует учесть, что стерильные самцы могут обладать пониженной конкурентоспособностью. Способность спариваться с самками может уменьшиться в 1,5—3,5 раза в зависимости от вида насекомых. Будем, кроме того,

считать, что самки рассматриваемого вида моногамны, а самцы полигамны. Поэтому частоту встречи самки со стерильным самцом примем пропорциональной частоте стерильных самцов среди всех самцов с учетом коэффициента конкурентоспособности. Уравнение динамики популяции с учетом разделения по полу примем в виде (§ 2.1)

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx^{\varphi}}{dt} &= \beta^{\varphi} x^{\varphi} - \delta^{\varphi} x^{\varphi}, \\ \frac{dx^{\sigma}}{dt} &= \beta^{\sigma} x^{\varphi} - \delta^{\sigma} x^{\sigma}, \end{aligned} \right\} \quad (9.37)$$

где  $x^{\sigma}$  и  $x^{\varphi}$  — численности самцов и самок соответственно, а  $\beta^{\varphi}$ ,  $\beta^{\sigma}$ ,  $\delta^{\varphi}$  и  $\delta^{\sigma}$  — коэффициенты рождаемости и смертности, которые для простоты рассуждений примем равными для обоих полов. Кроме того, в соответствии с принятыми предположениями необходимо задать характер убывания рождаемости с добавлением в популяцию стерильных самцов, численность которых обозначим через  $\tilde{u}$ . Зададим параметры рождаемости и смертности в следующем виде:

$$\left. \begin{aligned} \beta^{\varphi} &= \beta^{\sigma} = \beta \left( 1 - \frac{\kappa \tilde{u}}{x^{\sigma} + \kappa \tilde{u}} \right), \\ \delta^{\varphi} &= \delta^{\sigma} = \delta. \end{aligned} \right\} \quad (9.38)$$

Здесь  $b$  и  $d$  — коэффициенты рождаемости и смертности в популяции в отсутствие управления ( $\tilde{u} = 0$ ),  $\kappa$  — коэффициент — конкурентоспособности стерильных самцов по сравнению с нормальными ( $\kappa < 1$ ). Вычитая уравнения системы (9.37), с учетом предположений (9.38) получим

$$\frac{d}{dt} (x^{\varphi} - x^{\sigma}) = -\delta (x^{\varphi} - x^{\sigma}). \quad (9.39)$$

Таким образом, при любых начальных численностях  $x^{\varphi}(0)$  и  $x^{\sigma}(0)$  численности полов в популяции стремятся к равным величинам. Поэтому, не допуская большой ошибки, будем считать, что  $x^{\varphi}(0) \approx x^{\sigma}(0)$ , что позволяет исключить из рассмотрения второе уравнение системы, так как имеем тождественное равенство:  $x^{\varphi}(t) \equiv x^{\sigma}(t)$ . Но из этого равенства следует, что численность самок в два раза меньше общей численности популяции  $N(t)$ , так как



$N = x^{\varphi} + x^{\sigma}$ . Окончательно получаем для динамики численности популяции под действием управления следующее уравнение:

$$\frac{dN}{dt} = \left[ \beta \left( 1 - \frac{2\chi\tilde{u}}{N + 2\chi\tilde{u}} \right) - \delta \right] N, \quad (9.40)$$

или, обозначив за новую переменную величину  $u = 2\chi\tilde{u}$ , имеем

$$\frac{dN}{dt} = \left( \beta - \delta - \frac{\beta u}{N + u} \right) N. \quad (9.41)$$

Если целью управления является понижение численности популяции, то необходимо, чтобы  $dN/dt$  была отрицательной величиной, т. е.

$$\beta - \delta - \frac{\beta u}{N + u} < 0,$$

или

$$u > N \left( \frac{\beta - \delta}{\delta} \right) = N \left( \frac{\beta}{\delta} - 1 \right). \quad (9.42)$$

Если же требуется поддерживать численность популяции на заданном уровне, то нужно удовлетворить равенству

$$u_0 = N \left( \frac{\beta}{\delta} - 1 \right). \quad (9.43)$$

Неравенство (9.42) показывает, что если популяция обладает низкой приспособленностью (мала разность  $\beta - \delta$ ) или большим коэффициентом смертности  $\delta$ , то численность стерильных самцов, необходимая для уменьшения численности популяции может быть сравнительно небольшой. В противном случае необходимо выпускать в естественную популяцию достаточно большое число самцов. Интересно отметить, что в правой части неравенства (9.42) и равенства (9.43) фигурирует не разность, а отношение параметров рождаемости и смертности.

Останемся более подробно на задаче резкого снижения численности популяции. Предположим, что неравенство (9.42) выполнено и что численность стерильных самцов поддерживается искусственно на некотором

постоянном уровне  $u = \text{const}$ . Тогда общий интеграл уравнения (9.41) имеет вид

$$[(\beta - \delta)N - \delta u] \frac{\beta}{(\beta - \delta)\delta} N^{-\frac{1}{\delta}} = ce^t. \quad (9.44)$$

Пусть при  $t = 0$  численность популяции равнялась  $N_0$ . Предположим, что требуется за время  $T$  понизить численность популяции в  $n$  раз, доведя ее до величины

$$N_1 = \frac{1}{n} N_0.$$

На каком уровне необходимо поддерживать для этого управление (число стерильных самцов)? Для ответа на этот вопрос рассмотрим общий интеграл (9.44) при  $t = 0$  и  $t = T$ . Имеем

$$\left. \begin{aligned} [(\beta - \delta)N_0 - \delta u] \frac{\beta}{(\beta - \delta)\delta} N_0^{-\frac{1}{\delta}} &= c, \\ [(\beta - \delta)N_1 - \delta u] \frac{\beta}{(\beta - \delta)\delta} N_1^{-\frac{1}{\delta}} &= ce^T. \end{aligned} \right\} \quad (9.45)$$

Разделив второе соотношение на первое и возведя обе части в степень  $\frac{(\beta - \delta)\delta}{\beta}$ , получим

$$\frac{(\beta - \delta)N_1 - \delta u}{(\beta - \delta)N_0 - \delta u} n^{\frac{\beta - \delta}{\delta}} = e^{(\beta - \delta)\frac{\delta}{\beta}T}. \quad (9.46)$$

Разрешив последнее уравнение относительно  $u$ , имеем

$$u = N_0 \left( \frac{\beta}{\delta} - 1 \right) \frac{\Phi - \frac{1}{n}}{\Phi - 1}, \quad (9.47)$$

где

$$\Phi = e^{(\beta - \delta)\frac{\delta}{\beta}T} n^{\frac{(\delta - \beta)}{\beta}}. \quad (9.48)$$

Отметим некоторые свойства полученного выражения. Во-первых, если отпущенное по условию время  $T \rightarrow \infty$ , то  $\Phi \rightarrow \infty$  и величина  $u$ , как и следовало ожидать, стремится к величине, даваемой формулой (9.43) для равновесия. То же самое имеет место при  $n \rightarrow 1$ . Во-вторых, величина  $u$  возрастает с ростом  $n$  и убыванием времени  $T$ .

При этом заметим, что из (9.47) следует, что при всех осмысленных значениях  $T$  и  $n$  и  $u \geq u_0$ .

Под значениями  $n$  и  $T$ , не имеющими смысла, следует понимать величины, при которых  $\Phi \leq 1$ , т. е. при которых мы получаем в правой части равенства (9.47) отрицательные или бесконечные значения. Действительно, не при всех  $n$  и  $T$  поставленная задача может иметь решение. Это с очевидностью следует из того, что, даже устремляя число стерильных самцов к бесконечности, мы получаем из (9.40)

$$\frac{dN}{dt} = -dN,$$

т. е. численность популяции убывает с конечной скоростью под действием естественной смертности. Эта скорость и ограничивает выбор исходных величин  $n$  и  $T$ . Именно, должно выполняться условие

$$n \leq e^{\delta T},$$

при котором, как нетрудно видеть, формула (9.47) дает положительные значения.

Таким образом, построенные зависимости позволяют по заданному времени процесса  $T$  и по заданному коэффициенту уменьшения численности  $n$ , при известных параметрах рождаемости и смертности  $\beta$  и  $\delta$  вычислить необходимый уровень численности стерильных самцов, необходимый для уменьшения численности популяции в  $n$  раз за время  $T$ . Имеем окончательно

$$\tilde{u} = \frac{1}{2\kappa} N_0 \left( \frac{\beta}{\delta} - 1 \right) \frac{[e^{(\beta-\delta)T} n]^{\delta/\beta} - 1}{[e^{(\beta-\delta)T} n] - n}. \quad (9.49)$$

Полученная зависимость может послужить основой для решения задачи выбора оптимального режима подавления популяции, например, с целью минимизации численности выпускаемых стерильных самцов. При этом необходимо учитывать ряд ограничений чисто экономического характера, учитывающих степень вредоносности подавляемой популяции, характер затрат на осуществление данного способа борьбы и т. д. Мы не будем на этом останавливаться, так как здесь стремимся подчеркнуть более популяционную, чем экономическую сторону вопроса.

#### § 9.4. Управление возрастным составом эксплуатируемой популяции

Классифицируя типы задач оптимального управления эксплуатируемой популяцией, мы можем выделить три характерных типа. Это определение оптимальной стационарной структуры и численности, определение оптимальной периодической структуры и численности и отыскание оптимального переходного процесса в период перехода популяции к новому уровню ее численности и к новой структуре.

Решение первой задачи необходимо при планировании долговременной стационарной эксплуатации популяции.

Необходимость решения второй задачи связана с тем, что условия эксплуатации популяции в силу естественных причин могут периодически изменяться во времени. Поэтому и оптимальная политика эксплуатации будет периодической.

Наконец, решение третьей задачи может быть вызвано потребностью увеличения производительности популяции за счет роста ее численности и изменения структуры. При этом желательно, чтобы переходный процесс также был оптимальным.

Некоторые задачи перечисленных типов, применительно к динамике численности популяции, были рассмотрены в § 9.2. Ввиду достаточно простой постановки было получено их аналитическое решение. При решении задач оптимизации возрастной структуры популяции постановка задач усложняется и решение их сводится к процедурам численной оптимизации, чаще всего к решению задачи линейного и динамического программирования. В настоящем параграфе мы покажем, каким образом обычно ставятся эти задачи и обсудим некоторые результаты их практического численного решения. В основу описания динамики возрастного состава популяции положим непрерывную модель с учетом разделения по полу (8.103). Необходимость учета половой структуры популяции связана с тем, что особи разного пола могут обладать различными экономическими характеристиками, т. е. вносить разный вклад в оптимизируемый функционал. Управлением будем, как и раньше, считать изъятие особей из популяции. Уравнения динамики под действием управления

примут вид

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial t} + \frac{\partial x}{\partial \tau} &= -d^{\varphi}(\tau, t)x - u(\tau, t), \\ x(0, t) &= \int_0^{\infty} b^{\varphi}(\tau, t)x d\tau, \\ \frac{\partial y}{\partial t} + \frac{\partial y}{\partial \tau} &= -d^{\sigma}(\tau, t)y - v(\tau, t), \\ y(0, t) &= \int_0^{\infty} b^{\sigma}(\tau, t)x d\tau, \end{aligned} \right\} \quad (9.50)$$

где  $\tilde{u}$  и  $\tilde{v}$  — соответственно интенсивности изъятия особей женского и мужского пола популяции.

Пусть теперь среда стационарна, и пусть возрастной состав популяции под действием управления находится в равновесии. Тогда имеем

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{d\tau} &= -d^{\varphi}(\tau)x - \tilde{u}(\tau), \\ x(0) &= \int_0^{\infty} b^{\varphi}(\tau)x d\tau, \\ \frac{dy}{d\tau} &= -d^{\sigma}(\tau)y - \tilde{v}(\tau), \\ y(0) &= \int_0^{\infty} b^{\sigma}(\tau)x d\tau. \end{aligned} \right\} \quad (9.51)$$

По смыслу задачи все распределения, входящие в (9.51), должны быть неотрицательными, т. е.

$$x(\tau), y(\tau), \tilde{u}(\tau), \tilde{v}(\tau) \geq 0. \quad (9.52)$$

Совокупность равенств (9.51) и неравенств (9.52) являются ограничениями на класс возрастных структур и управления, следующими из биологического смысла задачи. Разумеется, кроме этих ограничений, могут иметь место и ограничения чисто экономического характера. Это обычно ограничения на ресурсы питания популяции, на затраты по эксплуатации и т. п. Они имеют вид

$$\int_0^{\infty} |K_{\varphi}^{(i)}(\tau)x(\tau) + K_{\sigma}^{(i)}(\tau)y(\tau)| d\tau \leq K_0^{(i)} \quad (i = 1, \dots, n), \quad (9.53)$$

где  $K_{\varphi}^{(i)}$  и  $K_{\sigma}^{(i)}$  — удельные потребности особей популяции в  $i$ -м ресурсе, а  $K_0^{(i)}$  — общий размер  $i$ -го ресурса.

Оптимизируемый функционал также обычно линеен. Его можно принять в виде

$$\Phi = \int_0^{\infty} [c_{\varphi}(\tau)x(\tau) + c_{\sigma}(\tau)y(\tau) + c_u(\tau)\tilde{u}(\tau) + c_v(\tau)\tilde{v}(\tau)] d\tau, \quad (9.54)$$

где  $c_{\varphi}$  и  $c_{\sigma}$  — прибыль от эксплуатации средней особи возраста  $\tau$  женского и мужского пола, составляющих популяцию, а  $c_u$  и  $c_v$  — прибыль, получаемая от изымаемых из популяции особей.

Таким образом, задача оптимизации функционала  $\Phi$  при ограничениях (9.51)—(9.53) есть задача линейного программирования. Для численного решения, конечно, следует провести дискретизацию. От характера дискретизации в большой степени зависит размерность матрицы задачи.

При периодических условиях эксплуатации как биологические, так и экономические характеристики популяции являются периодическими функциями времени одного периода  $T$ . Примером может служить эксплуатация стада домашних животных в периодических климатических условиях ( $T = 1$  год). В этом случае биологическими ограничениями будут уравнения (8.103), рассматриваемые на периоде, т. е. на промежутке времени  $(0, T)$ . К этим ограничениям следует, конечно, добавить условия неотрицательности переменных и условия совпадения возрастного состава популяции в начале и в конце периода

$$x(\tau, 0) = x(\tau, T); \quad y(\tau, 0) = y(\tau, T). \quad (9.55)$$

Ограничение типа (9.53) также следует рассматривать во времени, задавая величины удельных потребностей и общего размера ресурсов периодическими функциями времени.

В качестве функционала может быть принята величина суммарной прибыли за период

$$\Phi_T = \int_0^T \Phi(t) dt. \quad (9.56)$$

При этом коэффициенты  $c_q$ ,  $c_{\sigma}$ ,  $c_u$  и  $c_v$  также могут быть периодическими функциями времени, так как цены на продукцию могут меняться в течение периода. Размерность задачи линейного программирования после дискретизации, разумеется, значительно выше, чем при решении стационарной задачи.

Пусть при  $t = 0$  задана начальная возрастная структура популяции

$$x(\tau, 0) = g_q(0); \quad y(\tau, 0) = g_{\sigma}(0), \quad (9.57)$$

и требуется за время  $T$  перевести популяцию на новый режим эксплуатации со структурой

$$x(\tau, T) = h_q(\tau); \quad y(\tau, T) = h_{\sigma}(\tau), \quad (9.58)$$

максимизируя функционал

$$\Phi_T = \int_0^T \Phi(t) dt, \quad (9.59)$$

выражающий величину суммарной прибыли за время переходного процесса.

При решении этой задачи в качестве ограничений будут выступать уравнения (8.103) в совокупности с граничными условиями (9.57) и (9.58). Ограничения на ресурсы, конечно, остаются в силе. Конечную структуру популяции из соображений дальнейшей эксплуатации часто удобно выбирать так, чтобы она соответствовала стационарному оптимуму, т. е. являлась решением первой из трех перечисленных задач.

Все три рассмотренные задачи решались авторами на практике применительно к задаче оптимизации структуры стада крупного рогатого скота. Так как при решении второй и третьей задач размерность задачи линейного программирования существенно возрастает за счет введения временной переменной, то в этих задачах была принята более грубая дискретизация основных уравнений по возрасту. Время вычислений одного варианта на машине БЭСМ-4 было порядка 3 минут. Расчеты показали, что применение методов оптимизации на основе приведенных моделей динамики популяции приводит к увеличению прибыли от эксплуатации стада на 5—7%.

Таким образом, биологические закономерности дают существенную часть ограничений при поиске оптимального режима эксплуатации популяции. Эти ограничения могут быть выдвинуты только на основе, соответствующей данной экономической проблеме модели динамики численности и структуры популяции.

В заключение этой главы еще раз отметим, что рассмотренные в ней задачи далеко не исчерпывают всего разнообразия проблем, связанных с управлением численностью и структурой популяций. Решение этих задач является лишь одним из первых шагов на пути применения уравнений динамической теории популяций к решению важных практических вопросов.



## Приложение 1

### ОБ УСТОЙЧИВОСТИ НЕПОДВИЖНЫХ ТОЧЕК УРАВНЕНИЙ ДИНАМИКИ НЕЙТРАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

В настоящем приложении изложены результаты, относящиеся к исследованию устойчивости изолированных неподвижных точек (точек покоя) уравнений динамики нейтральных популяций. Специфика нелинейных дифференциальных уравнений популяционной генетики позволяет получить эти условия в некоторой специальной форме, облегчающей исследование конкретных моделей. На материале приложения построена глава 7 и частично глава 6. Следует отметить, что так как доказательство результатов в приложении проведено в более строгой форме, чем в основных главах книги, то изучение приложения требует по сравнению с этими главами больших усилий. Поэтому читатель, который интересуется лишь результатами, но не их строгими доказательствами, может ознакомиться лишь с формулировками приведенных ниже лемм и теорем и с комментариями к ним. Для чтения приложения достаточно знакомства с основами теории устойчивости динамических систем, например, по книге Б. П. Демидовича «Лекции по математической теории устойчивости».

#### § П.1.1. О точках покоя

Уравнения динамики нейтральных популяции, как было показано в главе 2, имеют вид

$$\dot{p} = f(p) - pg(p), \quad (\text{П.1})$$

где  $g(p) = \sum_{i=1}^n f_i(p)$  — скалярная функция векторного аргумента  $p = \{p_1, \dots, p_n\}$ , а  $f(p) = \{f_1(p), \dots, f_n(p)\}$  —  $n$ -мерная вектор-функция. Составляющие функции  $f_i(p)$  определены на стандартном симплексе

$$\sigma = \left\{ p \mid \sum_{i=1}^n p_i = 1, p \geq 0 \right\}$$

вещественного  $n$ -мерного евклидова пространства  $E^n$ . В динамике биологических популяций  $f_i(p)$  названы функциями перехода, а  $g(p)$  — функцией приспособленности популяции.

Исследование системы уравнений (П.1) будет проводиться при следующих предположениях;

1. Функции, входящие в правые части уравнения (П.1), непрерывны и таковы, что обеспечивается существование и единственность решения задачи Коши на отрезке  $t \in [0, \tau]$ ,  $\tau > 0$ , при  $p(0) \in \sigma$ .

2. Функция  $f_i(p)$  ( $i = 1, 2, \dots, n$ ) удовлетворяет неравенству

$$f_i(p) \geq 0 \text{ при } p \in \sigma^i, \quad (\text{П.2})$$

где  $\sigma^i = \left\{ p \mid \sum_{j=1}^n p_j = 1, p \geq 0, p_i \equiv 0 \right\}$  — грань симплекса  $\sigma$ , соответствующая  $p_i = 0$ . Эти предположения позволяют сформулировать следующую теорему об ограниченности решений системы (П.1).

**Теорема 1.** Пусть  $p(t)$  — решение системы (П.1) с начальным условием  $p(0) \in \sigma$ . Тогда  $p(t) \in \sigma$  при  $t \in [0, \tau]$ .

**Доказательство.** Просуммировав уравнения системы (П.1), нетрудно убедиться, что  $\sum_{i=1}^n \dot{p}_i = 0$  при  $p \in \sigma$  и, следовательно, гиперплоскость  $\left\{ p \mid \sum_{i=1}^n p_i = 1 \right\}$

является инвариантным множеством этой системы. Осталось показать, что ни одно из решений  $p(t)$  при  $t \in [0, \tau]$  не выходит из неотрицательного ортанта  $p \geq 0$ . Справедливость этого утверждения следует из того, что на каждой из граней  $\sigma^i$  ( $i = 1, 2, \dots, n$ ) соответствующая производная неотрицательна:  $\dot{p}_i \geq 0$  при  $p \in \sigma^i$ .

Доказанная теорема имеет очевидные следствия.

**Следствие 1.** Решение  $p(t)$  определено на полупрямой  $t \geq 0$ .

**Следствие 2.** Симплекс  $\sigma$  является полуинвариантным множеством системы (П.1), т. е.  $p(t) \in \sigma$  при  $t \geq 0$ .

Следующее утверждение свидетельствует о существовании у рассматриваемой системы неподвижной точки.

**Теорема 2.** Система (П. 1) имеет на  $\sigma$  хотя бы одну точку покоя.

**Доказательство.** Воспользуемся тождеством  $\sum_{i=1}^n p_i(t) = 1$  и исключим из системы (П. 1) одну из переменных, например  $p_k(t)$ . В результате получим систему, порядок которой на единицу меньше порядка исходной. Для этой последней полуинвариантным множеством является выпуклое тело  $T_k = \left\{ p \mid \sum_{i \neq k}^n p_i \leq 1, p_i \geq 0 (i = 1, 2, \dots, n), i \neq k \right\}$  в  $E^{n-1}$ . Известно, что для таких систем справедлива теорема Боля — Брауэра [5], гарантирующая существование неподвижной точки на полуинвариантном множестве, гомеоморфном шару.

Пусть  $\text{Int}$  означает внутренность некоторого множества, а  $\text{Fr}$  — его границу. Через  $\phi$  будем обозначать пустое множество. Сформулируем результат, касающийся поведения полутраекторий системы (П.1), начинающихся во внутренних точках симплекса  $\sigma$ .

**Теорема 3.** Пусть  $p(t)$  — решение системы (П.1) с начальным условием  $p(0) \in \text{Int } \sigma$ . Тогда для всех конечных  $t$ ,  $0 \leq t < \infty$ ,  $p(t) \cap \text{Fr } \sigma = \phi$ .

**Доказательство.** По предположению 1 функции  $f_i(p)$  непрерывны. Обозначим через  $\sigma_{i_0}$  замкнутое множество, принадлежащее грани  $\sigma^i$ :  $\sigma_{i_0} = \{p \mid p \in \sigma^i, f_i(p) = 0\}$ . Через  $\bar{\sigma}_{i_0}$  обозначим дополнение  $\sigma_{i_0}$  до всей грани. Предположим, что существует конечное  $T$  такое, что траектория достигла множества  $\bar{\sigma}_{i_0}$ ,  $p(T) \in \bar{\sigma}_{i_0}$ . В этом случае найдутся такие  $\Delta > 0$ ,  $\kappa \geq 1$ , что  $p(T - \Delta) \in \text{Int } \sigma$  и  $p(T - \kappa\Delta) \in \text{Int } \sigma$ , причем  $p_i(T - \kappa\Delta) > p_i(T - \Delta)$  при  $\kappa > 1$ . Последнее неравенство связано с тем, что изображающая точка должна подойти к грани  $\sigma^i$  из внутренней части  $\sigma$  (напомним, что  $p_i = 0$  при  $p \in \sigma^i$ ). Используя это неравенство, получим

$$\dot{p}_i(T - \Delta) = \lim_{\kappa \rightarrow 1} \frac{p_i(T - \Delta) - p_i(T - \kappa\Delta)}{(\kappa - 1)} < 0,$$

что в силу непрерывности  $f_i(p)$  противоречит неравенству (П.2). Поэтому сделанное предположение неверно,

и ни одна из полутраекторий  $C^+ = \{p | p(0) \in \text{Int } \sigma, p = p(t), t \geq 0\}$  не пересекает множества  $\bar{\sigma}_{i_0}$ . Рассмотрим теперь множество  $\sigma_{i_0}$ . Это множество состоит из дуг полутраекторий и, следовательно, ни в одной регулярной точке не пересекается с полутраекториями  $C^+$ . Если же  $\hat{p} \in \text{Fr } \sigma$  — точка покоя системы (П.1), то для всех  $t$  ( $0 < t < \infty$ )  $p(t) \cap \hat{p} = \emptyset$ , если только не выполнено равенство  $p(0) = \hat{p}$ . Теорема доказана.

Этот же результат, очевидно, справедлив и для любой грани симплекса, т. е. если  $p(0) \in \text{Int } \sigma^i$ , то решение  $p(t)$  удовлетворяет условию  $p(t) \cap \text{Fr } \sigma^i = \emptyset$ . Таким образом, полутраектории системы (П.1), отвечающие  $t \geq 0$ , ведут себя следующим образом. Полутраектория, начало которой расположено на какой-либо грани симплекса, может попасть на грань большей размерности или во внутреннюю точку симплекса, но она никогда не попадет за конечное время на грань меньшей размерности.

Обозначим через  $L$  некоторое подмножество совокупности целых чисел  $(1, 2, \dots, n)$ , а через  $\bar{L}$  — его дополнение. Будем считать, что  $\bar{L}$  включает хотя бы одно число, т. е. что  $\bar{L} \neq \emptyset$ . Общее число подмножеств  $\bar{L}$  (а следова-

тельно, и  $L$ ) равно  $\sum_{i=1}^n C_n^k = 2^n - 1$ . Каждому из них поставим в соответствие некоторую грань симплекса

$$\sigma^L = \left\{ p \mid p_i \equiv 0, i \in L; p_i \geq 0, i \in \bar{L}, \sum_{i \in \bar{L}} p_i = 1 \right\}.$$

Пусть функции перехода  $f_i(p)$  таковы, что на некоторых гранях выполняются соотношения  $f_i(p \in \sigma^L) \equiv 0$  при  $i \in L$ . Этому условию, например, для всех  $L$  удовлетворяют функции перехода однолокусной полиаллельной

популяции  $f_i(p) = p_i \sum_{j=1}^n g_{ij} p_j$ . В этом случае, если начальная точка расположена на грани  $\sigma^L$ , то  $\dot{p}_i \equiv 0, i \in L$ , и, следовательно, изображающая точка не выйдет из пределов этой грани. Поэтому подсистема

$$\dot{p}_i = f_i(p \in \sigma^L) - p_i g(p \in \sigma^L), \quad i \in \bar{L}, \quad (\text{П.3})$$

может рассматриваться независимо. Ясно, что для таких подсистем справедливы все сформулированные выше тео-

ремы. Будем называть подсистемы, образованные таким способом и соответствующие им грани симплекса  $\sigma$ , *отделяющимися*. Иначе говоря, грань  $\sigma^L$  является отделяющей, если  $f_i (p \in \sigma^L) = 0$  при  $i \in L$ . Все остальные грани будем называть *неотделяющимися*. Понятие отделимости связано с введенным в книге термином невозстановимости популяции следующим образом: подсистема (П.3) отделяющаяся, если популяция не восстанавливает группы особей, соответствующие индексам  $i \in L$ .

Упорядочим каким-либо образом множества  $\bar{L}$ , соответствующие отделяющимся подсистемам:  $\bar{L}_1, \dots, \bar{L}_N$ .

**Теорема 4.** Пусть  $M$  — множество всех индексов ( $i = 1, 2, \dots, N$ ) таких, что  $\bigcap_{i \in M} \bar{L}_i = \emptyset$ . Тогда число точек покоя системы (П.1) не меньше числа  $m(M)$  элементов множества  $M$ .

**Доказательство.** Справедливость утверждения теоремы следует из того факта, что в каждой из отделяющихся подсистем существует точка покоя.

Следующую теорему мы сформулируем в предположении, что функции  $f_i(p)$  ( $i = 1, 2, \dots, n$ ) — аналитические на  $\sigma$ , а система (П.1) удовлетворяет требованию грубости, т. е. малые изменения параметров не влекут за собой качественного изменения свойств модели. Как следует из результатов главы 4, этим предположениям удовлетворяют все модели популяционной генетики. Свойства грубости, разумеется, не может быть строго формализовано; однако в каждом конкретном случае будет понятно, что мы под этим понимаем.

Обозначим через  $\sigma_{i_0}^L$  замкнутое множество  $\sigma_{i_0}^L = \{p \mid p \in \sigma^L, f_i(p) = 0\}$ , а через  $\bar{\sigma}_{i_0}^L$  — его дополнение  $\bar{\sigma}_{i_0}^L = \{p \mid p \in \sigma^L, f_i(p) > 0\}$ . Докажем следующую лемму.

**Лемма 1.** Пусть функции  $f_i(p)$  ( $i = 1, 2, \dots, n$ ) аналитические, а система (П.1) удовлетворяет требованию грубости. Тогда для любого  $L \in 1, 2, \dots, n$  и  $i \in L$  либо  $\sigma_{i_0}^L = \sigma^L$ , либо  $\text{Int } \sigma_{i_0}^L = \emptyset$ , причем в последнем случае множество  $\sigma_{i_0}^L$  не содержит изолированных точек  $p \in \text{Int } \sigma^L$ .

**Доказательство.** Так как функции  $f_i(p)$  ( $i = 1, 2, \dots, n$ ) аналитические на  $\sigma$ , то из известных теорем анализа [7] следует, что при  $\sigma_{i_0}^L \neq \sigma^L$  множество  $\sigma_{i_0}^L$

не содержит непустого открытого подмножества. Это доказывает альтернативу. Для того чтобы доказать, что множество  $\sigma_{i_0}^L$  не содержит изолированных точек  $p \in \text{Int } \sigma^L$  при  $\text{Int } \sigma_{i_0}^L = \phi$ , достаточно заметить, что в силу неравенства (П.2) существование таких изолированных точек означало бы касание грани  $\sigma^L$  и гиперповерхности  $z = f_i (p \in \sigma^L)$ , что противоречит предположению о грубости модели.

**Теорема 5.** Пусть функции  $f_i(p)$  ( $i = 1, 2, \dots, n$ ) аналитические, а система (П.1) удовлетворяет требованию грубости. Тогда каждая из точек покоя либо внутренняя, т. е.  $\hat{p} > 0$ , либо принадлежит отделяющейся грани.

**Доказательство.** Пусть  $\hat{p}$  — точка покоя. Пусть  $\hat{p}_i = 0$  при  $i \in L$  и  $\hat{p}_i > 0$  при  $i \in \bar{L}$ , т. е.  $\hat{p} \in \text{Int } \sigma^L$ . Предположим, что грань  $\sigma^L$  неотделяющаяся. Тогда найдется такое  $l \in L$ , что  $\bar{\sigma}_{i_0}^L \neq \phi$ . Применяя лемму 1, получаем что  $\bar{\sigma}_{i_0}^L \neq \phi \Rightarrow \bar{\sigma}_{i_0}^L \subset \text{Int } \sigma^L$ . Осталось показать, что последнее включение противоречит условию  $\hat{p} \in \text{Int } \sigma^L$ . Действительно, так как  $\hat{p}_i = 0$  при  $i \in L$  и, согласно (П.1),  $f_i(\hat{p}) = 0$  при  $i \in L$ , то  $\hat{p} \notin \bar{\sigma}_{i_0}^L \supset \text{Int } \sigma^L$ .

**Следствие 5.1.** Сформулированная выше теорема позволяет рекомендовать следующую процедуру для отыскания равновесного вектора  $\hat{p}$  системы (П.1).

1. Положить в векторе  $p$  часть координат ( $i \in L$ ) равными нулю и выяснить, выполняются ли соотношения

$$\left. \begin{aligned} f_i(p \in \sigma^L) &\equiv 0, & i \in L, \\ f_i(p \in \sigma^L) &> 0, & i \in \bar{L}. \end{aligned} \right\} \quad (\text{П.4})$$

2. Если соотношения (П.4) выполняются, то положительные компоненты вектора  $\hat{p}$  находятся как решение системы

$$f_i(p \in \sigma^L) - p_i g(p \in \sigma^L) = 0, \quad i \in \bar{L}. \quad (\text{П.5})$$

### § П.1.2. Об устойчивости точек покоя «в малом»

В этом параграфе будут получены критерии устойчивости точек покоя системы (П.1) на основании исследования уравнений первого приближения.

*Замечание 1.* Пусть  $\varphi(p)$  — непрерывно дифференцируемая функция. Введем в рассмотрение функцию

$$\Psi(p) = \varphi \left( \frac{p_1}{\sum_{i=1}^n p_i}, \frac{p_2}{\sum_{i=1}^n p_i}, \dots, \frac{p_n}{\sum_{i=1}^n p_i} \right).$$

Очевидно, что значения функций  $\varphi(p)$  и  $\Psi(p)$  на симплексе совпадают, а  $\Psi(p)$  однородна. Согласно теореме Эйлера получим

$$\sum_{j=1}^n \frac{\partial \Psi}{\partial p_j} p_j = k \Psi(p),$$

где  $k$  — степень однородности  $\Psi(p)$ .

Этим замечанием мы будем неоднократно пользоваться в дальнейшем, полагая там, где это необходимо, что все функции приведены к однородным. В моделях популяционной генетики этого приведения не требуется, поскольку функции перехода  $f_i(p)$  всех моделей главы 4 однородные степени  $k$ .

Введем в рассмотрение, наряду с системой (П.1) вспомогательную систему

$$\dot{p} = f(p) - pg(p) + \chi(p) \left[ \sum_{i=1}^n p_i - 1 \right], \quad (\text{П.6})$$

где  $\chi(p) = \{\chi_1(p), \dots, \chi_n(p)\}$  —  $n$ -мерный вектор.

Функции  $\chi_i(p)$  удовлетворяют единственному ограничению  $\chi_i(p) < \infty$  при  $p \in \sigma$  ( $i = 1, 2, \dots, n$ ). Очевидно, что при  $p(0) \in \sigma$  решения систем (П.1) и (П.6) совпадают. Ниже будет показано, что рассмотрение системы (П.6) позволяет в некоторых случаях провести выделение особенностей, связанных с наличием у системы (П.1) первого интеграла. Для доказательства основных теорем этого и следующего параграфов нам понадобятся следующие две леммы.

*Лемма 2.* Пусть множество  $\sigma_{i_0}^L$  связно. В противном случае будем считать, что  $\sigma_{i_0}^L$  — одна из компонент связности. Пусть  $\sigma_{i_0}^L \cap \text{Int } \sigma^L \neq \emptyset$ . Тогда

$$f_{ij}(p \in \sigma_{i_0}^L) = h_i(p \in \sigma_{i_0}^L), \quad i \in L, j \in \bar{L}, \quad (\text{П.7})$$

где  $f_{ij}(p \in \sigma_{i_0}^L) = \partial f_i(p) / \partial p_j |_{p \in \sigma_{i_0}^L}$ ,  $h_i(p \in \sigma_{i_0}^L)$  — некоторые функции точки  $p \in \sigma_{i_0}^L$ .

**Доказательство.** Доопределим функции  $f_i(p)$  ( $i = 1, 2, \dots, n$ ) таким образом, чтобы неравенства  $f_i(p) \geq 0$ ,  $p \in \sigma^L$ ,  $i \in L$ , выполнялись не только при  $p \in \sigma^L$ , но и при  $p \in M^L$ , где  $M^L$  — некоторые открытые множества, такие, что  $M^L \supset \sigma^L$ ,  $\dim M^L = \dim \sigma^L$  ( $\dim M^L$  — размерность множества  $M^L$ ). Как следует из теоремы 1, это можно сделать без ограничения общности рассматриваемых задач. Доопределенные таким образом функции  $f_i(p)$ ,  $i \in L$ , имеют на  $\sigma^L$  экстремум (собственный или несобственный) в точках  $p \in \sigma_{i_0}^L$ . Составим функцию Лагранжа  $H_i(p \in \sigma^L, h_i) = f_i(p \in \sigma^L) - h_i \left( \sum_{i \in \bar{L}} p_i - 1 \right)$ .

Приравнявая теперь нулю соответствующие производные, получаем соотношения (П.7). Лемма доказана.

Отметим, что для аналитических функций  $f_i(p)$ , в предположении грубости модели в силу леммы 1, множество  $\sigma_{i_0}^L$  либо совпадает со всей гранью  $\sigma^L$ , либо расположено на его границе (т. е. принадлежит грани меньшей размерности). Поэтому соотношение (П.7) для аналитических функций перехода выполняется на всех отделяющихся гранях и только на таких гранях. При этом  $h_i = 0$ ,  $i \in \bar{L}$ .

**Лемма 3.** Пусть  $Q$  — линейный оператор в комплексном  $n$ -мерном пространстве  $C^n$ . Пусть  $\lambda_k(Q)$  — одно из его характеристических чисел, а  $\bar{q}^k$  — соответствующий этому характеристическому числу собственный вектор. Пусть, наконец,  $\bar{r}$  — некоторый произвольный  $n$ -мерный вектор. Тогда характеристические числа возмущенного оператора  $R = Q + (r, \cdot)\bar{q}^k$  сохраняются с точностью до сдвига  $\lambda_k(R) = \lambda_k(Q) + (\bar{r}, \bar{q}^k)$ .

**Доказательство.** Выполнение равенства  $\lambda_k(R) = \lambda_k(Q) + (\bar{r}, \bar{q}^k)$  очевидно. Докажем, что  $\lambda_i(Q) = \lambda_i(R)$  при ( $i = 1, 2, \dots, n$ ;  $i \neq k$ ). Рассмотрим сопряженный оператор  $R^* = Q^* + (\bar{q}^k, \cdot)\bar{r}^*$ , где  $\bar{r}^*$  — вектор, сопряженный для  $\bar{r}$ . Пусть  $y^i$  — собственный вектор, соответствующий характеристическому числу  $\lambda_i(Q^*)$ . В силу ортогональности собственных векторов  $(\bar{q}^k, y^i) = 0$  ( $i \neq k$ ;  $i = 1, 2, \dots, n$ ) и, следовательно,  $\lambda_i(Q^*) = \lambda_i(R^*)$  ( $i \neq k$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ ). Для завершения доказательства достаточно вспомнить, что  $\lambda_i(Q) = \lambda_i^*(Q^*)$ . Лемма доказана.



Далее мы будем рассматривать, специально этого не оговаривая, устойчивость по Ляпунову изолированных положений равновесия. Будем говорить, что положение равновесия  $\hat{p}$  устойчиво (асимптотически устойчиво), если оно устойчиво (асимптотически устойчиво) по отношению к возмущениям начальных данных  $\xi(0)$  ( $i = 1, 2, \dots, n$ ) таким, что  $\hat{p} + \xi(0) \in \sigma$ . Из этого включения вытекает, что

$$\sum_{i=1}^n \xi_i(t) = 0, \quad t \geq 0. \quad (\text{П.8})$$

**Теорема 6.** Пусть  $(\bigcap_{i \in L} \sigma_{i0}^L) \cap \text{Int } \sigma^L \neq \emptyset$ , и пусть

$\tilde{p} \in \bigcap_{i \in L} \sigma_{i0}^L$ . Тогда в некоторой окрестности  $\Lambda$  точки  $\tilde{p}$  изменение переменных  $p_i(t)$ ,  $i \in L$ , определяется квазилинейной системой уравнений

$$\dot{p}_i = \sum_{j \in L} (\tilde{f}_{ij} - \tilde{h}_i - \delta_{ij} \tilde{g}) p_j + R_i(p \in \Lambda), \quad i \in L, \quad (\text{П.9})$$

где  $\tilde{f}_{ij} = f_{ij}(\tilde{p})$ ,  $\tilde{h}_i = h_i(\tilde{p})$ ,  $R_i(p \in \Lambda) = o(\|\tilde{p} - p\|)$ ,  $i \in L$  ( $\|p\|$  — евклидова норма вектора  $p$ ),  $o(\|\tilde{p} - p\|)$  — малая порядка высшего, чем  $\|\tilde{p} - p\|$ ,  $\delta_{ij}$  — символ Кронекера.

**Доказательство.** Рассмотрим подсистему вспомогательной системы (П.6)

$$\dot{p}_i = f_i(p) - p_i g(p) + \chi_i(p) \left( \sum_{j=1}^n p_j - 1 \right), \quad i \in L. \quad (\text{П.10})$$

Положим  $\chi_i(p) = -\tilde{h}_i$ . Для доказательства теоремы теперь достаточно воспользоваться формулой Тейлора и применить лемму 2.

*Замечание 2.* Доказанная теорема позволяет при исследовании решений системы (П.1) вблизи отделяющей грани  $\sigma^L$  рассматривать движение переменных  $p_i(t)$ ,  $i \in L$ , независимо от остальных уравнений и ограничиваться при этом уравнениями линейного приближения.

**Теорема 7.** Пусть  $\hat{p}$  — точка покоя системы (П.1) такая, что  $\hat{p}_i = 0$  при  $i \in L$ ,  $\hat{p}_i > 0$  при  $i \in \bar{L}$ .

Пусть выполняются следующие два условия:

а) Последовательные главные миноры матрицы  $R^L = \|\hat{f}_{ij} - \hat{h}_i - \delta_{ij}\hat{g}\|$  ( $i, j \in L$ ), где  $\hat{f}_{ij} = \partial f_i(p)/\partial p_j |_{p=\hat{p}}$ ,  $\hat{h} = \hat{h}(\hat{p})$ ,  $\hat{g} = g(\hat{p})$ , имеют знак  $(-1)^k$ , где  $k$  — порядок минора.

б) Все характеристические числа, за исключением одного матрицы  $R^L = \|\hat{f}_{ij} - \delta_{ij}\hat{g} + \hat{p}_i\alpha\|$ ,  $i, j \in \bar{L}$ , где  $\alpha \geq (1-k)\hat{g}$ , имеют отрицательные вещественные части.

Тогда положение равновесия  $\hat{p}$  асимптотически устойчиво.

**Доказательство.** Рассмотрим подсистему (П. 10) системы (П. 6). Покажем, что  $\hat{p} \in \bigcap_{i \in L} \sigma_{i0}^L$ . Предположим, что  $\hat{p} \in \sigma^L$  и вместе с тем  $\hat{p} \notin \bigcap_{i \in L} \sigma_{i0}^L$ . Тогда найдется такое  $l \in L$ , что  $\hat{p} \in \bar{\sigma}_{l0}^L$ . Это противоречит условию  $f_l(\hat{p}) = 0$  при  $i \in L$ . Следовательно,  $\hat{p} \in \bigcap_{i \in L} \sigma_{i0}^L$  и, согласно теореме 6, уравнения первого приближения подсистемы (П. 10) записываются следующим образом:

$$\dot{\xi}_i = \sum_{j \in L} (\hat{f}_{ij} - \hat{h}_i) \xi_j - \xi_i \hat{g} + \dots, i \in L, \quad (\text{П. 11})$$

т. е. они выделяются в независимую подсистему. Таким образом, для асимптотической устойчивости точки покоя  $\xi_i = 0$ ,  $i \in L$ , системы (П. 11) достаточно, чтобы характеристические числа матрицы  $R^L$  имели отрицательные вещественные части. Поскольку недиагональные элементы этой матрицы неотрицательны (это вытекает из (П. 2)), то, для того чтобы матрица  $R^L$  была гурвицевой, по теореме Котелянского [4] необходимо и достаточно, чтобы ее последовательные главные миноры имели знак  $(-1)^k$ ,  $k$  — порядок минора.

Рассмотрим теперь вторую подсистему вспомогательной системы (П. 6):

$$\dot{p}_i = f_i(p) - p_i g(p) + \chi_i(p) \left( \sum_{i=1}^n p_i - 1 \right), i \in \bar{L}. \quad (\text{П. 12})$$

Уравнения первого приближения этой подсистемы

записываются так:

$$\dot{\xi}_i = \sum_{j=1}^n \hat{f}_{ij} \xi_j - \hat{g}_i \xi_i - \sum_{j=1}^n \hat{p}_i \vartheta_j \xi_j + \chi_i \sum_{j=1}^n \xi_j + \dots, i \in L,$$

где  $\vartheta_j = \sum_{k=1}^n \hat{f}_{kj}$ . Так как  $\sum_{j=1}^n \xi_j = 0$ , то характер положения равновесия, как и следовало ожидать, не зависит от того, какие значения принимают коэффициенты  $\chi_i, i \in \bar{L}$ . Из уравнения (П.11) вытекает, что матрица уравнений первого приближения системы (П.1) перестановкой рядов может быть приведена к следующему виду:

$$\left\| \begin{array}{c|c} R^L & 0 \\ \hline R^* & R^{\bar{L}} \end{array} \right\|,$$

где  $R^*$  — произвольная матрица. Для матрицы  $R^{\bar{L}}$  получаем  $R^{\bar{L}} = \left\| \hat{f}_{ij} - \hat{p}_i \vartheta_j - \delta_{ij} \hat{g} + \chi_i \right\|, i, j \in \bar{L}$ . Покажем, что вектор  $\left\| \hat{p}_i \right\|, i \in \bar{L}$  является собственным для матрицы  $\left\| \hat{f}_{ij} \right\|, i, j \in \bar{L}$  и ему соответствует характеристическое число  $k\hat{g}$ . Так как функции  $f_i(p)$  однородные степени  $k$ ,

то по формуле Эйлера имеем  $\sum_{j=1}^n f_{ij}(p) p_j = k f_i(p), i \in \bar{L}$ ,

а в точке  $\hat{p}$  имеем  $\sum_{j=1}^n \hat{f}_{ij} \hat{p}_j = k \hat{f}_i = \hat{p}_i k \hat{g}, i \in \bar{L}$ . Зададим

$\chi_i, i \in \bar{L}$  в матрице  $R^{\bar{L}}$  следующими равенствами  $\chi_i = \hat{p}_i \alpha$ , где параметр  $\alpha$  пока не определен. Непосредственной подстановкой нетрудно убедиться, что вектор  $\left\| \hat{p}_i \right\|, i \in \bar{L}$  будет собственным и для матрицы  $R^{\bar{L}}$  и ему соответствует характеристическое число  $\lambda_\alpha(R^{\bar{L}}) = \left( \alpha - \sum_{j \in \bar{L}} \vartheta_j \hat{p}_j - \hat{g} \right)$ .

Так как  $\alpha$  является «свободным» параметром, то характер положения равновесия  $\hat{p}$  не зависит от  $\alpha$ . Существование у матрицы  $R^{\bar{L}}$  характеристического числа  $\lambda_\alpha$ , не оказывающего влияния на устойчивость положения равновесия, определяется наличием у рассматриваемой системы первого линейного интеграла. Согласно лемме 3 остальные характеристические числа матрицы  $R^{\bar{L}}$  совпадают с характеристическими числами матрицы  $\tilde{R}^{\bar{L}} =$

$= \|\hat{f}_{ij} - \delta_{ij}\hat{g} + \hat{p}_i\alpha\|$ , которая имеет также характеристическое число  $\tilde{\lambda}_\alpha = [\alpha + (k-1)\hat{g}]$ . Выберем  $\alpha$  так, чтобы  $\tilde{\lambda}_\alpha \geq 0$ , т. е.  $\alpha \geq (1-k)\hat{g}$ . Поскольку асимптотическая устойчивость положения равновесия  $\xi = 0$  определяется знаком вещественных частей остальных характеристических чисел матрицы  $R^L$ , то теорема доказана.

*Замечание 3.* В большинстве моделей популяционной генетики (см. главу 4)  $k \geq 1$ ,  $\hat{g} > 0$ . Эти неравенства позволяют положить параметр  $\alpha$  в матрице  $\tilde{R}^L$  равным нулю и при исследовании устойчивости рассматривать матрицу  $\tilde{R}^L = \|\hat{f}_{ij} - \delta_{ij}\hat{g}\|$ ,  $i, j \in \bar{L}$ , или, в обозначениях главы 7

$$\tilde{R}^L = \hat{F}^L - \hat{g}I. \quad (\text{П.13})$$

*Замечание 4.* Если функции  $f_i(p)$  аналитические и система (П.1) удовлетворяет требованию грубости, то, как уже указывалось,  $h_i = 0$ ,  $i \in \bar{L}$ . В этом случае матрица  $R^L = \|\hat{f}_{ij} - \delta_{ij}\hat{g}\|$ ,  $i, j \in L$ , или в обозначениях главы 7

$$R^L = \hat{F}^L - \hat{g}I. \quad (\text{П.14})$$

**Теорема 8.** Пусть среди характеристических чисел матрицы  $R^L$  или  $\tilde{R}^L$  (кроме  $\lambda_\alpha$ ) есть хотя бы одно с положительной вещественной частью. Тогда положение равновесия  $\hat{p}$  неустойчиво.

**Доказательство.** Пусть среди характеристических чисел матрицы  $\tilde{R}^L$  (кроме  $\tilde{\lambda}_\alpha$ ) хотя бы одно имеет положительную вещественную часть. Неустойчивость положения равновесия в этом случае вытекает из соответствующей теоремы Ляпунова об устойчивости по первому приближению.

Несколько сложнее обстоит дело с подсистемой (П.11), поскольку мы рассматриваем устойчивость только по отношению к неотрицательным возмущениям  $\xi_i \geq 0$ ,  $i \in L$ . Покажем, что если среди характеристических чисел матрицы  $R^L$  имеется хотя бы одно с положительной вещественной частью, то положение равновесия неустойчиво. Доказательство будем проводить в два этапа. Предположим, что матрица  $R^L$  неразложима (напомним, что ее недиагональные элементы неотрицательны). В этом случае характеристическое число матрицы  $R^L$  с наибольшей вещественной частью является простым, вещественным и ему соответствует положительный собственный вектор [2]. Таким образом, если это характеристическое число

положительно, то (поскольку именно оно определяет асимптотику решения) при любых начальных возмущениях  $\xi_i(0) \geq 0, i \in L$ , положение равновесия системы (П. 11), а следовательно, и системы (П.4) неустойчиво. Пусть теперь матрица  $R^L$  разложима. В этом случае перестановкой рядов она может быть приведена к блочно-треугольному виду

$$R^L = \begin{vmatrix} R_1^L & \dots & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ R^* & \dots & R_n^L \end{vmatrix},$$

т. е. система (П.11) распадается на независимые подсистемы, каждая со своей неразложимой матрицей  $R_i^L$ . Применение к каждой из таких подсистем предыдущего рассуждения и завершает доказательство теоремы.

*Замечание 5.* Предположение о грубости рассматриваемой модели позволяет утверждать, что среди характеристических чисел матриц  $R^L$  и  $R^{\bar{L}}$  (кроме  $\lambda_0$ ) нет нулевых и чисто мнимых. В этом случае условия устойчивости, которые даются теоремой 7, будут не только достаточными, но и необходимыми.

Как следует из теоремы 7, одно из характеристических чисел матрицы  $R^{\bar{L}}$  не влияет на устойчивость точки покоя  $\hat{p}$ . Простое достаточное условие отрицательности вещественных частей остальных характеристических чисел матрицы  $R^{\bar{L}}$  можно получить при помощи следующей леммы.

*Лемма 4.* Пусть вещественная матрица  $Q = \|q_{ij}\|_{n \times n}$  имеет вещественное характеристическое число  $\lambda_k(Q)$  и ему соответствует вещественный собственный вектор  $\bar{q} = \|\bar{q}_1, \dots, \bar{q}_n\|$ , причем  $\bar{q}_i \neq 0 (i = 1, 2, \dots, n)$ . Пусть выполняется неравенство

$$\sum_{j=1}^n \min_{i \neq j} q_{ij} \frac{\bar{q}_j}{q_i} > \lambda_k(Q). \tag{П.15}$$

Тогда остальные характеристические числа матрицы  $Q$  имеют отрицательные вещественные части.

*Доказательство.* Пусть линейный оператор  $Q$  (лемма 3) имеет в некотором базисе в  $C^n$  матрицу  $Q = \|q_{ij}\|$ . Согласно лемме 3  $\lambda_i(Q) = \lambda_i(R) (i = 1, 2, \dots, n;$

$i \neq k$ ), а  $\lambda_k(R) = \lambda_k(Q) + (\bar{r}, \bar{q})$ , где  $R = Q + z\bar{r}\bar{r}^T$  ( $\bar{r}^T$  — вектор, транспонированный для  $\bar{r} = \|\bar{r}_1, \dots, \bar{r}_n\|$ ). Пусть  $\bar{Q} = \text{diag}(\bar{q}_i)$ . Рассмотрим матрицу  $\bar{Q}^{-1}R\bar{Q}$ ,

подобную матрице  $R$ . Она имеет вид  $\bar{Q}^{-1}R\bar{Q} = \left\| q_{ij} \frac{\bar{q}_j}{\bar{q}_i} + \bar{r}_j \bar{q}_j \right\|$

( $i, j = 1, 2, \dots, n$ ). Выберем вектор  $\bar{r}$  так, чтобы недиагональные элементы матрицы  $\bar{Q}^{-1}R\bar{Q}$  были неотрицательны, т. е. из условия  $\min_{i \neq j} \left[ q_{ij} \frac{\bar{q}_j}{\bar{q}_i} + \bar{r}_j \bar{q}_j \right] = 0$ . Это дает:

$\bar{q}_j = - \min_{i \neq j} \frac{q_{ij}}{\bar{q}_i}$  ( $j = 1, 2, \dots, n$ ). Для характеристического

числа  $\lambda_k(R)$  в этом случае имеем  $\lambda_k(R) = \lambda_k(Q) -$

$-\sum_{i=1}^n \min_{i \neq j} q_{ij} \frac{\bar{q}_j}{\bar{q}_i}$ . Подстановкой нетрудно убедиться, что это-

му характеристическому числу соответствует собственный вектор  $v = \|1, 1, \dots, 1\|$ . Так как недиагональные элементы матрицы  $\bar{Q}^{-1}R\bar{Q}$  неотрицательны, то, согласно известным оценкам [2], вещественные части остальных характеристических чисел матрицы  $\bar{Q}^{-1}R\bar{Q}$  не превосходят  $\lambda_k(R)$  при указанном выше выборе  $\bar{r}$ . Таким образом, если  $\lambda_k(R) < 0$ , то  $\text{Re} \lambda_i(Q) < 0$  ( $i = 1, 2, \dots, n$ ). Лемма доказана.

Доказанная лемма позволяет сформулировать следующее утверждение.

*Утверждение 1.* Пусть выполняется неравенство

$$\sum_{i \in \bar{L}} \min_{\substack{i \neq j \\ i \in \bar{L}}} \left[ \hat{f}_{ij} \frac{\hat{p}_j}{\hat{p}_i} \right] > (k-1) \hat{g}. \quad (\text{П.16})$$

Тогда характеристические числа  $\lambda_i$ ,  $i \in \bar{L}$ ,  $\lambda_i \neq \lambda_\alpha = (k-1)g$  матрицы  $\hat{F}^{\bar{L}} - \hat{g}I$  имеют отрицательные вещественные части.

*Доказательство.* Неравенство (П.16) получается путем формального применения леммы 4 к матрице  $\hat{F}^{\bar{L}} - gI$ , имеющей характеристическое число  $\lambda_\alpha = (k-1)g$  с собственным вектором  $\hat{p}$ .

*Замечание 6.* Неравенству (П.16) можно придать более удобный для применения вид, если воспользоваться соотношениями между матрицей переходов и матрицей взаимодействий, полученными в главе 7:

$$\hat{F}^{\bar{L}} - \hat{g}I = \hat{P}^{\bar{L}} \hat{G}^{\bar{L}} \quad (\text{П.17})$$

или в скалярной форме:

$$\hat{r}_{ij} - \delta_{ij}\hat{g} = \hat{G}_{ij}\hat{p}_i, \quad i, j \in \bar{L}. \quad (\text{П.18})$$

С учетом (П.18) неравенство (П.16) принимает следующий вид:

$$\sum_{i \in \bar{L}} \min_{\substack{i \in \bar{L} \\ i \neq j}} [\hat{G}_{ij}\hat{p}_j] > (k-1)\hat{g}. \quad (\text{П.19})$$

Иными словами, если в матрице  $\hat{G}^{\bar{L}}\hat{P}^{\bar{L}}$  (напомним, что  $\hat{G}^{\bar{L}} = \|\hat{G}_{ij}\|, i, j \in \bar{L}; \hat{P}^{\bar{L}} = \text{diag}\{\hat{p}_i\}, i \in \bar{L}$ ) сумма, образованная из минимальных недиагональных элементов каждого столбца, больше чем  $(k-1)\hat{g}$ , то характеристические числа  $\lambda_i, i \in \bar{L}, \lambda_i \neq \lambda_k$  матрицы  $\hat{F}^{\bar{L}} - \hat{g}I$  имеют отрицательные вещественные части.

Еще одно полезное при исследовании матрицы  $\hat{F}^{\bar{L}} - \hat{g}I$  соотношение, позволяющее понизить ее порядок на единицу, можно получить, используя тот факт, что характеристические числа матрицы  $\bar{Q}^{-1}R\bar{Q}$  (см. доказательство леммы 4)  $\lambda_i (i = 1, 2, \dots, n; i \neq k)$  не зависят от того, какие значения принимают параметры  $\bar{r}_i$ .

*Утверждение 2.* Характеристические числа  $\lambda_i, i \in \bar{L}$ , матрицы  $\hat{F}^{\bar{L}} - \hat{g}I$ , за исключением числа  $\lambda_k = (k-1)\hat{g}$ , совпадают с характеристическими числами матрицы

$$\|(\hat{G}_{ij} - \hat{G}_{is})\hat{p}_j\|, \quad i, j \in \bar{L}, \quad i, j \neq s \in \bar{L}. \quad (\text{П.20})$$

**Доказательство.** Из выражения (П.17) следует, что матрицы  $\hat{G}^{\bar{L}}\hat{P}^{\bar{L}}$  и  $\hat{F}^{\bar{L}} - \hat{g}I$  имеют одинаковые характеристические числа. Действительно,  $\hat{F}^{\bar{L}} - \hat{g}I = \hat{P}^{\bar{L}}\hat{G}^{\bar{L}}$ , а матрица  $\hat{P}^{\bar{L}}\hat{G}^{\bar{L}}$  подобна матрице  $(\hat{P}^{\bar{L}})^{-1}(\hat{P}^{\bar{L}}\hat{G}^{\bar{L}})\hat{P}^{\bar{L}} = \hat{G}^{\bar{L}}\hat{P}^{\bar{L}}$ . Матрица  $\hat{G}^{\bar{L}}\hat{P}^{\bar{L}}$ , как следует из соотношения (П.5), имеет характеристическое число  $\lambda_k = (k-1)g$  с единичным собственным вектором  $e = \|1, 1, \dots, 1\|$ . Таким образом (см. доказательство леммы 4), характеристические числа матрицы  $\hat{G}^{\bar{L}}\hat{P}^{\bar{L}}$  и матрицы  $\|\hat{G}_{ij}\hat{p}_j + \bar{r}_j\|, i, j \in \bar{L}$  совпадают при любых  $\bar{r}_j, j \in \bar{L}$  (кроме, разумеется, числа  $\lambda_k$ ). Определяя параметры  $\bar{r}_j$  равенствами  $\bar{r}_j = -\hat{G}_{ij}\hat{p}_j, j \in \bar{L}$ , получаем требуемые соотношения.

Перейдем к рассмотрению систем с разделяющимися классами. Как следует из главы 7, эти системы

записываются следующим образом;

$$\left. \begin{aligned} \dot{q}_i^v &= f_i^v(q) - q_i^v g^v(q) \quad (i = 1, 2, \dots, n_v), \\ g^v(q) &= \sum_{i=1}^{n_v} f_i^v(q) \quad (v = 1, 2, \dots, \rho). \end{aligned} \right\} \quad (\text{П.21})$$

Принципиальное отличие системы (П.21) от (П.1) заключается в том, что последняя имеет  $\rho$  первых линейных интегралов:

$$\sum_{i=1}^{n_v} q_i^v(t) = 1 \quad (v = 1, 2, \dots, \rho). \quad (\text{П.22})$$

Учет условий (П.22) позволяет записать критерии устойчивости в форме, несколько отличной от предыдущей. Сформулируем без доказательства теорему об устойчивости изолированного положения равновесия  $\hat{q}$  системы (П.21). Заметим только, что доказательство в основных чертах аналогично доказательству теоремы 7.

**Теорема 9.** Пусть  $\hat{q} = \|\hat{q}_1^1, \hat{q}_2^1, \dots, \hat{q}_{n_1}^1, \hat{q}_1^2, \dots, \hat{q}_{n_\rho}^\rho\|$  — такое положение равновесия системы (П.22), что  $\hat{q}_i^v = 0$  при  $i \in L^v$  ( $v = 1, 2, \dots, \rho$ ), а  $\hat{q}_i^v > 0$  при  $i \in \bar{L}^v$  ( $v = 1, 2, \dots, \rho$ ). Для устойчивости этого положения равновесия необходимо и достаточно, чтобы выполнялись следующие два условия:

а) последовательные главные миноры матрицы  $R^L = \|\hat{f}_{ij}^{v\eta} - \delta_{ij} \delta_{v\eta} \hat{q}^v\|$  ( $i \in L^v$ ;  $j \in L^\eta$ ;  $v, \eta = 1, 2, \dots, \rho$ ), где  $\hat{f}_{ij}^{v\eta} = \partial f_i^v / \partial q_j^\eta |_{q=\hat{q}}$  имели знак  $(-1)^k$ ,  $k$  — порядок минора;

б) среди характеристических чисел матрицы  $R^{\bar{L}} = \|\hat{f}_{ij}^{v\eta} - \delta_{ij} \delta_{v\eta} \hat{g}^v\|$ ,  $i \in \bar{L}^v$ ,  $j \in \bar{L}^\eta$  ( $v, \eta = 1, 2, \dots, \rho$ ) имелось  $(m(\bar{L}) - \rho)$  с отрицательной вещественной частью ( $m(\bar{L})$  — порядок матрицы  $R^{\bar{L}}$ ).

*Замечание 7.* Теорема 9 сформулирована в предположении, что функции  $f_i^v(q)$  аналитические, система (П.21) удовлетворяет требованию грубости,  $\hat{g}^v > 0$  ( $v = 1, 2, \dots, \rho$ ) и  $k \geq 1$ .



*Замечание 8.* Если ввести обозначение

$$\hat{g}I = \begin{pmatrix} \hat{g}^1 & 0 & \dots & 0 & \dots & 0 \\ & \ddots & & & & \\ 0 & \hat{g}^1 & & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & \hat{g}^2 & \dots & 0 \\ & & & \ddots & & \\ 0 & \dots & 0 & \dots & 0 & \dots & \hat{g}^{np} \end{pmatrix}, \quad (\text{П.23})$$

то матрицы  $R^L$  и  $R^{\bar{L}}$  можно записать так:

$$R^L = \hat{F}^L - \hat{g}I, \quad R^{\bar{L}} = \hat{F}^{\bar{L}} - \hat{g}I. \quad (\text{П.24})$$

### § П.1.3. Об устойчивости точек покоя в большом

В этом параграфе получены критерии устойчивости точек покоя на основе теорем прямого метода Ляпунова, и дана оценка областей притяжения особых точек. Для разыскания критериев мы построим знакоопределенную функцию  $V(p - \hat{p})$  и установим условия, при соблюдении которых производная этой функции, составленная в силу уравнений движения окажется знакоопределенной (или знакопостоянной) противоположного знака; тогда в силу теоремы Ляпунова [3] об устойчивости можно при выполнении этих критериев утверждать, что невозмущенное движение системы (П.1) устойчиво в большом.

Произведем в (П.1) замену переменной  $p = \hat{p} + \xi$ . Уравнения возмущенного движения запишем следующим образом:

$$\dot{\xi} = f^*(\xi) - (\hat{p} + \xi)g^*(\xi), \quad (\text{П.25})$$

где

$$f^*(\xi) = f(\hat{p} + \xi), \quad g^*(\xi) = g(\hat{p} + \xi).$$

Очевидно, что полуинвариантному множеству  $\sigma$  системы (П.1) соответствует полуинвариантное множество

$$\Xi = \left\{ \xi \mid \sum_{i=1}^n \xi_i = 0, -\hat{p}_i \leq \xi_i \leq 1 - \hat{p}_i \quad (i = 1, 2, \dots, n) \right\}$$

системы (П.25). В качестве функции Ляпунова выберем

предложенную одним из авторов в [6] функцию

$$V(\xi) = \sum_{i=1}^n \xi_i - \sum_{i \in \bar{L}} \hat{p}_i \ln \frac{(\hat{p}_i + \xi_i)}{\hat{p}_i}. \quad (\text{П.26})$$

Эта функция определена на множестве  $\Xi \setminus \bigcup_{k \in \bar{L}} \Xi^k$ , где

$$\Xi^k = \left\{ \xi \mid \sum_{i=1}^n \xi_i = 0, \xi_k = -\hat{p}_k, -\hat{p}_i \leq \xi_i \leq 1 - \hat{p}_i \right. \\ \left. (i = 1, 2, \dots, n) \right\}.$$

Обозначим это множество через  $\Xi^-(L)$ . На  $\Xi^-(L)$  функция  $V(\xi)$  выпукла и имеет абсолютный минимум в точке  $\xi = 0$ ,  $V(0) = 0$ , т. е.  $V(\xi) > 0$  при  $\xi \neq 0$ ,  $\xi \in \Xi^-(L)$ . Это нетрудно проверить, составив соответствующую функцию Лагранжа.

**Теорема 10.** Пусть в некоторой окрестности точки покоя выполняется неравенство

$$\dot{V}(\xi) = \sum_{i \in L} f_i^*(\xi) + \sum_{i \in \bar{L}} \xi_i g_i^*(\xi) \leq 0, \quad (\text{П.27})$$

где  $g_i^*(\xi) = f_i^*(\xi) / (\hat{p}_i + \xi_i)$ ,  $L = \{i \mid \hat{p}_i = 0\}$ ,  $\bar{L} = \{i \mid \hat{p}_i > 0\}$ .

Пусть  $\Lambda_0 = \{\xi \mid \dot{V}(\xi) \leq 0, \xi \in \Xi^-(L)\}$ . Причем множество  $\dot{V}(\xi) = 0$  не содержит в области  $\Lambda_0$  целых траекторий, кроме исследуемого положения равновесия. Пусть  $\Lambda_c = \{\xi \mid \xi \in \Lambda_0, V(\xi) < c, \xi \in \Xi^-(L)\}$ , где  $c$  — некоторое фиксированное число. Тогда решение  $\xi = 0$  системы (П.25) устойчиво при любых начальных условиях  $\xi(0) \in \Lambda_c$ .

**Доказательство.** Как известно [3], прямой метод Ляпунова основан на исследовании поведения некоторых функций (функций Ляпунова) вдоль траекторий рассматриваемой системы дифференциальных уравнений, причем поверхности уровня этой функции являются замкнутыми относительно точки  $\xi = 0$  поверхностями. Наша ситуация отличается от стандартной тем, что мы интересуемся только устойчивостью по отношению к возмущениям  $\xi(0) \in \Xi$ , а точка  $\xi = 0$  может находиться на границе множества  $\Xi$ . Однако, используя полуинвариант-

ность множества  $\Xi$ , можно показать, что для устойчивости положения равновесия  $\xi = 0$  достаточно выполнения неравенства  $\dot{V}(\xi) = (\dot{\xi} \cdot \text{grad } V(\xi)) \leq 0$ . Доказательство этого факта полностью совпадает с обычным доказательством теоремы Ляпунова об устойчивости, если принять во внимание, что ни одна из полутраекторий  $C^+$  системы (П.1) не пересекает граней симплекса  $\sigma$ . Составляя производную функции  $\dot{V}(\xi)$  в силу уравнений движения, получаем соотношения (П.27). Теорема доказана.

Представляет интерес запись неравенства (П.28) в переменных  $p_i$  ( $i = 1, 2, \dots, n$ ). Производя несложные выкладки, получим

$$\sum_{i \in \bar{L}} \hat{p}_i g_i(p) \geq g(p), \quad p \in \sigma. \quad (\text{П.28})$$

Более конструктивные критерии устойчивости можно получить, используя представление функции  $\dot{V}(\xi)$  в окрестности точки  $\xi = 0$  формулой Тейлора.

*Следствие.* Пусть выполняются неравенства

$$\left. \begin{aligned} \sum_{i \in L} (\hat{f}_{ij} - \hat{h}_i) < \hat{g}, \quad j \in L, \\ \sum_{i, j \in \bar{L}} \hat{G}_{ij} \xi_i \xi_j < 0, \quad \xi \in \Xi^L, \quad \xi \neq 0, \end{aligned} \right\} \quad (\text{П.29})$$

где  $\Xi^L = \left\{ \xi \mid \sum_{i=1}^n \xi_i = 0, \xi_j \equiv 0 \text{ при } j \in L, -\hat{p}_i \leq \xi_i \leq 1 - \hat{p}_i \text{ при } i \in \bar{L} \right\}$ . Тогда положение равновесия  $\xi = 0$  системы (П.26) асимптотически устойчиво.

*Доказательство.* Используя формулу Тейлора и соотношения предыдущего параграфа, для  $\dot{V}(\xi)$  получим

$$\dot{V}(\xi) = \sum_{j \in L} \left( \sum_{i \in L} \hat{f}_{ij}^* - \hat{h}_i - \hat{g} \right) \xi_j + \sum_{i \in \bar{L}} \sum_{j=1}^n \hat{G}_{ij}^* \xi_i \xi_j + \dots \quad (\text{П.30})$$

Пусть выполняются неравенства (П.29). Тогда, учитывая, что

$$\hat{f}_{ij} = \hat{f}_{ij}^*, \quad \hat{G}_{ij} = \hat{G}_{ij}^*, \quad \hat{g}^* = \hat{g}, \quad (\text{П.31})$$

из выражения (П.30) (напомним, что  $\xi_j \geq 0$  при  $j \in L$ ) следует, что существует окрестность точки  $\xi = 0$ , в которой  $V(\xi) < 0$ ,  $\xi \neq 0$ .

*Замечание 9.* Условия знакоопределенности квадратичных форм при наличии связи между переменными даются теоремой Финслера [1]. Однако в данном случае удобнее поступить следующим образом. Исключим в форме  $\sum_{i, j \in \bar{L}} \hat{G}_{ij} \xi_i \xi_j$  одну из переменных, напри-

мер  $\xi_k$ ,  $k \in \bar{L}$ ;  $\xi_k = \sum_{\substack{i \in \bar{L} \\ i \neq k}} \xi_i$ . Получаем

$$\sum_{i, j \in \bar{L}} \hat{G}_{ij} \xi_i \xi_j = \sum_{i, j \in \bar{L}} d_{ij}^k \xi_i \xi_j, \quad \xi \in \Xi^L, \quad (\text{П.32})$$

где  $d_{ij}^k = \hat{G}_{ij} - \hat{G}_{kj} - \hat{G}_{ik} + \hat{G}_{kk}$ ,  $i, j \in \bar{L}$ ,  $i, j \neq k$ . К квадратичной форме с матрицей  $\mathcal{D}^k = \|d_{ij}^k\|$ ,  $i, j \in L$ ,  $i, j \neq k$  можно применять критерий Сильвестра [2].

Применение второго метода Ляпунова в некоторых случаях дает возможность получить не только достаточные, но и необходимые условия устойчивости. Для получения этих критериев мы рассмотрим вторую производную функции  $V(\xi)$ , вычисленную в силу уравнений движения. Будет показано, что при некоторых ограничениях на матрицы  $\hat{F}^L$  и  $\hat{G}^{\bar{L}}$  эта производная знакоположительна на  $\Xi$ . Тогда по теоремам Ляпунова и Четаева [3] невозмущенное движение асимптотически устойчиво, если  $V(\xi)$  отрицательно определена на  $\Xi$ , и неустойчиво во всех остальных случаях.

**Теорема 11.** Пусть матрица  $\hat{F}^L$  диагональная, а  $\hat{G}^{\bar{L}}$  — симметрическая; система (П.25) удовлетворяет требованию грубости. Тогда положение равновесия  $\xi = 0$  устойчиво в том, и только в том случае, если выполняются неравенства (П.29).

**Доказательство.** Рассмотрим производную функции  $\dot{V}(\xi)$ , вычисленную в силу уравнений движения

$$\dot{V}(\xi) = \sum_{i \in L} \sum_{j=1}^n f_{ij}^*(\xi) \xi_j + \sum_{i \in \bar{L}} \xi_i g_i^*(\xi) + \sum_{i \in \bar{L}} \sum_{j=1}^n G_{ij}^*(\xi) \xi_i \xi_j.$$

Поскольку рассматриваемая модель грубая, то для выяснения знака функции  $\dot{V}(\xi)$  в окрестности точки  $\xi = 0$  можно воспользоваться ее представлением с помощью формулы Тейлора. Оставляя малые не выше второго порядка, получаем

$$\dot{V}(\xi) = \sum_{i \in L} \left[ \left( \sum_{i \in L} \hat{f}_{ij} - \hat{h}_i - \hat{g} \right) + \sum_{i \in \bar{L}} \hat{G}_{ij} \xi_i \right] \xi_j + \sum_{i, j \in \bar{L}} \hat{G}_{ij} \xi_i \xi_j + \dots \quad (\text{П.33})$$

Рассмотрим сначала первое слагаемое в (П.33). Основываясь на предположении о грубости модели, будем считать, что все  $\left( \sum_{i \in L} \hat{f}_{ij} - \hat{h}_i - \hat{g} \right) \neq 0, j \in L$ . В этом случае

$$\left[ \left( \sum_{i \in L} \hat{f}_{ij} - \hat{h}_i - \hat{g} \right) + \sum_{i \in \bar{L}} \hat{G}_{ij} \xi_i \right] \approx \left( \sum_{i \in L} \hat{f}_{ij} - \hat{h}_i - \hat{g} \right), \quad j \in L.$$

Для того чтобы выразить производную  $\xi_j, j \in L$ , через переменные  $j_j, j \in \bar{L}$ , воспользуемся линеаризованной системой (П.25). Имеем

$$\xi_j = \sum_{k \in L} (\hat{f}_{jk} - \hat{h}_j) \xi_k - \xi_j \hat{g} + \dots, \quad j \in L.$$

С учетом этих соотношений первое слагаемое  $\dot{V}_1(\xi)$  в (П.33) записывается следующим образом:

$$\dot{V}_1(\xi) = \sum_{j \in L} \left( \sum_{i \in L} \hat{f}_{ij} - \hat{h}_i - \hat{g} \right) \left( \sum_{k \in L} (\hat{f}_{jk} - \hat{h}_j) \xi_k - \xi_j \hat{g} \right).$$

По предположению теоремы матрица  $\hat{F}^L = \|\hat{f}_{ij}\|, i, j \in L$ , диагональная и, следовательно,

$$\dot{V}_1(\xi) = \sum_{j \in L} (\hat{f}_{jj} - \hat{h}_j - \hat{g})^2 \xi_j. \quad (\text{П.34})$$

Так как для всех  $j \in L, \xi_j \geq 0$ , то  $\dot{V}_1(\xi) > 0$  при  $\xi \neq 0$ .

Рассмотрим теперь второе слагаемое в (П.33). Оно определяет знак функции  $\dot{V}(\xi)$  в том случае, если переменные  $\xi_j, j \in L$ , принимают такие значения, что форма

$\sum_{i, j \in \bar{L}} \hat{G}_{ij} \xi_i \xi_j$  становится доминирующей в  $\dot{V}(\xi)$ . Для  $\xi_i,$

$i \in \bar{L}$ , в окрестности равновесия имеем

$$\dot{\xi}_i = \hat{p}_i \left[ \sum_{j=1}^n \hat{G}_{ij} \xi_j - \sum_{j=1}^n \hat{g}_j \xi_j - \sum_{j \in \bar{L}} \sum_{k=1}^n \hat{G}_{jk} \hat{p}_j \xi_k \right] + \dots, \quad i \in \bar{L}.$$

Сгруппировав все члены, содержащие  $\xi_j$ ,  $j \in L$ , получим

$$\dot{\xi}_i = \hat{p}_i \sum_{j \in \bar{L}} \hat{G}_{ij} \xi_j + \sum_{j \in L} \alpha_{ij} \xi_j + \dots,$$

где

$$\alpha_{ij} = \hat{p}_i \left( \hat{G}_{ij} - \hat{g}_j + k \hat{g} - \sum_{k \in \bar{L}} \hat{G}_{kj} \hat{p}_k \right).$$

Здесь принято во внимание, что при симметрической матрице  $\hat{G}^{\bar{L}}$  справедливо равенство  $\sum_{j \in \bar{L}} \hat{G}_{ij} \hat{p}_j = \sum_{j \in \bar{L}} \hat{G}_{ji} \hat{p}_j = (k-1) \hat{g}$  при  $i \in \bar{L}$ . Подставив полученное выражение в (П.33), с учетом (П.34) имеем

$$\dot{V}(\xi) = \sum_{j \in L} \left[ (\hat{f}_{jj} - \hat{h}_i - \hat{g})^2 + \sum_{i, k \in \bar{L}} \hat{G}_{ik} \alpha_{kj} \xi_i \right] \xi_j + \dot{V}_2(\xi) + \dots, \quad (\text{П.35})$$

где  $\dot{V}_2(\xi)$  зависит только от переменных  $\xi_i$ ,  $i \in \bar{L}$ . Знак первого слагаемого в (П.35) в окрестности положения равновесия совпадает со знаком функции  $\dot{V}_1(\xi)$ . Таким образом, для доказательства теоремы нам достаточно показать, что  $\dot{V}_2(\xi) > 0$  при  $\xi \neq 0$ , функцию  $\dot{V}_2(\xi)$  удобнее исследовать в матричной форме записи. Пусть  $\xi = \|\xi_i\|$ ,  $i \in \bar{L}$ , — вектор-столбец.  $\hat{P}^L = \text{diag} \{\hat{p}_i\}$ ,  $i \in \bar{L}$ , — диагональная матрица. В этих обозначениях

$$\dot{V}_2(\xi) = \xi^T \hat{G}^{\bar{L}} \hat{P}^L \hat{G}^{\bar{L}} \xi.$$

Так как, по предположению теоремы,  $\hat{G}^{\bar{L}} = (\hat{G}^{\bar{L}})^T$ , то все характеристические числа симметрической матрицы  $\hat{G}^{\bar{L}} \hat{P}^L \hat{G}^{\bar{L}}$  положительны и, следовательно,  $\dot{V}_2(\xi) > 0$ ,  $\xi \neq 0$ . Теорема доказана.

В некоторых случаях при нахождении условий отрицательной определенности квадратичной формы  $\sum_{i, j \in \bar{L}} \hat{G}_{ij} \xi_i \xi_j$  на  $\mathbb{E}^L$  может оказаться полезной следующая лемма.

**Лемма 5.** Пусть квадратичная форма  $\sum_{i,j \in \bar{L}} \hat{G}_{ij} \xi_i \xi_j$  отрицательно определена на  $\mathbb{E}^L$ . Тогда выполняется неравенство

$$\sum_{i,j \in \bar{L}} \hat{G}_{ij} p_i p_j > \sum_{j \in \bar{L}} \hat{G}_{jj} p_j \text{ для всех } p \in \text{Int } \sigma. \quad (\text{П.36})$$

**Доказательство.** Так как переменные  $\xi$  и  $p$  связаны линейным соотношением, то для отрицательной определенности формы  $\sum_{i,j \in \bar{L}} \hat{G}_{ij} \xi_i \xi_j$  на  $\mathbb{E}^L$  необходимо и доста-

точно, чтобы квадратичная форма  $\sum_{i,j \in \bar{L}} \hat{G}_{ij} p_i p_j$  была строго

вогнута на  $\sigma^L$ . Обозначим разность  $\sum_{i,j \in \bar{L}} \hat{G}_{ij} p_i p_j - \sum_{j \in \bar{L}} \hat{G}_{jj} p_j$

через  $H^L(p)$ . Пусть квадратичная форма  $\sum_{i,j \in \bar{L}} \hat{G}_{ij} \xi_i \xi_j$

отрицательно определена на  $\mathbb{E}^L$ . Тогда форма  $H^L(p)$  строго вогнута на  $\sigma^L$  и, следовательно, достигает абсолютного минимума в одной и более вершинах  $p^k =$

$= \|0, 0, \dots, 0, 1, 0, \dots, 0\|$ ,  $k \in \bar{L}$ , симплекса  $\sigma^L$ . Так как  $H^L(p^k) = \hat{G}_{kk} - \hat{G}_{kk} = 0$ ,  $k \in \bar{L}$ , то  $\min_{p \in \sigma^L} H^L(p) = 0$  и дости-

гается в вершинах симплекса, что и доказывает лемму.

Доказанная лемма позволяет сформулировать следующее следствие.

**Следствие.** Пусть матрица  $\|\hat{G}_{ij}\|$ ,  $i, j \in \bar{L}$ , симметрическая. Тогда для устойчивости положения равновесия  $\xi = 0$  системы (П.26) необходимо выполнение неравенства

$$\sum_{i,j \in \bar{L}} \hat{G}_{ij} > m(\bar{L}) \sum_{i \in \bar{L}} \hat{G}_{ii}. \quad (\text{П.37})$$

**Доказательство.** Пусть матрица  $\|\hat{G}_{ij}\|$ ,  $i, j \in \bar{L}$ , симметрическая, а положение равновесия  $\xi = 0$  системы (П.25) устойчиво. Тогда из теоремы 10 и леммы 5 следует, что выполняется неравенство (П.36). Выбирая

$p_i = \frac{1}{m(\bar{L})}$ ,  $i \in \bar{L}$ , и подставляя в (П.36), получаем искомое соотношение (П.37).

## Приложение 2

### КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ ИЗ ГЕНЕТИКИ

В реальных популяциях особи различаются по огромному количеству признаков, присущих им как живым организмам определенного биологического вида. Этими признаками могут быть рост, вес, цвет глаз, длина крыла насекомого, форма цветка растения, склад ума человека и т. д. Динамика структуры популяций по таким признакам определяется способами наследования их живыми организмами. Поэтому для понимания основных механизмов, учитываемых в популяционно-генетических моделях, необходимо знать основные принципы генетики — науки о закономерностях наследования и формирования свойств живых организмов. Изложению основных положений и основных принципов генетики и посвящено настоящее приложение. Его цель — ввести читателя в круг идей и понятий, сформировавшихся в этой области к настоящему времени. Разумеется, фактическая сторона дела изложена по необходимости кратко. В приложении содержится лишь тот минимум сведений, который позволит сделать чтение глав 4—7 монографии доступным без обращения к специальной литературе.

#### § П.2.1. Генетика индивидуумов

Все размножающиеся половым путем организмы развиваются из одной единственной клетки — оплодотворенной яйцеклетки (зиготы). Многоклеточный организм образуется из зиготы путем многократного деления клеток (репликации) с последующей их дифференцировкой, которая и приводит к образованию различных признаков у организма. Поэтому именно в зиготе заложена та «программа», которая предопределяет, каким станет тот или иной организм в конкретных условиях внешней среды. При этом генетическая информация становится биологически осмысленной только тогда, когда она «расшифровывается» в результате контакта с окружающим миром. Ге-



нетические механизмы в целом обеспечивают не построение копий родительского организма, а образование специальных систем, которые в известных пределах изменчивости способны развиваться в организм. Внешним проявлением этого процесса развития и является взрослая особь, наделенная совокупностью признаков (фенотипом).

Под признаком понимают любое достаточно четко выраженное качественное или количественное (измеримое) свойство живого организма. Признак особи, разумеется, должен варьировать в пределах данного вида (изучать в качестве признака число конечностей или число глаз млекопитающих бессмысленно). Признаки, прежде всего, можно разделить на альтернативные (взаимозаменяемые) и неальтернативные. Различные типы окраски цветка относятся к альтернативным признакам, а окраска и форма цветка неальтернативны. В тех случаях, когда наблюдаются качественные различия по тому или иному признаку, изменчивость называется прерывистой. В природе встречается и непрерывная изменчивость; отдельные особи нельзя при этом отнести к четко выраженным классам, которые легко охарактеризовать.

Большинство неальтернативных признаков, исследованных у самых разнообразных объектов, обладает следующим важным свойством. Они наследуются независимо от части (или большинства) остальных признаков. В то же время для каждого признака в принципе можно указать некоторое число других, которые, как правило, наследуются совместно с ним. Таким образом, признаки, с одной стороны, дискретны, а с другой стороны, они взаимосвязаны с некоторыми другими.

Признаки многоклеточных организмов, как таковые, не могут быть переданы по наследству непосредственно. Действительно, генетическая преемственность родителей и потомков обеспечивается через одноклеточные гаметы, которые, сливаясь, образуют зиготу. При этом как гаметы, так и зиготы лишены тех признаков, которые присущи сформировавшейся особи. Этот факт приводит к необходимости постулирования существования наследственных детерминантов или генов, передаваемых от родителей к потомкам и контролирующим формирование соответствующих признаков. Именно гены должны обладать указанными выше и проявляющимися через признаки

свойствами дискретности, взаимной связи и альтернативности или неальтернативности.

Современные представления о свойствах генов и генетических процессов, происходящих с ними, можно сформулировать так. Генами называются неразрывные протяженные участки (локусы) линейных молекул нуклеиновых кислот (ДНК, редко — РНК), обладающие следующими общими свойствами:

1. Гены способны к самоудвоению (самокопированию) в клетке. На молекулярном уровне этот процесс носит наименование редупликации ДНК. Эта особенность обеспечивает размножение генов при наследовании.

2. Гены способны находиться в различных альтернативных внутренних структурных состояниях. Эти альтернативные состояния называются аллельными (или просто аллелями). Число реальных и мыслимых аллелей одного гена может быть очень велико. В зависимости от числа найденных аллелей ген (локус) называют моноаллельным, диаллельным или полиаллельным. Изменение аллельного состояния гена называется мутацией, а совокупность таких изменений — мутационным процессом. Этот процесс производит реальное разнообразие аллелей каждого гена.

3. В линейных молекулах ДНК каждый ген имеет определенное наследуемое положение по отношению к другим (неаллельным) генам. Аллельные гены занимают одинаковое положение. Порядок генов некоторого вида организмов называют его генетической картой. Утрата, приобретение некоторых генов или изменение их порядка расположения называются абберациями.

4. Неаллельные гены (т. е. гены, расположенные в разных локусах) подвержены процессу рекомбинаций. У отдельного индивидуума каждый ген может быть представлен одним или небольшим числом экземпляров одинаковых или различных аллелей. При образовании потомства разные аллели неальтернативных генов могут перекомбинироваться и образовать новые комбинации. Существенно, что при этом сохраняются полнота набора генов и их порядок на карте. Для каждой пары генов (локусов) можно ввести коэффициент рекомбинаций ( $r$ ), который характеризует интенсивность обмена на участке между этими генами и монотонно возрастает с ростом фи-

зического расстояния между генами, не превышая 0,5. Если  $r < 0,5$ , то локусы называют сцепленными, если  $r = 0,5$  — несцепленными. Все гены, сцепленные между собой, образуют одну группу сцепления. В классической генетике предполагается, что рекомбинации происходят только между генами, а гены неделимы при обменах. Иными словами, на генетических картах гены изображаются точками. В действительности возможны также маловероятные внутригенные рекомбинации.

5. В клетке могут содержаться один, два или более аллелей некоторого локуса. Если клетки содержат более чем один аллель каждого локуса, эти экземпляры не смешиваются между собой и расходятся при образовании потомства. Иными словами, аллели каждого гена дискретны, автономны в процессе гаметогенеза (о гаметогенезе см. ниже).

6. Каждый ген способен контролировать формирование некоторого числа признаков. При этом всегда существует элементарный признак, контролируемый геном. Наименования генов обычно отражают наименование какого-либо из признаков.

Совокупность генов с указанием их порядка на генетической карте, но без указания кратности и аллельности, назовем генным набором. Каждый биологический вид имеет характерный генный набор (мы опускаем некоторые более сложные случаи). Совокупность генов с указанием их порядка, кратности и аллельности назовем аллельным набором или генотипом. В рамках настоящей монографии эти термины можно отождествить (в случае количественных признаков под генотипом обычно понимают несколько иную величину). Каждый индивидуум имеет характерный для него генотип или аллельный набор генов.

Как уже указывалось, формирование фенотипа особи происходит под действием двух групп факторов. С одной стороны, оно контролируется генным набором (генотипом), а с другой стороны, на него оказывают влияние условия среды, в которой происходит развитие особи. Влияние окружающей среды на формирование различных признаков различно. Одни признаки находятся под жестким генетическим контролем и среда на них почти не влияет; другие более подвержены влиянию внешних условий. Особи, имеющие один и тот же генотип, развиваясь в

различных условиях, могут обладать совершенно отличными фенотипами. Этот факт представляется существенным для теории, излагаемой в настоящей книге, поскольку динамика признаков в биологических популяциях связана именно с их фенотипическим проявлением. Однако, если рассматривать только такие популяции, которые длительное время существуют в неизменных условиях, то влияние среды на формирование фенотипа особи можно не учитывать. Индивидуумы, обладающие одним и тем же генотипом, в этом случае сходным образом реагируют и на совокупность внешних условий. Поэтому структура такой популяции по какому-либо признаку однозначно определяется ее генетическим составом, а исследование динамики изменения этого признака в популяции сводится к исследованию динамики ее генетической структуры.

### § П.2.2. Хромосомная теория наследственности

Значительная часть генетической терминологии связана с клеточными структурами, обеспечивающими генетические процессы. В клетках индивидуумов гены сосредоточены преимущественно в органеллах, называемых хромосомами и расположенных внутри клеточного ядра. Каждая хромосома несет определенный генный набор и отвечает одной группе сцепления генов. Каждому биологическому виду присущ характерный наследуемый набор хромосом. Хромосомы, имеющие одинаковые генные наборы, называются гомологичными. Гомологичные хромосомы могут быть представлены в клетках однократно, двукратно, и т. д. В соответствии с этим клетки называют гаплоидными, диплоидными, триплоидными и т. д. Большинство живых организмов (растений и животных) имеет двойной набор гомологичных хромосом и относится поэтому к диплоидным видам. Существенно отметить, что при развитии организма из зиготы в ходе клеточного деления (митоза) генетический материал поровну распределяется между дочерними клетками. Каждая клетка взрослой особи (за немногими исключениями) несет тот же самый набор хромосом, что и единственная исходная клетка — зигота. Специализация клеток многоклеточного организма связана поэтому не с тем, что их наборы хромосом различны, а лишь с тем фактом, что активными у разных

клеток (или способными активироваться) являются различные участки хромосом.

У организмов, размножающихся половым путем, формирование потомства происходит через процесс образования гамет (гаметогенез). Гаметами называют специальные половые клетки, вырабатываемые родительскими особями. У двуполовых организмов гаметы бывают двух сортов — мужские (спермии) и женские (яйцеклетки). В процессе оплодотворения гаметы двух сортов сливаются попарно, образуя оплодотворенную яйцеклетку — зиготу. Очевидно, что в тех случаях, когда зигота диплоидна, число хромосом в процессе гаметогенеза должно редуцироваться вдвое — гаметы должны быть гаплоидными. В противном случае число хромосом удваивалось бы в каждом поколении.

У высших организмов гаметогенез организован в форме специфического деления клеток — мейоза. Не вдаваясь в детали, укажем лишь, что результатом мейоза у диплоидов является требуемая редукция числа хромосом, а также рекомбинации между неаллельными генами.

Цитологическим эквивалентом несмешивания и дискретного выщепления аллельных генов служит процесс сегрегации гомологичных хромосом при формировании гамет: каждая гамета получает по одной гомологичной хромосоме из каждой пары, причем полнота генных и хромосомных наборов сохраняется. Эквивалентом независимого комбинирования несцепленных генов служит случайное расхождение негомологичных хромосом в гаметы, образуемые в процессе мейоза. Эквивалентом рекомбинаций сцепленных генов служит цитологический процесс кроссинговера или перекреста и обмена частями между гомологичными хромосомами.

Описанные выше правила формирования гамет и зигот часто называют менделевскими правилами, а сами процессы гаметогенеза и образования зигот — менделированием.

Если диплоидные организмы характеризовать одним геном (локусом), то пары гомологичных локусов могут быть представлены различными комбинациями аллелей. Если аллели одинаковы, то особь называется гомозиготной, если различны — гетерозиготной. Обычно аллели обозначаются вариантами одной буквы или буквой с

индексами:  $A_1, A_2, \dots, A_n$ . В этом случае генотипы  $A_i A_j$  гомозиготны, а генотипы  $A_i A_j$  гетерозиготны, где  $i, j = 1, 2, \dots, n$  и  $i \neq j$ . Отметим, что порядок расположения гамет в зиготе не влияет на генотип особи, т. е. что зиготы  $A_i A_j$  и  $A_j A_i$  генетически эквивалентны.

При выборе определенного признака, контролируемого парой аллелей в гетерозиготном состоянии, можно выделить несколько типов взаимного влияния аллелей. Если один аллель полностью проявляется в виде определенного признака в гетерозиготе, а другой нет, то первый называют доминантом, а второй — рецессивом. Если на формирование признака оказывают влияние оба аллеля, т. е. если фенотип гетерозиготы является промежуточным или смешанным между фенотипами гомозиготных родителей, то по отношению друг к другу аллели квалифицируются как кодоминантные. Если фенотип гетерозиготы превышает по признаку фенотипы обоих родителей, то говорят о сверхдоминировании аллелей или об однолокусном гетерозисе. В случае, если зиготы характеризуются по двум и более локусам, то вводятся понятия одиночной, двойной и т. д. гетерозиготы, а остальная терминология строится аналогично.

Цитологическим эквивалентом изменения числа и порядка генов являются хромосомные аберрации. Изменение порядка генов в некотором участке на обратный называют инверсией, перенос одного или нескольких фрагментов из одних участков хромосом в другие называют транслокацией, утрату генов — делецией, а приобретение дубликатов уже имеющихся генов — дубликацией.

У двуполоых организмов широко распространен хромосомный механизм определения пола. Хромосомы одной пары называют половыми, если они неодинаковы у особей мужского и женского пола. Остальные (неполовые хромосомы) называют аутосомами. Кратность аутосом одинакова у особей обоих полов, кратность каждой из половых хромосом может быть различной. Половые хромосомы могут быть либо двух сортов ( $X$  и  $Y$ ), либо одна хромосома может отсутствовать ( $Y$ ). Например, у человека или плодовой мушки дрозофилы женский пол имеет хромосомы  $XX$  и называется гомогаметным, а мужской пол имеет хромосомы  $XY$  и называется гетерогаметным. В других случаях самцы и самки могут иметь обратные

комбинации гамет. В тех случаях, когда Y-хромосома отсутствует, гетерогаметный пол имеет хромосомы XO. Гены, сосредоточенные в половых хромосомах, называют сцепленными с полом.

### § П.2.3. Элементарные эволюционирующие единицы — популяции

В естественных условиях особи не встречаются изолированно или даже попарно. Живые организмы одного вида, как правило, занимают с той или иной степенью неравномерности определенный ареал, образуя популяции особей. Термин «популяция», грубо говоря, означает совокупность индивидуальных организмов, а популяционная биология в основном имеет дело с эмерджентными свойствами таких совокупностей, т. е. со свойствами, не присутствующими составным элементам популяции.

Будем характеризовать особей из некоторой группы генотипом, т. е. врожденной совокупностью генов, а также геномным набором. Зафиксируем некоторую совокупность условий существования особей. В пределах геномного набора выделим его существенную часть — подмножество генов, присутствие которых необходимо и достаточно для устойчивого существования и воспроизведения индивидуумов в указанных условиях.

Будем сравнивать геномные наборы между собой. Особей, имеющих одинаковые геномные наборы, назовем экви-геномными, а особей с одинаковыми существенными частями геномных наборов — существенно экви-геномными. Фактически такие индивидуумы всегда имеют общее происхождение. Дадим теперь определение популяции, достаточное для наших целей. Назовем популяцией всякую совокупность экви-геномных (или существенно экви-геномных) особей, имеющих общее фиксированное разнообразие условий существования. Такое широкое определение позволяет считать популяцией любую совокупность родственных организмов, имеющих общее происхождение и ареал существования, не требуя более детального описания других их особенностей и генетических процессов. В реальных условиях популяция является элементарной эволюционирующей единицей. Назовем генофондом популяции разнообразие аллелей всех генов, присутствующих в ней,

Введем представление о генетическом обмене между индивидуумами. Пусть индивидуумы тем или иным способом могут обмениваться генами либо непосредственно, либо в процессе воспроизведения. Практически мы будем учитывать только второй путь, так как именно он осуществляется у диплоидных индивидуумов. Будем рассматривать только такие обмены, которые не нарушают полноты генных наборов (или их существенных частей) у производимых потомков. Всякое препятствие к такому обмену назовем изоляцией.

Подразделим популяцию по группам одинаковых генотипов, а сверх того, и другими способами: по территориальному принципу, по возрасту и т. д. Предположим, что всегда имеется способ обнаружения обменов между выделенными группами.

Назовем популяцию внутренне связной и внешне изолированной, если средняя вероятность обмена между произвольными группами популяции и любыми дополнительными группами за поколение много меньше, чем вероятность внутрипопуляционных обменов.

Назовем менделевской популяцией такую популяцию, в которой наследование аллельных наборов осуществляется согласно менделевским правилам формирования зигот и гамет. В книге в основном рассматриваются менделевские диплоидные внутренне связные и внешне изолированные популяции.

Генетической структурой популяции назовем совокупность величин, характеризующих абсолютные численности или концентрации (частоты) составляющих ее генетических групп. Популяция называется мономорфной, если содержит единственную генетическую группу, и полиморфной, если состоит из нескольких устойчиво сосуществующих генотипов. Если в популяции все особи гомозиготны по некоторому аллелю, то говорят, что данный аллель в ней зафиксирован.

#### § П.2.4. Факторы эволюции менделевских популяций

Генетическая структура популяции может изменяться во времени как под влиянием внешних воздействий, так и по причинам внутрипопуляционного характера. Иногда частота аллеля некоторого гена может увеличиваться из



поколения в поколение, так что популяция в конечном счете становится мономорфной по этому гену. В других случаях устанавливается сбалансированный полиморфизм, что означает одновременное устойчивое существование в популяции двух или более аллеломорфов одного гена. В результате процесса мутирования возникают новые аллели, ранее не присутствовавшие в популяции. Все процессы, которые оказывают влияние на изменение генетической структуры популяции, носят название факторов эволюции. К основным факторам эволюции относятся: естественный отбор, система скрещивания, мутационный и рекомбинационный процессы, миграции особей и ограничение численности популяций. Остановимся на факторах эволюции более подробно.

Совокупность процессов, сопровождающих гаметогенез и образование зигот (несмешивание генов при образовании зигот, альтернативная сегрегация аллельных генов, случайная независимая сегрегация неаллельных генов и генных наборов хромосом при образовании гамет) приводит к постоянному перемешиванию зигот и гамет в рамках имеющегося генофонда. Если в популяции отсутствуют препятствия к обменам между разными генотипическими группами, т. е. они равно доступны друг другу в смысле обменов, то такую популяцию будем называть панмиктической. Часто панмиксия сводится к равновероятности встреч гамет или зигот разных генотипов при формировании следующего поколения. Однако в каждом случае следует точно формулировать, в каком смысле понимается панмиксия.

Мутационный процесс в основном поставляет в популяцию видоизмененные аллели генов, т. е. создает первичное аллельное разнообразие. Мутации хаотичны и не направлены по отношению к другим факторам эволюции, например, к отбору.

Рекомбинационный процесс формирует и разрушает системы аллелей негомологичных генов, т. е. увеличивает разнообразие сложных систем генов и генотипов, обеспечивая перемешивание гамет. Частным случаем рекомбинаций является случайное расхождение несцепленных генов при сегрегации.

Аберрационный процесс формирует и разрушает варианты групп сцепления генов в генных наборах (транс-

локации, инверсии, дубликации), а также изменяет сами генные наборы (делеции).

Миграционный процесс приводит к переливу генов и их групп из популяций, занимающих одни места обитания (экологические ниши) в другие. В целом мигрируют только уже возникшие аллели или их группы, осуществляя межпопуляционное перемешивание.

Процессы колебания численностей популяций происходят по внешним экологическим, биоценотическим или просто по случайным причинам и приводят в популяциях, находящихся на стадии малой численности, к случайным колебаниям численностей (и частот) различных генотипических групп, т. е. к генетическому дрейфу. В частности, может произойти случайная фиксация или утрата нескольких аллелей или их систем.

Под изоляцией понимают различные формы нарушения свободы скрещивания (панмиксии) внутри или вне популяций. Внутрипопуляционные нарушения панмиксии могут возникнуть за счет навязывания популяции некоторых систем скрещивания, примером которой является инбридинг, т. е. близкородственное скрещивание. К другим нарушениям относятся: половой подбор по фенотипам (так же, как и само существование полов), несовместимость некоторых генотипов, взаимная их стерильность и т. д. Межпопуляционная изоляция возникает за счет географических, экологических, генетических и некоторых других факторов. Изоляция не создает генетического разнообразия, но закрепляет его. Длительная межвидовая изоляция обычно делает генетические различия популяций необратимыми и несмешиваемыми. Изоляция необходима для дивергенции видовых форм.

Дифференциальное переживание и размножение различных генотипов (отбор) являются результатом взаимодействия популяции, ее генотипов с окружением (в том числе с другими популяциями), итогом чего является гибель или выживание и производство потомства. В этой книге нам понадобятся следующие частные формы отбора: стабилизирующий, при котором гетерозиготные формы обладают повышенной приспособленностью по сравнению с гомозиготами; дизруптивный, когда гетерозиготы имеют пониженную приспособленность; направляющий, когда одна из гомозигот имеет наибольшую приспособлен-

ность. Иногда формы отбора могут быть сильно завуалированы.

Существует широко распространенное мнение, что только отбор приводит к направленной эволюции популяций. В рамках генетики популяций это утверждение не является точным. В генетико-популяционных главах этой монографии показывается, что различные генетические процессы — половой процесс, рекомбинации, мутации, миграции и т. д. — также приводят к направленной эволюции популяций в смысле ее перехода к устойчивому равновесию. Особая роль отбора по сравнению с другими факторами эволюции популяций состоит в том, что только этот фактор всегда направленно увеличивает скорость размножения популяций. Именно такой фактор называют отбором в дарвиновском смысле.

В реальных условиях популяции всегда существуют в виде сообществ, связанных между собой многочисленными пищевыми, трофическими, экологическими и другими связями. Такие сообщества называют ценозами. В тех случаях, когда сообщества содержат только биотические компоненты, говорят о биоценозах, если же в системе существенно участие абиотических компонентов, то говорят о биогеоценозах.

Основываясь на соображениях генетического обмена и изоляции, можно выделить два основных масштаба эволюционно-генетических процессов. Назовем микроэволюцией процессы преобразования генетической структуры групп особей, связанных между собой (хотя бы частично) процессами скрещиваний и генетических обменов. Процессы микроэволюции происходят в низких таксономических единицах: популяциях, расах, подвидах, видах, и охватывают сравнительно небольшие (в геологическом масштабе) промежутки времени. Например, процессами микроэволюции будут установление равновесия в популяциях, генетический дрейф, первичная дивергенция популяций, возникновение или исчезновение генетической изоляции и видообразование.

Макроэволюцией называют процессы преобразования генетической структуры таксономических групп надвидовых рангов, разбитых на изолированные подтаксоны. С этой точки зрения вид — наименьшая изолированная и наивысшая внутренне связанная таксономическая

единица. Процессы макроэволюции охватывают значительные геологические масштабы времени. В качестве примеров можно назвать дивергенцию и конвергенцию видов в пределах родов, семейств, классов и т. д. и другие процессы. Каждый процесс микроэволюции, завершённый в пределах изолированного вида, можно рассматривать как элементарное событие макроэволюции. Этим способом два масштаба эволюционных процессов связываются между собой.

В настоящей монографии рассматриваются только процессы микроэволюции.

## ЛИТЕРАТУРА

### К введению

1. Вермель Е. М., История учения о клетке, «Наука», М., 1970.
2. Воробьев Н. Н., Числа Фибоначчи, «Наука», М., 1969.
3. Гинзбург Л. Р., Разнообразие приспособленностей и обобщенная приспособленность, Журнал общей биологии, т. XXXIII, № 1 (1972).
4. Калман Р. Е., Арбиб П. Л., Фалб М. А., Очерки по математической теории систем, «Мир», М., 1971.
5. Колмогоров А. Н., Качественное исследование математических моделей динамики популяций, Проблемы кибернетики, вып. 25, «Наука», М., 1972.
6. Ляпунов А. А., О кибернетических вопросах биологии, Проблемы кибернетики, вып. 25, «Наука», М., 1972.
7. Тимофеев-Ресовский Н. В., Структурные уровни биологических систем, Сб. «Системные исследования», «Наука», М., 1970.
8. Ратнер В. А., Математические модели в популяционной генетике, в сб. «Итоги науки. Математические методы в биологии», изд. ВИНТИ, 1969.
9. Четвериков С. С., О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики, Журн. эксп. биол., сер. А., т. 2, № 1 (1926).
10. Сб. «Структурные уровни биосистем», «Наука», М., 1967.
11. Fisher R. A., The Genetical Theory of Natural Selection, Oxford, 1930.
12. Haldane J. B. C., A mathematical theory of natural and artificial selection, Trans. Camb. Phil. Soc. 23, 19—41 (1924).
13. Kolmogoroff A. N., Sulla teoria di Volterra della lotta per l'esistenza, Giorn. dell'Istituto Italiano degli Attuari, Anno VII, No 1 (1937).
14. Kostizin M., Biologie mathematique, Paris, 1937.
15. Leslie P. H., On the use of matrices in certain population mathematics, Biometrika, 33, 183—212 (1945).
16. Lotka A. G., Elements of Physical Biology, Williams and Wilkens, Baltimore, 1925.
17. Verhulst P. F., Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement, Corr. Math. Phys. 10, 113—121 (1838).
18. Volterra V., Leçons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie, Paris, 1931.
19. Wright S., Evolution in Mendelian populations, Genetics 16, 97—159 (1931).
20. Von Foerster G., В книге: Stohlmann F., The Kinetics of cellulare proliferation, N. Y., 1959.

## К главе 1

1. Б а з ы к и н А. Д., О сравнительной эффективности некоторых способов регуляции плотности популяций, Журнал общей биологии XXVIII, № 4 (1967).
2. М а к ф е д ь е н Э., Экология животных, «Мир», М., 1965.
3. У а т т К., Экология и управление природными ресурсами, «Мир», М., 1971.
4. G a u s e G. F., The Struggle for Existence, Baltimore, Williams and Wilkins, 1934.
5. K o s t i z i n V. A., Biologie mathematique, Paris, 1937.
6. P e a r l R., The influence of density of population upon production in *Drosophila melanogaster*, J. Exp. Zool. 63, 57—85 (1932).
7. V e r h u l s t P. F., Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement, Corr. Math. Phys. 10, 113—121 (1838).
8. V o l t e r r a V., Leçons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie, Paris, 1931.

## К главе 2

1. Н а р а с и м х а н Р., Анализ на действительных и комплексных многообразиях, «Мир», М., 1971.
2. F i s h e r R. A., The Genetical Theory of Natural Selection, Dover Publ., N. Y., 1958.
3. K i m u r a M., On the change of population fitness by natural selection., Heredity 12, 145—167 (1958).
4. V o l t e r r a V., Leçons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie, Paris, 1931.

## К главе 3

1. Г а н т м а х е р Ф. Р., Теория матриц, «Наука», М., 1967.
2. Г и н з б у р г Л. Р., Ю з е ф о в и ч Г. И., О динамике численности полов в двуполой популяции, Генетика, № 6, 1968.
3. З а с л а в с к и й Б. Г., Стохастическая модель роста клеточной популяции, Проблемы кибернетики, вып. 25, «Наука», М., 1972.
4. З у б е р И. Е., К о л к е р Ю. И., П о л у э к т о в Р. А., Управление численностью и возрастным составом популяции, Проблемы кибернетики, вып. 25, «Наука», М., 1972.
5. К у р о ш А. Г., Курс высшей алгебры, «Высшая школа», М., 1963.
6. L e s l i e P. H., On the use of matrices in certain population mathematics, Biometrika 33, 183—212 (1945).
7. L i n d e r F. E. and G r o v e R. D., Vital statistic rates in the United States 1900—1940, Washington, 1943.

## К главе 4

1. Меттлер Л., Грегг Т., Генетика популяций и эволюция, «Мир», М., 1972.
2. Ратнер В. А., Математические модели в популяционной генетике: частотные детерминированные модели, в Сб. «Итоги науки. Математические методы в биологии», изд. ВИНТИ, М., 1969.
3. Ратнер В. А., Уравнения динамики менделевских популяций и концепция обобщенных приспособленностей, Сб. трудов по агрономической физике, вып. 30, Гидрометеиздат, Л., 1972.
4. Ратнер В. А., Математическая теория эволюции менделевских популяций, В сб. «Проблемы эволюции», вып. 3, 1973.
5. Феллер В., Введение в теорию вероятностей и ее приложения, т. 1, «Мир», М., 1967.
6. Четвериков С. С., О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики, Бюлл. МОИП, т. 70, № 4 (1965).
7. Cannings C., Equilibrium, stability and convergence at a sex-linked locus under natural selection, *Genetics* 56, 613—618 (1967).
8. Cannings C., Equilibrium under selection at a mutiallelic sex-linked locus, *Biometrics* 24, 187—189 (1968).
9. Cannings C., Differential fertilities between homogamous and heterogamous matings, *Genetical Res.*, Cambridge, 11, 289—301 (1968).
10. Edwards A. W. F., Migrational selection, *Heredity* 18, 101—106 (1963).
11. Fisher R., *The Genetical Theory of Natural Selection*, 2nd ed., N. Y., Dower Publ., 1958.
12. Fraser A. S., Simulation of genetic systems by automatic-digital computers, *Aust. J. Biol. Sci.* 10, 484—499 (1957).
13. Haldane J. B. S., A mathematical theory of natural and artificial selection, *Trans. Camb. Phil. Soc.* 23, 19—41 (1924).
14. Haldane J. B. S., A mathematical theory of natural and artificial selection. III, *Proc. Camb. Phil. Soc.* 23, 363—372 (1926).
15. Haldane J. B. S., A mathematical theory of natural and artificial selection. IV, *Proc. Camb. Phil. Soc.* 23, 607—615 (1927).
16. Haldane J. B. S., A mathematical theory of natural and artificial selection. V, *Proc. Camb. Phil. Soc.* 23, 838—844 (1927).
17. Hasofer A. M., A continuous-time model in population genetics, *J. Theor. Biol.* 11, 150—163 (1966).
18. Levins R., McArthur R., The maintenance of genetic polymorphism in a spatially heterogeneous environment: variations on a theme by Howard Lenene, *Am. Naturalist* 100, 585—590 (1967).
19. Lewontin R. C., The interaction of selection and linkage, *Genetics* 49, 49—67 (1964).
20. Singh M., Lewontin R. C., Stable equilibria under selection, *Proc. Nat. Acad. of Sci.* 56, 1345—1348 (1966).
21. Smith J. M., Sympatric speciation, *Am. Naturalist* 100, 637—650. (1967).

22. Parsons P. A., Polymorphism and the balanced polygenic combination., *Evolution* 17, No 4 (1963).
23. Wright S., Evolution in Mendelian populations, *Genetics* 16, 97—159 (1931).
24. Wright S., The genetical structure of populations, *Ann. Eugen.* 15, 323—354 (1951).

#### К главе 5

1. Свирежев Ю. М., Тимофеев-Ресовский Н. В., О равновесии генотипов в модельных популяциях *Drosophila melanogaster*, Проблемы кибернетики, вып. 16, «Наука», М., 1966.
2. Тимофеев-Ресовский Н. В., Свирежев Ю. М., Об адапционном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* L., Проблемы кибернетики, вып. 16, «Наука», М., 1966.
3. Шепард Ф. М., Естественный отбор и наследственность, «Просвещение», М., 1970.
4. Эрлих П., Холм Р., Процесс эволюции, «Мир», М., 1966.
5. Fisher R., The Genetical Theory of Natural Selection, Oxford, 1930.
6. Clarks B., O'Donald P., Frequency-dependent selection, *Heredity* 19, 201—206 (1964).
7. Haldane J. B. S., Jayakar S. D., Polymorphism due to Selection of Varying Direction, *Journ. Genet.* 58, 237—242 (1963).
8. Haldane J. B. S., Jayakar S. D., Equilibria under natural selection at a sex-linked locus, *Journ. Genet.* 59, 29—36 (1964).
9. Kempthorne O., An Introduction to Genetic Statistics, Wiley and Sons, New York, 1957.
10. Lewontin R. C., A general method for investigating the equilibrium of gene frequency in population, *Genetics* 43, 419—434 (1958).
11. Li C. C., Genetic equilibrium under selection, *Biometrics* 23, 397—484 (1967).
12. Mather K., Selection through competition, *Heredity* 24, 529—540 (1969).

#### К главе 6

1. Гантмахер Ф. Р., Теория матриц, «Наука», М., 1969.
2. Гинзбург Л. Р., Разнообразие приспособленностей и обобщенная приспособленность, Журнал общей биологии, т. XXXIII, № 1 (1972).
3. Полуэктов Р. А., Пых Ю. А., Ратнер В. А., Исследование математической модели с несимметричной матрицей приспособленностей, Кибернетика, № 5, 1971.
4. Полуэктов Р. А., Пых Ю. А., Ратнер В. А., Об устойчивости полиморфизма в однолокусной популяции, В сб. «Исследования по теоретической генетике», Новосибирск, 1972.



5. Пых Ю. А., Об устойчивости полиморфизма в общем случае, В сб. «Исследования по теоретической генетике», Новосибирск, 1972.

6. Пых Ю. А., Ратнер В. А., Устойчивость полиморфизма в популяции с инбридингом, Сб. трудов по агрономической физике, вып. 30, Гидрометеозидат, Л., 1972.

7. Пых Ю. А., Об устойчивости одного класса системы нелинейных дифференциальных уравнений, ДАН СССР 203, № 4 (1972).

8. Ратнер В. А., Обобщенная приспособленность и фундаментальная теорема естественного отбора Фишера, Сб. «Исследования по теоретической генетике», Новосибирск, 1972.

9. Тимофеев-Ресовский Н. В., Свиричев Ю. М., О равновесии генотипов в модельных популяциях, В сб. «Проблемы кибернетики», вып. 16, «Наука», М., 1966.

10. Четаев Н. Г., Устойчивость движения, «Наука», М., 1965.

11. Falk H., Falk C., Stability of solutions to certain non-linear difference equations of population genetics, *Biometrics* 25, 27—37 (1969).

12. Fisher R. A., *The Genetical Theory of Natural Selection* 2nd ed., N. Y., Dower Publ. 1958.

13. Hasofer A. M., A continuous-time model in population genetics, *J. Theor. Biol.* 11, 150—163 (1966).

14. Hoggben Z., *An Introduction to Mathematical Genetics*, W. W. Norton and Co., New York, 1946.

15. Kimura M., Rules for testing stability of a selective polymorphism, *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.* 42, 336—340 (1956).

19. Kingman J. F. C., A mathematical problem in population genetics, *Proc. Cam. Phil. Soc.* 57, 574—582 (1961).

17. King J., Jukes Th., Non-Darvian Evolution, *Science*, 164, No 3881 (1969) (см. также перев. Кинг Дж., Джукс Т., Недарвиновская эволюция, Сб. «Современные проблемы генетики и цитологии» (сб. переводов статей), вып. 4, Новосибирск, 1970).

18. Koijima K. (ed), *Mathematical Topics and Population Genetics*, Springer-Verlag, New York, 1970.

19. Li C., *Population Genetics*, Chicago, 1955.

20. Mandel S. P. H., The stability of a multiple allelic system, *Heredity* 13, 289—302 (1959).

21. Mandel S. P. H., Schewer P., An inequality in population genetics, *Heredity* 13, 519—524 (1959).

2. Morgan P. A. P., Balanced polymorphisms with unlinked loci, *Aust. Journ. Biol. Sci.* 16, 1—5 (1963).

23. Morgan P. A. P., On the measurement of natural selection dependent of several loci, *Evolution* 17, 182—186 (1963).

24. Morgan P. A. P., The non-existence of adaptive topographies, *Ann. Human Genet.* 27, 383—393 (1964).

25. Sprott D., The stability of a sex-linked allelic locus, *Ann. Human. Genet.* 22, 1—6 (1957).

26. Tallis G. M., Equilibrium under selection for  $K$ -alleles, *Biometrics* 22, 121—127 (1966).

27. Wright S., *The Theory of Gene Frequencies*, vol. 2, Chicago-London, 1969.

## К главе 7

1. Гантмахер Ф. Р., Теория матриц, «Наука», М., 1967.
2. Котелянский Д. Н., О некоторых свойствах матриц с положительными элементами, Мат. сб. 31 (73), 497—509 (1950).
3. Куратовский К., Топология, «Мир», М., 1966.
4. Люстерник Л. А., Соболев В. И., Элементы функционального анализа, «Наука», М., 1965.
5. Малкин И. Г., Теория устойчивости движения, «Наука», М., 1966.
6. Пых Ю. А., Об устойчивости одного класса систем нелинейных дифференциальных уравнений, ДАН СССР 203, № 4, 766—768 (1972).
7. Пых Ю. А., Исследование устойчивости в динамических моделях популяционной генетики, Сб. «Проблемы эволюции», т. 3, 1973.
8. Пых Ю. А., Об устойчивости полиморфизма в общем случае, Сб. «Исследования по теоретической генетике», Новосибирск, 1972.
9. Пых Ю. А., Исследование модели двухлокусной менделевской популяции с двумя аллелями, Сб. трудов по агрономической физике, вып. 29, 1974.
10. Ратнер В. А., Обобщенная приспособленность и фундаментальная теорема естественного отбора Фишера, Сб. «Исследования по теоретической генетике», Новосибирск, 1972.
11. Фаддеев Д. К., Фаддеева В. Н., Вычислительные методы линейной алгебры, Физматгиз, М., 1960.
12. Фихтенгольц Г. М., Курс дифференциального и интегрального исчисления, т. 1, Физматгиз, М., 1962.
13. Четаев Н. Г., Устойчивость движения, Гостехиздат, М., 1955.
14. Fisher R. A., The Genetical Theory of Natural Selection, Oxford, 1930.
15. Ken-ichi-Koijima, Mathematical Topics in Population Genetics, Springer-Verlag, New York, 1970.
16. Morgan P. A. P., On the measurement of natural selection dependent on several loci, Evolution 17, 182—186 (1963).
17. MacArthur R. H., Some generalized theorems of natural selection, Proc. Nat. Acad. of Sci. 48, 1893—1897 (1962).
18. Sacks M. J., A stable equilibrium with minimum average fitness, Genetics 56, 613—618 (1967).
19. Wright S., The Theory of Gene Frequencies, vol. 2, Chicago and London, 1969.
20. Wright S., Evolution in Mendelian populations, Genetics 16, 97—159 (1934).

## К главе 8

1. Гинзбург Л. Р., О динамике и управлении возрастной структурой популяции, Проблемы кибернетики, вып. 23, «Наука», М., 1970.
2. Беллман Р. Б., Кук К., Дифференциально-разностные уравнения, «Мир», М., 1967.

3. Левин Б. Я., Теория целых функций, Гостехиздат, 1954.
4. Феллер В., Теория вероятностей и ее приложения, т. II, М., 1966.
5. Фукс Б. А., Шабат Б. В., Функции комплексного переменного и некоторые их приложения, «Наука», М., 1964.
6. Fisher R. A., The Genetical Theory of Natural Selection, Oxford, 1930.

#### К главе 9

1. Алексеев В. И., Гинзбург Л. Р., О регулировании численности популяции биологическими способами, Журнал общей биологии, № 5, (1969).
2. Брежнев А. И., Гинзбург Л. Р., Полуэтов Р. А., Оптимизация структуры эксплуатируемых популяций, Экономика и математические методы, № 4 (1974).
3. Брежнев А. И., Гинзбург Л. Р., Оценка норм выпуска стерильных насекомых, Журнал общей биологии, № 6 (1973).
4. Вронских М. Д., Некоторые расчеты эффективности выпуска стерильных насекомых, Журнал общей биологии, № 3 (1971).
5. Гинзбург Л. Р., О динамике и управлении возрастной структурой популяции, Проблемы кибернетики, вып. 23, «Наука», М., 1970.
6. Гинзбург Л. Р., Гулин В. В., Об оптимальном режиме эксплуатации популяций в период перехода на новый уровень ее численности, в сб. «Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов», № 5 (1970).
7. Елизаров Е. Я., Свирижев Ю. М., Математическое моделирование биологических систем, Проблемы космической биологии, т. XX, М., «Наука», 1972.
8. Зубер И. Е., Колкер Ю. И., Полуэтов Р. А., Об управлении численностью и возрастным составом популяций, Проблемы кибернетики, вып. 25, «Наука», М., 1972.
9. Ли Р., Оптимальные оценки, определение характеристик и управление, «Наука», М., 1966.
10. Kalman R. E., Design of a Self-Optimizing Control System, Trans. ASME, February, 1958.

#### К приложению 1

1. Беллман Р., Введение в теорию матриц, «Наука», М., 1969.
2. Гантмахер Ф. Р., Теория матриц, «Наука», М., 1967.
3. Демидович Б. П., Лекции по математической теории устойчивости, «Наука», М., 1967.
4. Котелянский Д. М., О некоторых свойствах матриц с положительными элементами, Мат. сб. 31 (73), 497—506 (1950).
5. Петровский И. Г., Лекции по теории обыкновенных дифференциальных уравнений, «Наука», М., 1970.
6. Пых Ю. А., Об устойчивости одного класса систем нелинейных дифференциальных уравнений, ДАН СССР 203, № 4, (1972).
7. Шварц Л., Анализ, т. 2, «Мир», М., 1972.

# ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Аберрации хромосомные 438  
Аллель 130, 434  
Аллели кодоминантные 438  
Асимптотическое решение 113, 122, 359  
Аутосома 155

Боля-Брауэра теорема 411

Взаимодействие внутреннее 57  
—, классификация 72, 82  
— конкурентное 73, 93  
— отбора и инбридинга 214  
— — — миграций 225  
— — — мутаций 220  
— — — рекомбинаций 144, 321  
— симбиотическое 73, 93  
Вогнутость функции на симплексе 66  
Возрастной состав популяции в не-  
стационарной среде 377  
— — — лимитированной 374  
Вольтерра гипотеза 87  
Выживаемость, коэффициент 105  
— гамет, коэффициент 128, 145, 178, 265  
— зигот, коэффициент 131, 146  
—, уравнение 353, 371

Гамета 126, 437  
Гаметогенез 127, 404, 437  
Гаметопродукция, коэффициент 131, 146  
Ген 433  
Генетическая структура популяции 440  
Генный набор 435  
Генотип 129, 435  
Гены идентичные по происхождению 138  
Гетерозиготы 130, 437  
Гетерозис однолокусный 438  
Гипотеза Вольтерра 87  
— парных взаимодействий 85, 93  
Гомозиготы 437  
Грубость 20, 112, 258, 413, 421

Группа популяций 68, 81  
— — лимитированная 56  
— — невосстановимая 54  
— — нейтральная 56  
— — стимулированная 56

Деления 438  
Детерминант эпистатической нерав-  
новесности по сцеплению 322  
Динамическое программирование 398  
Диплоидность 125  
Дирака функция 359, 364  
Доминирование 438  
Дубликация 438

Естественный отбор 441  
—, основная теорема 314

Закон Харди — Вайнберга 179, 235  
Зигота 432

Изоляция 442  
Инбридинг 138  
—, коэффициент 139, 217

Класс 79, 176  
Классы неразделяющиеся 80  
— разделяющиеся 80  
Классификация внутренних взаимо-  
действий 55  
— групп популяций 56  
— типов взаимодействия 72  
— — — укороченная 82  
Колебание возрастного состава 362  
— численности популяции 362  
Конкурентоспособность, коэффициент 400  
Конкуренция 211

- Конкуренция внутрипопуляционная, интенсивность 99  
 Константа миграции 151  
 Котельянского теорема 303, 418  
 Коэффициент выживаемости 105  
 — — гамет 128, 145, 178, 265  
 — — зигот 131, 146  
 — — гаметопродукции 131, 146  
 — — естественного прироста численности 394  
 — — инбридинга 139, 217  
 — — интенсивности изъятия из популяции 394  
 — — конкурентоспособности 400  
 — — мутирования 142  
 — — общей выживаемости зигот 126  
 — — приспособленности 133, 152, 208, 295  
 — — рекомбинации 146, 414  
 — — рождаемости 99, 105, 377, 400  
 — — смертности 99, 377, 400  
 — — формы 412  
 Критерий Сильвестра 283, 330
- Лагранжа функция 248, 416  
 Лапласа преобразование 358, 384  
 Лocus 130, 434  
 — — полиаллельный 130  
 Ляпунова второй метод 312  
 — — прямой метод 280, 307, 425  
 — — функция 426
- Макроэволюция 444  
 Мальтуса модель 28  
 Матрица популяционных взаимодействий 293, 317, 333  
 — — переходов 293, 333  
 Мейоз 437  
 Менделевские популяции 144, 440  
 — — правила 437  
 Миграция особей 127, 441  
 Микроэволюция 124, 443  
 Множество полуинвариантное 296, 410  
 Модель 17  
 — — динамики возрастного состава 97  
 — — — — дискретная 104  
 — — — — дискретно-непрерывная 106  
 — — — — с разделением по полу 385  
 — — — — половой структуры с лимитированием 99  
 — — — — популяции дискретная 91, 94  
 — — — — в стационарной среде 356  
 — — — — лимитированной 47  
 — — — — нейтральной 46  
 — — — — однолокусной двухаллельной 157  
 — — — — с консервативными группами 99  
 Мутация 142, 434  
 — — обратная 220
- Мутация прямая 220  
 Мутирование, коэффициент 142
- Наблюдаемость 390  
 Наблюдение, вектор 390  
 —, матрица 390  
 Ниша экологическая 150, 259
- Обмен генетический 440  
 Однородная форма 294  
 Организм  $k_1$   
 Отбор в популяции постоянный 177  
 — — — — переменный 177  
 — — — —, зависящий от генетической структуры 203  
 — — естественный, основная теорема 314  
 — — конкурентный 212
- Панмиксия 441  
 Параметр мальтузианский 88, 101  
 — — лимитирования 88  
 Плотность рождаемости 352  
 — — смертности 352  
 — — численности возрастная 383  
 — — — — популяции 353  
 Полиморфизм 176  
 — — адаптационный 201  
 — — неустойчивый 184  
 — — устойчивый 184, 189, 230, 346  
 Популяция 439  
 — — биологическая 12  
 — — внешне изолированная 440  
 — — внутренне связанная 440  
 — — восстанавливающая 84, 93, 295  
 — — гамет 128  
 — — изолированная 55  
 — — конкурентная 58  
 — — консервативная 58  
 — — лимитированная 34  
 — — менделевская 124, 440  
 — — однолокусная полиаллельная с инбридингом 138  
 — — — — с половой структурой 155  
 — — невосстанавливающая 54, 154  
 — — нейтральная 34  
 — — панмиктическая 142, 177, 441  
 — — подавляемая 404  
 — — с неразделяющимися классами 170  
 — — с разделяющимися классами 170  
 — — свободная 394  
 — — симбиотическая 73  
 — — синхронная с неперекрывающимися поколениями 124  
 — — стимулированная 34  
 — — эксплуатируемая 404  
 Последовательное приближение 378  
 — — восстановление 381  
 Предельное возрастное распределение 373  
 Признаки альтернативные 433

- Признаки неальтернативные 433  
 —, ограниченные полом 156  
 —, сцепленные с полом 156  
 Приспособленность 21  
 — класса 172  
 —, коэффициент 133, 208, 395  
 —, оператор 23  
 — Фишера 135
- Равновесие 78, 183  
 — нетривиальное 245  
 — полутривиальное 250, 256  
 — популяции с отбором 204  
 — структуры популяции 78, 169, 179  
 — тривиальное 173, 182, 256  
 — устойчивое, условия 187, 205  
 Равновесная генетическая структура 180  
 — численность полов 102  
 — — популяции 102  
 Редупликация ковариантная 12, 434  
 Рекомбинация 144  
 —, коэффициент 146, 414  
 Репликация 425  
 Рецессив 438  
 Рождаемость, коэффициент 99, 105, 377, 400
- Самооплодотворение 216  
 Сильвестра критерий 283, 330  
 Симплекс 80, 243, 410  
 — стандартный 80  
 Система неотделяющаяся 413  
 — отделяющаяся 413  
 — с разделяющимися классами 304  
 — скрещивания 441  
 — уравнений основная 73, 117  
 — — в параметризованной форме 89  
 Смертность, коэффициент 99, 377, 400  
 Среда периодическая 41, 120  
 — стационарная 117, 356  
 Структура возрастная 104  
 — генетическая 180, 440  
 — — равновесная 242  
 — — — однофокусной полиаллельной популяции 245  
 — —, устойчивость при отборе зигот 252  
 — половая 98  
 — популяции 25
- Теорема Боля — Брауэра 411  
 — Котелянского 309, 418  
 — об ограниченности решений 410  
 — Фишера 314, 330  
 — Фробениуса 118, 122  
 — фундаментальная естественного отбора 253  
 — Четаева 313
- Точка изолированная 248, 413  
 — неподвижная 244  
 — особая 245  
 — покоя, минимальное число 298  
 — —, существование 411  
 Транслокация 438
- Управление, вектор 393  
 — возрастным составом 404  
 —, матрица 393  
 — численностью популяций 307  
 — — подавляемых 387  
 — — эксплуатируемых 394  
 Управляемость 393  
 Уравнение выживаемости 353, 371  
 — динамики популяции 37  
 — — в периодической среде 41  
 — — — двухлокусной 147  
 — — — консервативной 90  
 — — — лимитированной 39, 410  
 — — — нейтральной 38, 410  
 — — — однолокусной менделевской 129, 133  
 — — с неразделяющимися классами 176, 226  
 — — с разделяющимися классами 80, 172, 331  
 — логистическое 28  
 — рождаемости 354  
 — Ферхюльста — Пирла 28, 39  
 Устойчивость 417  
 — асимптотическая по Ляпунову 417  
 — менделевских популяций 321  
 — — при взаимодействии отбора и миграций 337  
 — — при наличии половой структуры 331  
 — неподвижных точек 409  
 — равновесия нетривиального 257, 268, 271  
 — — панмиктических популяций 181  
 — — полутривиального 272, 274  
 — — тривиального 272, 275  
 — равновесных структур «в большом» 279, 283, 306, 309  
 — — «в малом» 249  
 — точек покоя «в большом» 425  
 — — — «в малом» 414
- Факторы среды 33  
 — эволюции 441  
 — экзогенные 54  
 — эндогенные 54  
 Фенотип 433  
 Ферлюхста — Пирла уравнение 28, 39  
 Фишера приспособленность 135  
 — теорема 314, 330  
 Фробениуса теорема 118, 122  
 Функция Дирака 359, 364  
 — Ляпунова 426  
 — переходов 74, 92, 142, 297, 322, 410  
 — приспособленности 33, 66, 92, 129, 147, 178, 410

Харди — Вайнберга закон 179, 235  
Хромосомы 436  
— гомологичные 436  
— неполовые 155  
— половые 155, 438  
Хромосомные aberrации 438

Частота абсолютная 152  
— — группы 79  
— аллелей 179

Частоты гамет 135, 148  
— относительная 159  
— — группы 79  
Четаева теорема 313  
Численность 13

Экстремум функции приспособленности 248  
Эмерджентное свойство 439  
Эффект положения генов 147

*Александр Аерумович Гимельфарб,  
Лев Рувимович Гинзбург,  
Ратмир Александрович Полуэктов,  
Юрий Александрович Пых,  
Вадим Александрович Ратнер*

**Динамическая теория биологических популяций**  
Под редакцией *Р. А. Полуэктова*

М., 1974 г., 456 стр. с илл.

Редактор Р. Т. Янушевский,

Техн. редактор К. Ф. Брудно

Корректоры О. А. Сигал, Т. А. Панькова

Сдано в набор 27/XII-1974 г. Подписано к печати  
11/IV 1974 г. Бумага 84×108/32. Физ. печ. л. 14,25.  
Условн. печ. л. 23,94. Уч.-изд. л. 22,74.

Тираж 4400 экз. Т-20872. Цена книги 2 р. 17 к.  
Заказ № 24

Издательство «Наука»

Главная редакция физико-математической  
литературы

117071, Москва, В-71, Ленинский проспект, 15

2-я типография издательства «Наука»,  
Москва, Шубинский пер., 10