

## МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ. БИОЛОГИЯ

Научная статья  
УДК 575.174:517.925

### О ПЕРВИЧНОЙ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ В СИСТЕМЕ ПОПУЛЯЦИЙ НА КОЛЬЦЕВОМ АРЕАЛЕ

М.П. Кулаков, Е.Я. Фрисман

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,  
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,  
e-mail: k\_matvey@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7060-2731>;  
e-mail: frisman@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1629-2610>

*В работе предложена и исследована математическая модель с дискретным временем, которая описывает динамику численности и частот генотипов в одномерной кольцевой цепочке миграционно связанных популяций. Рассматривается панмиктичная популяция с менделевскими правилами наследования и монокусным отбором, направленным против гетерозигот. Модель состоит из двух слоев связанных отображений (ансамблей). Первый слой описывает динамику численностей в каждом локальном участке с учетом миграции со смежных участков. Скорости роста каждой субпопуляции зависят от частот генотипов, которые изменяются в ходе эволюции при движении к одной из предельных генетических структур. Второй слой описывает динамику частот генотипов с учетом того, что миграционный приток генов зависит от соотношения численностей связанных популяций. В этом случае поток генов оказывается тем сильнее, чем более многочисленна популяция, откуда исходит поток мигрантов (или менее многочисленна принимающая популяция). Рассмотрено два варианта миграции: постоянная (детерминированная), при которой доля мигрантов фиксирована, а также случайная миграция, при которой число особей, покидающих локальную популяцию, выбирается случайно (случайный дрейф) и непостоянно. В предложенной модели исследуются условия и механизмы дифференциации по генотипам между разными участками однородного ареала (дивергенция). Показано, что при пониженной приспособленности гетерозигот пространственно-временная динамика характеризуется полосами, где преобладают гомозиготы. Между полосами с противоположными формами (аллелями) рассматриваемого признака расположены полосы с гетерозиготами, существование которых поддерживается миграцией из противоположных участков. При детерминированной миграции такой узор существует непродолжительное время и чаще всего имеет форму вертикальных полос. При случайном дрейфе полосы имеют форму бегущих волн, которые сохраняются длительное время при определенных ограничениях роста численности. Показано, что из-за дивергенции неизбежно возникают существенные различия в численностях и характере динамики на разных участках ареала.*

**Ключевые слова:** генетическая дивергенция, популяция, миграция, пространственно-временная динамика.

**Образец цитирования:** Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. О первичной генетической дивергенции в системе популяций на кольцевом ареале // Региональные проблемы. 2024. Т. 27, № 1. С. 36–49. DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-36-49.

#### Введение

Пониженная приспособленность гетерозигот или недостаточное доминирование гетерозигот (underdominance) довольно редкое явление, не часто описываемое для реальных популяций, но достаточно важное для формирования и за-

крепления генетических различий – первичной генетической дивергенции, микроэволюции и видообразования диплоидных организмов [12]. В теоретических исследованиях пониженная приспособленность гетерозигот хорошо изучена как для локальных популяций [8, 9, 17], так и систем

миграционно связанных популяций [1, 2, 6, 7, 11, 13, 18]. Интересны исследования эволюционных процессов в разветвленных сетях связанных популяций [12, 16]. В этих работах исследуется зависимость условий устойчивости и особенностей динамики в зависимости от топологии сетей при пониженной приспособленности гетерозигот. Показано, что первичная генетическая дивергенция более структурно устойчива, т.е. возможна и сохраняется с ростом миграционной активности, в линейных цепях и кольцах, и менее устойчива в полностью связанных сетях (с глобальной связью). Данный результат хорошо соотносится с результатами из смежных областей, посвященных изучению динамики связанных популяций без учета эволюционных изменений [3, 15] или ансамблей связанных нелинейных осцилляторов физической природы [5, 10, 14].

Настоящая работа входит в совокупность работ, исследующих процесс эволюции в системе миграционно связанных популяций диплоидных организмов в условиях пониженной приспособленности гетерозигот. Вместе с тем во многих процитированных работах частоты генотипов или частоты аллелей рассматриваются отдельно от численностей. Для описания миграции генотипов часто поступают по аналогии с моделями, описывающими миграцию особей, но с сильными допущениями об отсутствии явного взаимного влияния численностей на частоты и дрейф генов. В этих моделях частота некоторого генотипа на принимающем участке изменяется ровно настолько, насколько уменьшается частота на исходном участке, откуда исходит поток мигрантов с соответствующим генотипом. Очевидно, что это возможно для популяций с равными численностями, которые не изменяются в ходе эволюции или изменяются синхронно. При существенной разнице в численностях, вызванных начальными возмущениями или разницей в репродуктивных возможностях, которая очевидно наблюдается в условиях недостаточного доминирования, частоты генотипов могут быть связаны не симметрично. Очевидно, что допущения о бесконечно большом размере популяций, не оказывающем влияния на потоки генов, может быть недостаточно. Можно выделить несколько работ [4, 7, 18], в которых отношение численностей связанных популяций рассматривается как бифуркационный параметр, который влияет на размер области мономорфизма и полиморфизма на смежных участках однородного ареала, характер динамики и дифференциацию особей.

В данной работе конструируется и исследуется математическая модель с дискретным временем, учитывающая изменение частот генотипов в ходе отбора и миграции особей, а интенсивность миграционного изменения частот зависит от численностей связанных популяций. Рассматривается два вида матриц миграции (постоянная и случайная), описывающих миграцию по кольцевому ареалу (сети). Выполнен ряд численных экспериментов, демонстрирующих возможность дифференциации особей по генотипам между разными участками однородного ареала (генетическая дивергенция). Показано, что характер пространственно-временной динамики частот генотипов существенно определяется характером динамики численности и демонстрирует динамические явления синхронизации, кластеризации и бегущие волны.

### **Модельные уравнения динамики численности и частоты генотипов в локальной популяции**

Рассмотрим популяцию, между двумя поколениями которой наблюдается следующая последовательность элементарных популяционных процессов: формирование зигот из гамет, естественный отбор зигот, миграция зигот между популяциями, продуцирование новых гамет. Будем рассматривать популяции диплоидных организмов, в которых отбору чувствителен один признак, кодируемый единственным геном с двумя аллельморфами  $A$  и  $a$ , и, соответственно, тремя генотипами:  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ . В этом случае локальную популяцию можно разделить на три группы особей, отличающиеся генотипами. Обозначим численности каждой группы в момент времени  $t$  через  $N_1(t)$ ,  $N_2(t)$  и  $N_3(t)$ , а через  $N(t) = N_1(t) + N_2(t) + N_3(t)$  — общую численность популяции. Соответственно, через  $q_1(t) = N_1(t)/N(t)$ ,  $q_2(t) = N_2(t)/N(t)$  и  $q_3(t) = N_3(t)/N(t)$  обозначим частоты генотипов  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ . Очевидно, что для этих величин верно  $q_1(t) + q_2(t) + q_3(t) = 1$ .

Будем полагать, что генотипы могут отличаться репродуктивными возможностями, выраженными в различиях продукции гамет и чувствительности к естественному отбору (приспособленность). Обозначим через  $g_{AA}$ ,  $g_{Aa}$  и  $g_{aa}$  интенсивность производства гамет особей с генотипом  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$  с учетом гибели гамет до момента слияния. Логично полагать, что гетерозиготы  $Aa$  производят равное количество гамет, несущих альтернативные формы гена (аллель  $A$  и  $a$ ). Поэтому общее число гамет в начале  $t+1$  сезона

с аллелем  $A$  и  $a$  соответственно равно:

$$\begin{aligned} L_A(t+1) &= 2g_{AA}N_1(t) + g_{Aa}N_2(t) \text{ и} \\ L_a(t+1) &= g_{Aa}N_2(t) + 2g_{aa}N_3(t). \end{aligned} \quad (1)$$

При достаточно большом количестве особей и производимых ими гамет можно считать, что имеет место свободное (случайное) скрещивание (комбинирование), а число новых зигот (новых особей) пропорционально числу встреч особей с соответствующими генотипами. Тогда количество зигот с генотипами  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$  соответственно равно:

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

где  $L(t+1) = L_A(t+1) + L_a(t+1) = 2(g_{AA}N_1(t) + g_{Aa}N_2(t) + g_{aa}N_3(t)) = 2N^*(t+1)$  – суммарное число гамет всех типов, которое линейно зависит от численностей каждого генотипа в прошлом сезоне и равно удвоенной численности всех зигот до отбора.

Под действием естественного отбора число зигот (особей) снижается в некоторое число раз. Обозначим через  $W_{AA}$ ,  $W_{Aa}$  и  $W_{aa}$  долю переживших отбор особей, способных к воспроизводству и миграции. Тогда численности каждой из рассматриваемых групп особей равны:

$$\begin{aligned} N_1(t+1) &= W_{AA}N_1^*(t+1), \quad N_2(t+1) = W_{Aa}N_2^*(t+1) \text{ и} \\ N_3(t+1) &= W_{aa}N_3^*(t+1). \end{aligned} \quad (3)$$

Приведенных соотношений (1)-(3) достаточно, чтобы для локальной популяции записать уравнения динамики численности и частот генотипов, связывающие эти величины между двумя смежными поколениями с номером  $t$  и  $t+1$ . Поочередно подставляя (1) в (2) и (3), получаем следующие уравнения динамики численностей генотипов:

$$\begin{cases} N_1(t+1) = \frac{W_{AA} \left( g_{AA}N_1(t) + \frac{1}{2}g_{Aa}N_2(t) \right)^2}{g_{AA}N_1(t) + g_{Aa}N_2(t) + g_{aa}N_3(t)}, \\ N_2(t+1) = \frac{2W_{Aa} \left( g_{AA}N_1(t) + \frac{1}{2}g_{Aa}N_2(t) \right) \times \left( g_{aa}N_3(t) + \frac{1}{2}g_{Aa}N_2(t) \right)}{g_{AA}N_1(t) + g_{Aa}N_2(t) + g_{aa}N_3(t)}, \\ N_3(t+1) = \frac{W_{aa} \left( g_{aa}N_3(t) + \frac{1}{2}g_{Aa}N_2(t) \right)^2}{g_{AA}N_1(t) + g_{Aa}N_2(t) + g_{aa}N_3(t)}. \end{cases} \quad (4)$$

Поделив обе части этой системы на  $N(t+1) \neq 0$ , а также умножив и разделив числитель на  $N^2(t) \neq 0$ , а знаменатель на  $N(t) \neq 0$ , получаем следующие уравнения частот:

$$\begin{cases} q_1(t+1) = \frac{1}{G(t)} W_{AA} \left( g_{AA}q_1(t) + \frac{1}{2}g_{Aa}q_2(t) \right)^2, \\ q_2(t+1) = \frac{1}{G(t)} 2W_{Aa} \left( g_{AA}q_1(t) + \frac{1}{2}g_{Aa}q_2(t) \right) \times \left( g_{aa}q_3(t) + \frac{1}{2}g_{Aa}q_2(t) \right), \\ q_3(t+1) = \frac{1}{G(t)} W_{aa} \left( g_{aa}q_3(t) + \frac{1}{2}g_{Aa}q_2(t) \right)^2, \end{cases} \quad (5)$$

где  $G(t) = W_{AA}p_1^2(t) + 2W_{Aa}p_1(t)p_2(t) + W_{aa}p_2^2(t)$ ,

$$p_1(t) = g_{AA}q_1(t) + g_{Aa}q_2(t)/2,$$

$$p_2(t) = g_{aa}q_3(t) + g_{Aa}q_2(t)/2 \text{ и}$$

$$p_1(t) + p_2(t) = g_{AA}q_1(t) + g_{Aa}q_2(t) + g_{aa}q_3(t).$$

Учитывая, что  $N_k(t) = q_k(t)N(t)$  ( $k=1,2,3$ ) системы (4) и (5) связаны между собой (однонаправленно) следующим образом:

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

откуда следует, что общая численность изменяется согласно одномерному уравнению:

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

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

Несложно заметить, что величины  $p_1/(p_1 + p_2) = L_A/L$  и  $p_2/(p_1 + p_2) = L_a/L$  равны долям (частотам) гамет с аллелями  $A$  и  $a$  соответственно.

В то время как  $p_1^2/(p_1 + p_2)^2$ ,  $2p_1p_2/(p_1 + p_2)^2$  и  $p_2^2/(p_1 + p_2)^2$  – доли (частоты) зигот с генотипами  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$  до отбора, сумма которых равна 1. Следовательно, можно говорить, что до отбора в популяции наблюдается равновесие Харди-Вайнберга. Заметим, что оно достигается при любом соотношении скоростей производства гамет  $g_{AA}$ ,  $g_{Aa}$  и  $g_{aa}$ , а их вариация лишь меняет первичное соотношение генотипов. Но важнее, что обобщенная приспособленность (сумма трех этих величин), определяющая скорость роста популяции, оказывается постоянной. Отбор, последующая миграция и другие факторы в конце каждого сезона изменяют частоту каждого генотипа и неиз-

бежно нарушают равновесие между смежными поколениями, а приспособленность изменяется от сезона к сезону. Это, в частности, позволяет нам «опустить» параметры гаметопродукции, положив, например, что  $g_{AA} = g_{Aa} = g_{aa} = g$ , и рассматривать неоднородность лишь по параметрам отбора  $W_{AA}$ ,  $W_{Aa}$  и  $W_{aa}$ . В этом случае мы полагаем, что производство и выживаемость гамет не зависит от генотипа производящих их особей, а генотипы отличаются лишь интенсивностью отбора на стадии зигот.

Согласно сделанным допущениям положим:  $gW_{AA} = 1 + s_1$ ,  $gW_{Aa} = 1 + s_2$  и  $gW_{aa} = 1 + s_3$ . Тогда уравнения частот (4) упрощаются и имеют вид:

$$\begin{cases} q_1(t+1) = \frac{1+s_1}{G(t)} \left( q_1(t) + \frac{1}{2} q_2(t) \right)^2, \\ q_2(t+1) = 2 \frac{1+s_2}{G(t)} \left( q_1(t) + \frac{1}{2} q_2(t) \right) \times \\ \quad \times \left( q_3(t) + \frac{1}{2} q_2(t) \right), \\ q_3(t+1) = \frac{1+s_3}{G(t)} \left( q_3(t) + \frac{1}{2} q_2(t) \right)^2, \end{cases} \quad (6)$$

где нормировочный множитель  $G = 1 + s_1(q_1 + q_2/2)^2 + 2s_2(q_1 + q_2/2)(q_3 + q_2/2) + s_3(q_3 + q_2/2)^2$  равен обобщенной приспособленности, значение которого определяет скорость роста популяции согласно уравнению:  $N(t+1) = G(t)N(t)$ . Система (6) аналогична ранее предложенной модели [2], но при разных приспособленностях. Эта модель успешно использована для моделирования динамики экспериментальной популяции миграционно связанных популяций *Drosophila melanogaster*.

#### Уравнения динамики системы миграционно связанных популяций

Рассмотрим систему (сеть) из  $n$  популяций, которые заселяют замкнутый одномерный ареал, имеющий форму кольца. Связь между локальными популяциями (субпопуляция) может быть реализована посредством миграции особей. Предположим, что сразу после отбора из каждой субпопуляции на соседние участки перемещается  $mN^*$  особей, где  $N^* = N_1^* + N_2^* + N_3^*$ ,  $0 \leq m < 1$  – коэффициент миграции или сила связи. Среди мигрантов присутствуют особи трех рассматриваемых генотипов, и чем многочисленнее это генотип (в абсолютных значениях), тем больше его вклад в отток особей. Мигранты пополняют соответствующий генотип на принимающих участках и увеличивают там общую численность. Будем рассматривать только симметричную миграцию, при которой особи, покинувшие родной участок (эми-

гранты), в полном объеме пополняют принимающие участки. В свою очередь отток особей происходит из каждой субпопуляции. В этом случае уравнения (3) для  $k$ -го генотипа приобретут вид:

$$N_k^{(i)}(t+1) = W_k N_k^{(i)*}(t+1)(1 - m_k) + \frac{m_k}{2S_i} \sum_{\substack{j=1 \\ i \neq j}}^n M_{i,j} W_k N_k^{(j)*}(t+1), \quad (7)$$

где индекс  $i=1,2,3,\dots,n$  – номер локального участка или номер субпопуляции,  $k=1,2,3$  – номер груп-

пы особей с генотипом  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ .  $(M)_{i,j=1}^n$  – матрица связи размера  $n \times n$  такая, что  $M_{ij}=1$ , если субпопуляции с номерами  $i$  и  $j$  связаны ( $i \neq j$ ),  $M_{ij}=0$  в противном случае. Нормировочный параметр

$$2S_i = \sum_{\substack{j=1 \\ i \neq j}}^n M_{i,j}$$

необходим для соблюдения баланса между числом покинувших  $i$ -й участок особей и пополнивших связанные с ними участки. Для замыкания границ ареала в кольцо к пределам суммирования применяется следующее отображение:  $j \rightarrow j \bmod n$ .

При детерминированной матрице миграции (с коэффициентами 1 или 0) параметр  $S$  равен половине числа участков, из которых направлен поток мигрантов в  $i$ -ю субпопуляцию. Назовем его радиусом связи. В уравнениях (7) параметры миграции  $m$  и  $S$  могут отличаться для каждого генотипа и расположения локального участка, что предполагает различие миграционной активности для разных генотипов и субпопуляций. Для упрощения дальнейшего исследования ограничимся случаем  $m_1 = m_2 = m_3 = m$  и  $S$ , не зависящим от номера  $i$ , что обеспечивается симметричной матрицей связи  $M$ .

Выполнив аналогичные с (4)-(6) преобразования, а также положив  $gW_{AA} = 1 + s_1$ ,  $gW_{Aa} = 1 + s_2$  и  $gW_{aa} = 1 + s_3$ , можно получить следующие уравнения динамики частоты каждого генотипа:

$$q_k^{(i)}(t+1) = \frac{1+s_k}{G^{(i)}(t)} \left( q_k^{(i)*}(t+1)(1-m) + \frac{m}{2S} \sum_{\substack{j=i-S \\ j \neq i}}^{i+S} M_{i,j} \frac{N^{(j)}(t)}{N^{(i)}(t)} q_k^{(j)*}(t+1) \right), \quad (8)$$

$$(k = 1,2,3),$$

где  $q_1^{(i)*}(t+1) = (q_1^{(i)}(t) + q_2^{(i)}(t)/2)^2$ ,  $q_2^{(i)*}(t+1) = 2(q_1^{(i)}(t) + q_2^{(i)}(t)/2)(q_3^{(i)}(t) + q_2^{(i)}(t)/2)$  и  $q_3^{(i)*}(t+1) =$

$= (q_3^{(i)}(t) + q_2^{(i)}(t)/2)^2$  – частоты генотипов  $k$ -го генотипа до отбора при единичной скорости протекания гамет. С учетом того, что  $q_1^* + q_2^* + q_3^* = 1$ , нормировочный множитель  $G$  равен:

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

, где

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

Уравнения численности каждого генотипа в этом случае имеют вид:

$$N_k^{(i)}(t+1) = (1 + s_k) \left( N^{(i)}(t) q_k^{(i)*}(t+1)(1-m) + \frac{m}{2S} \sum_{\substack{j=i-S \\ j \neq i}}^{i+S} M_{i,j} N^{(j)}(t) q_k^{(j)*}(t+1) \right) \quad (k = 1, 2, 3).$$

Сложив три этих уравнения, получаем уравнение общей численности  $i$ -й субпопуляции:

$$N^{(i)}(t+1) = \bar{W}^{(i)}(1-m)N^{(i)}(t) + \frac{m}{2S} \sum_{\substack{j=i-S \\ j \neq i}}^{i+S} M_{i,j} \bar{W}^{(j)} N^{(j)}(t) = G^{(i)} N^{(i)}(t), \quad (9)$$

которое очевидным образом связывает численности  $N^{(i)}(t)$  и  $N^{(i)}(t+1)$  двух смежных поколений через средние приспособленности  $\bar{W}^{(i)}$  (репродуктивные потенциалы) или нормировочный множитель  $G^{(i)}$  (мальтузианский параметр), учитывающий миграцию.

Таким образом, для построения модельной динамики частот трех генотипов и численности в системе  $n$  популяций необходимо  $4n$  связанных между собой уравнения (8) и (9). Заметим, что в локальном случае (модель (4)-(6)) динамика частот рассчитывается независимо от динамики численности. В распределенном же случае приток генов зависит от соотношения численностей.

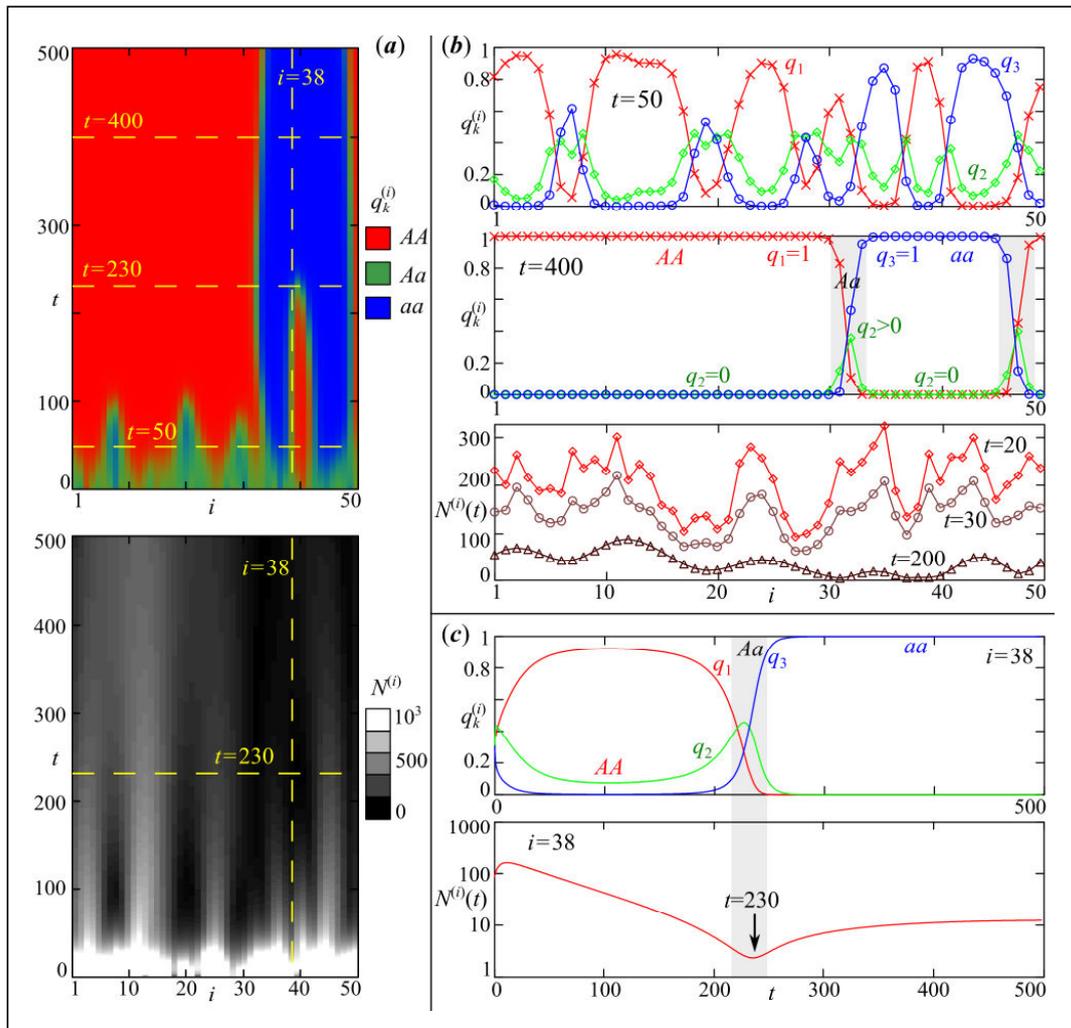
Несложно увидеть, что уравнения частот генотипов  $i$ -й субпопуляции (8) построены на основе уравнений точечной популяции (6) с учетом оттока особей (множитель  $1 - m$ ), а также суммы потока генов с сопредельных территорий. Частота генотипа в  $i$ -м местообитании изменяется тем сильнее, чем больше особей пополняют ее за счет миграции, т.е. чем интенсивнее поток генов в нее. Эта интенсивность определяется отношением численностей  $N^{(j)}/N^{(i)}$ . Очевидно, что может

сложиться ситуация, когда даже при малых  $m$  поток генов в малочисленную популяцию способен существенно изменить частоты генотипов. В то время как при больших  $m$  суммарный поток из малочисленных субпопуляций не способен существенно повлиять на частоты генотипов, принимающих участков, но повлияет на генетическую структуру малочисленных или сопоставимых по размеру субпопуляций. По всей видимости, такое динамическое поведение действительно может наблюдаться в реальных миграционно связанных популяциях и в отдельных случаях приводит к хорошо известным эффектам основателя, эволюционного спасения, бутылочного горлышка и т.п. Исходя из этих рассуждений, в модели (8) и (9) можно получить довольно нетривиальное поведение частот генотипов даже без учета экологических факторов.

### Пространственно-временные режимы в системе миграционно связанных популяций при постоянной миграции

Рассмотрим некоторые интересные режимы динамики численности и частот генотипов, задаваемых уравнениям (8) и (9). Выберем параметры, соответствующие дизруптивному (разрывающему) отбору:  $-1 \leq s_2 \leq s_3$  и  $-1 \leq s_2 \leq s_1$ , при которых гетерозиготы ( $Aa$ ) имеют пониженную по сравнению с гомозиготами ( $AA$  и  $aa$ ) приспособленность. Рассмотрим систему из 50 ( $n=50$ ) популяций, связанных локально ( $S=1$ ) со слабой связью ( $m=0.05$ ), а также следующие значения параметров отбора:  $s_1=s_3=0$  и  $s_2=-0.1$ . Такие значения параметров обеспечивают некоторое ограничение роста численности, связанное с ростом обобщенной приспособленности до 1 при эволюционных изменениях, приводящих к мономорфизму. В результате численность фиксируется на постоянном уровне.

Построим несколько решений системы (8)-(9). Начальные численности и частоты генотипов будем выбирать случайно, используя два независимых генератора равномерно распределенной случайной величины. Независимость обеспечивается установкой для программного генератора различных затравочных чисел (seeds), вычисляемых из текущего времени (в миллисекундах) для разных генераторов. Численность в  $i$ -м участке выбирается случайно от 1 до 1000 ( $N^{(i)} \sim U[1,1000]$ ). Частоты генерируются одним вектором размерности  $3n$  со случайными значениями от 0 до 1 ( $q_k^{(i)} \sim U[0,1]$ ), а затем выполняется нормировка по



**Рис. 1. Пространственно-временная динамика частот генотипов и численностей в системе миграционно связанных популяций, описываемых системой (8)-(9) с постоянной матрицей связи**

**Fig. 1. Spatial-temporal dynamics of genotype frequencies and population numbers in a system of populations coupled by migration, described by the model (8)-(9) with a constant coupling matrix**

формуле:  $q_k^{(i)} \rightarrow q_k^{(i)} / (q_1^{(i)} + q_2^{(i)} + q_3^{(i)})$ , гарантирующая равенство:  $q_1^{(i)} + q_2^{(i)} + q_3^{(i)} = 1$ . В этом случае в начальный момент времени ареал будет заселен в среднем 25000 особями (500 особей на субпопуляцию). Интересно оценить, как изменится финальное распределение особей и их генетическая структура, какая пространственная структура возникнет и насколько она будет стабильной во времени.

Для начала рассмотрим постоянную (детерминированную) миграцию со значениями матрицы связи 1 или 0.

На рис. 1 показана пространственно-временная динамика системы (8)-(9), представленная

в виде зависимости фазовых переменных одновременно от номера сезона  $t$  и номера участка  $i$  (рис. 1a) или только от одной из этих величин (рис. 1b-c).

На первой диаграмме цвет пикселя кодирует преобладающий в данном сезоне и данной точке пространства генотип (рис. 1a). Красный цвет соответствует тому, что большинство особей имеют генотип  $AA$ , зеленый – генотип  $Aa$ , синий –  $aa$ . На второй диаграмме показано изменение численностей, где белый цвет указывает на то, что величина  $N^{(i)}(t)$  имеет высокое значение в данный момент времени и точке пространства, черный – низкое, серый – промежуточное значение. Из диаграмм на рис. 1a видно, что начальное возмущение, вызван-

ное случайными начальными условиями, приводит к тому, что все субпопуляции изначально оказываются полиморфными примерно до 50-го поколения (зеленая полоса на первой диаграмме). Именно в этот отрезок времени обобщенные приспособленности  $W_k^{(i)}$  и мальтузианский параметр  $G^{(i)}$  имеют минимальные значения и наблюдается стремительное падение численности. По мере того, как гомозиготы вытесняют гетерозиготы ( $Aa$ ), величины  $W_k^{(i)}$  и  $G^{(i)}$  стремятся к 1, а в разных частях ареала из-за начальной неоднородности накапливаются противоположные генотипы ( $AA$  и  $aa$ ). В результате на диаграмме примерно после 100-го сезона наблюдаются полосы (кластеры), где преобладают гомозиготы разных типов. Гетерозиготы не исчезают полностью. На границе двух кластеров из-за постоянной миграции формируется небольшая группа субпопуляций, где активно идет гибридизация с постоянным образованием большого числа гетерозигот. Размер этой группы увеличивается с ростом радиуса связи  $S$  и силы связи  $m$ . В качестве примера на рис. 1*b* показано, что в 50-м поколении кластеры не сформированы до конца и распределение генотипов по ареалу достаточно неоднородное. В 400-м поколении в распределении генотипов четко выделяются два кластера с противоположными генотипами ( $AA$  и  $aa$ ) и небольшой кластер с гетерозиготами ( $Aa$ ). Однако со временем детерминированная миграция сглаживает различия в разных участках и происходит «синхронизация» генетических структур. В результате кластер с генотипом  $AA$  или  $aa$  утончается, и популяция оказывается генетически однородной. Происходит это примерно через 500–1500 сезонов в зависимости от начальных условий.

Несложно увидеть, что возникающее в этом случае неравномерное распределение численностей  $N^{(i)}(t)$  не повторяет распределение генотипов (рис. 1*b*) кроме самого начального этапа снижения численности в период преобладания гетерозигот. По всей видимости, это происходит из-за того, что отбор действует одинаково на гомозиготы  $AA$  и  $aa$  ( $s_1=s_3$ ), и при смене генотипа не происходит изменения обобщенной приспособленности. Переход от одного кластера к другому через промежуточный можно заметить лишь по небольшому снижению численности в этот момент времени, вызванному появлением гетерозигот. Например, на рис. 1*c* это снижение численности и последующий рост заметны при использовании логарифмического масштаба. В 230-й сезон происходит

смена генетической структуры, сопровождаемая непродолжительным ростом числа гетерозигот, выделенным на рис. 1*c* серой полосой.

Вместе с тем довольно сильные возмущения начальных численностей (от 1 до 1000) неизбежно приводят к неоднородностям распределения численностей даже после установления однородной генетической структуры на всем ареале. На рис. 1*b* видно, что распределение численностей по всем участкам не коррелирует с распределением генотипов ни в один из сезонов. В целом численность падает и в пределе стремится примерно к 1500 особей (в среднем по 30 на субпопуляцию), когда обобщенная приспособленность приближается к 1.

Можно отметить, что схожие режимы возникают, если возмущать только начальную генетическую структуру, а значения стартовых численностей всех субпопуляций положить равными. Более того, кластеры с противоположными генотипами возникают и при неслучайных (специальных) начальных условиях, однако требуется длительный их подбор. Вместе с тем формирование таких кластеров возможно не только при «искусственном» ограничении роста численности ( $s_1=s_3=0$ ), но и при положительных, и неравных значениях параметров отбора гомозигот, когда суммарная численность возрастает. Обнаружено, что вариация  $s_1$  и  $s_3$  при  $s_2 < 0$  влияет на продолжительность переходного процесса и скорость роста.

Также можно отметить, что вариация параметров связи  $m$  и  $S$  прямо влияет на скорость «синхронизации» и время сглаживания различий генетических структур на удаленных участках, а также на форму и число отмеченных полос (кластеров). Например, при больших  $m$  полосы на пространственно-временной диаграмме становятся толще, а при малых – тоньше, а также растет их общее число. Вариация  $S$  в основном влияет на толщину полосы (размер кластера) с гетерозиготами между полосами с гомозиготами.

### **Пространственно-временные режимы в системе миграционно связанных популяций при случайной миграции**

Более интересные режимы пространственно-временной динамики возникают при использовании случайной матрицы связи, которая описывает случайный дрейф особей. Рассмотрим ситуацию, когда случайными оказываются как направление, так и доля мигрантов, которая случайно изменяется от сезона к сезону.

Для лучшего понимания процедуры генерации случайной матрицы связи необходимо не-

много переписать уравнения (8)-(9). Внесем множитель  $m/(2S)$  в матрицу  $M$ , а множитель  $1 - m$  поместим на ее главную диагональ. В этом случае матрица  $M$  примет вид:

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

где величина

$$\eta_j = \sum_{\substack{i=0 \\ i \neq j}}^n \mu_{i,j}$$

равна долям особей (эмигрантов), покидающих  $j$ -й участок. Ясно, что в столбцах матрицы  $M$  стоят коэффициенты, характеризующие отток особей из  $j$ -й субпопуляции, которые пополняют все остальные, включая саму себя с долей  $1 - \eta_j$ . Для заданной таким образом матрицы связи уравнения (8)-(9) значительно упрощаются и приобретут вид:

$$\begin{cases} q_k^{(i)}(t+1) = \frac{1 + s_k}{G^{(i)}(t)} \sum_{j=i-S}^{i+S} M_{i,j} \frac{N^{(j)}(t)}{N^{(i)}(t)} q_k^{(j)*}(t+1), \\ N^{(i)}(t+1) = \sum_{j=i-S}^{i+S} M_{i,j} \bar{W}^{(j)} N^{(j)}(t), \end{cases} \quad (10)$$

где в величине

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

суммирование выполняется по всем элементам.

Очевидно, что в системе (10) при постоянной миграции недиагональные элементы матрицы  $M$  равны  $m/(2S)$  или 0, а диагональные  $1 - m$ . Раскрыв знак суммы в системе (10), несложно убедиться, что правые части уравнений (8)-(9) и (10) полностью совпадают.

Для описания случайного дрейфа для каждого номера сезона  $t$  коэффициенты матрицы  $M$  вычисляются независимо по следующему алгоритму. Недиагональные элементы  $j$ -го столбца, расположенные не далее, чем  $S$ , выбираются случайно так, чтобы их сумма не превосходила силу связи  $m$ . Для этого с помощью генератора равномерно распределенных случайных чисел выбирается  $2S$  случайных чисел:  $0 < \delta_i < 1$ ,  $\delta_i \sim U[0,1]$ , которые масштабируются согласно формуле:

$\mu_{i,j} = m\delta_i/(2S)$  ( $j - S \leq i \leq j + S$  и  $i \neq j$ ). В этом случае диагональный элемент матрицы связи имеет вид:

$$1 - \eta_j = 1 - \sum_{\substack{i=0 \\ i \neq j}}^n \mu_{i,j} \leq 1 - m.$$

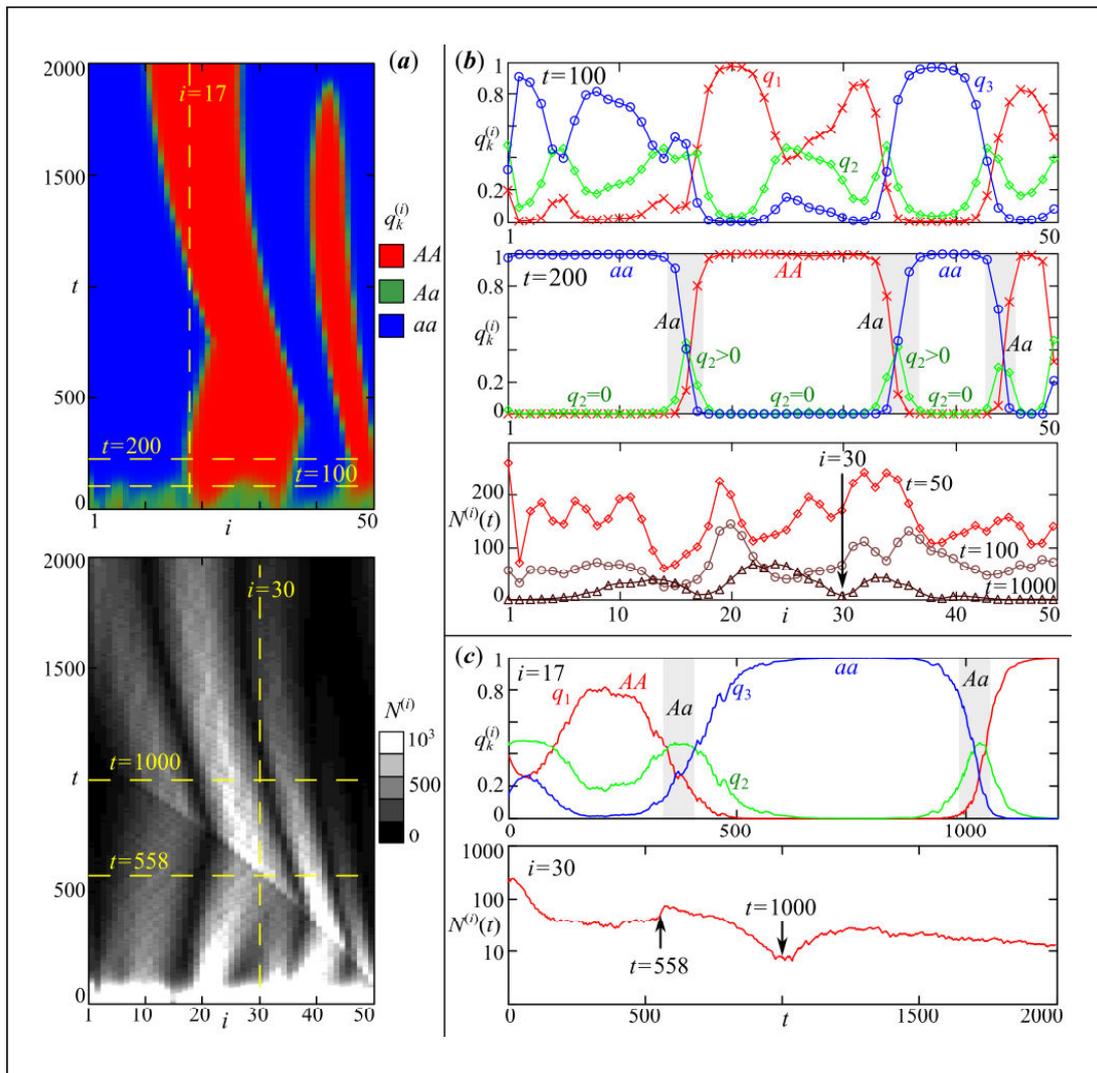
Для создания независимых случайных величин для каждого номера  $t$  столбца  $j$  выбирается уникальное затравочное число на основе системного времени.

Рассмотрим режимы пространственно-временной динамики системы (8)-(9) или (10) при случайной матрице связи. Будем рассматривать те же, что и выше, значения параметров, а также аналогичный подход для генерации случайных начальных условий.

Заметим, что при случайной матрице связи доля эмигрантов от общей численности не превосходит  $1 - m$  ( $\eta_i \rightarrow m$  при  $S \rightarrow n/2$ ) и в целом участки связаны слабее, чем в прошлом примере с постоянной матрицей. Поэтому формируемые полосы (кластеры) тоньше, а их число больше. На рис. 2 показан пример динамики системы (10) с двумя полосами – тонкой и толстой, которые существуют достаточно продолжительное время (более 2000 сезонов). Как и ранее, между кластерами с гомозиготами противоположных форм ( $AA$  и  $aa$ ) расположены небольшие кластеры с гетерозиготами, где за счет миграции происходит постоянная гибридизация и субпопуляции оказываются полиморфными. На рис. 2b такие участки выделены серым прямоугольником.

В отличие от постоянной миграции полосы на диаграмме пространственно-временной динамики при случайной матрице связи имеют выраженный наклон, связанный с бегущей волной численностей и частот (рис. 2a). Волна проявляется в том, что после переходного процесса максимумы и минимумы численностей движутся вдоль ареала то в одну, то в другую сторону, но не совершают по нему полного оборота. Кроме того, существует четкая связь между формой волны численностей и волны (кластера) частот генотипов. Рассмотрим особенности этих волн подробнее.

Мигранты из субпопуляции с большой численностью с большей вероятностью состоят из гомозигот, которые сильно влияют на частоты соответствующих генотипов, и вносят большой вклад в рождаемость. Поэтому численность в этих участках, если там присутствовали гетерозоты, начинает расти быстрее, а кластер продвигается влево или вправо по ареалу. С другой стороны,



**Рис. 2. Пространственно-временная динамика частот генотипов и численностей в системе миграционно связанных популяций при случайной матрице связи, проявляющаяся в бегущих волнах с чередованием направлений**

**Fig. 2. Spatial-temporal dynamics of genotype frequencies and population number in a system of populations coupled by random migration matrix and dynamics, which manifests itself in traveling waves with alternating directions**

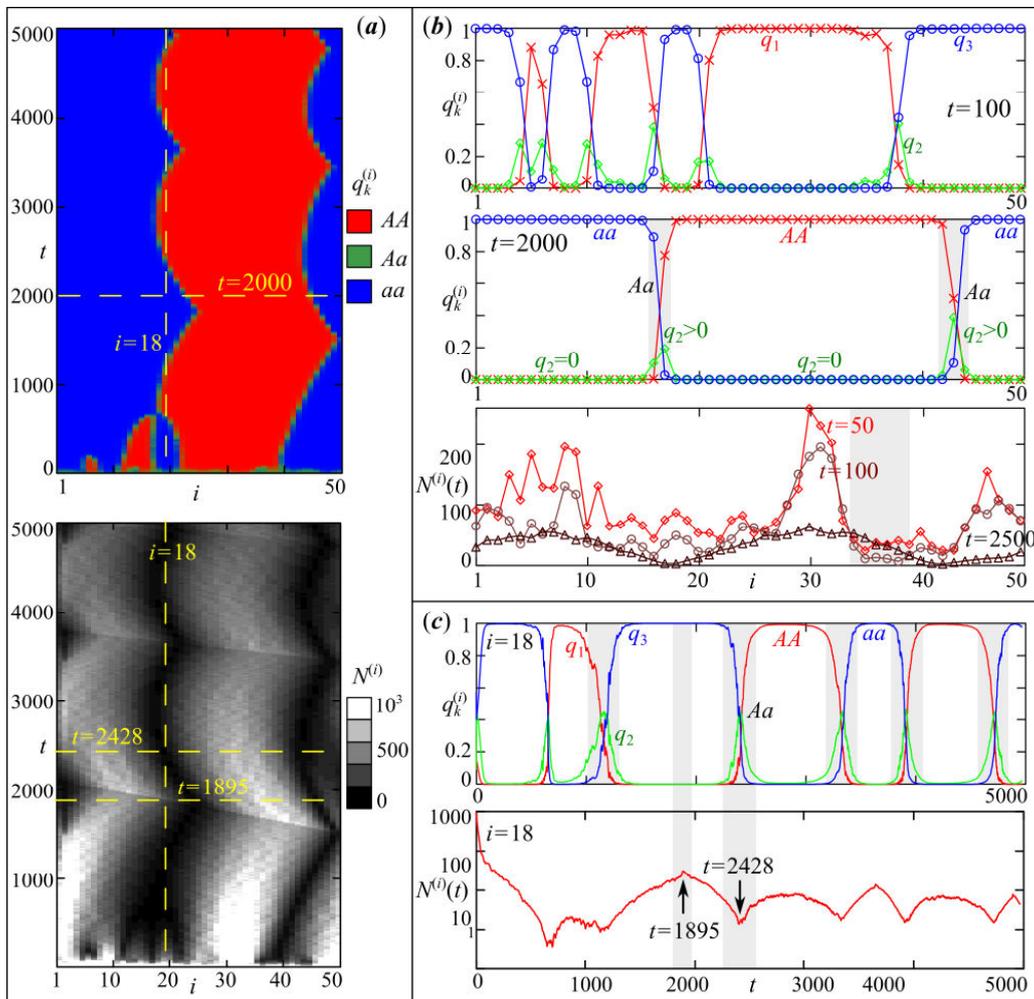
малочисленная субпопуляция более чувствительна к изменениям частот даже при слабой связи, что также способствует движению кластера. Начальное направление движения волны, вероятнее, задается начальной неоднородностью, а не случайным характером матрицы связи, поскольку в матрице  $M$  наблюдается достаточно случайное чередование направлений наиболее интенсивной миграции слева направо ( $\eta_{i+1,j} > \eta_{i-1,j}$ ) или справа налево ( $\eta_{i-1,j} > \eta_{i+1,j}$ ). Стоит отметить, что при  $S=1$  в каждой новой генерации матрицы  $M$  (при разных  $t$ ) достаточно вероятно появление повторов

(для  $t$  и  $t+1$ ) направлений миграции для отдельных номеров участков. Однако эти повторы в целом случайны и не способны задать преобладающее направление волны, которое сохранится в течение сотен поколений. Кроме того, в начальный момент времени субпопуляции генетически неоднородны, и разные генотипы оказывают противоположное влияние на рост популяции: гомозиготы увеличивают скорость роста, гетерозиготы – снижают. Отметим, что большое число численных экспериментов при разных генерациях начальных условий показывает, что направление волн меняется достаточно случайно.

Волны численностей и частот с определенной периодичностью меняют свое направление. В нижней части рис. 2а можно заметить, что наклон черных и белых полос сохраняется, пока не упрутся в линию, на которой численность испытывает скачок. На рис. 2с показано, что численность 30-й субпопуляции резко и без переходных значений подскакивает в 558-м поколении и меняет характер динамики. Если до 558-го поколения число гомозигот медленно возрастало, то примерно в 558-м сезоне произошел значительный приток гомозигот противоположного типа или гетерозигот, и рост сменился падением за счет появления гибридов с низкой приспособленностью. Генетическая структура при этом не успевает существенно измениться. Падение численности вплоть до

1000-го поколения сопровождается достаточно медленным ростом частоты гетерозигот, которая при  $t=1000$  достигает максимума. Численность после этого остается низкой. Через несколько поколений в 30-й субпопуляции число гибридов снижается, растет число гомозигот, генетическая структура меняется на противоположную (с  $AA$  на  $aa$ ), а численность начинает возрастать.

Намного ярче перечисленные динамические режимы и волны можно проследить, если увеличить время моделирования. На рис. 3 показана динамика 5000 поколений при других начальных условиях. За это время некоторые субпопуляции ( $i=18$ ) успевают 7 раз поменять свою генетическую структуру. На рис. 3с видно, что каждый резкий подъем численности приходится примерно



**Рис. 3. Пространственно-временная динамика частот генотипов и численностей в системе миграционно связанных популяций при случайной матрице связи**

**Fig. 3. Spatial-temporal dynamics of genotype frequencies and population abundances in a system of populations coupled by random migration matrix**

на середину участка с постоянной генетической структурой ( $AA$  или  $aa$ ), а минимум на периоды активной гибридизации (появления большого числа гетерозигот) и последующей смены состава гомозигот на противоположный тип (с  $AA$  на  $aa$ , или с  $aa$  на  $AA$ ). Два этих события ( $t=1895$  и  $t=2428$ ) выделены стрелками и серым прямоугольником на графиках частот и численностей (рис. 3с).

Интересно показать, что при общем снижении численности (суммарная численность стремится к 1000 особям), численность отдельных субпопуляций после переходного процесса может немного вырасти из-за перераспределения особей и того, что они концентрируются в отдельных участках ареала. Например, в 2500-м поколении численности с 34 по 38 субпопуляцию оказываются выше, чем в предыдущие сезоны ( $t=50$  и  $t=100$ ). На третьем графике рис. 3b группа этих субпопуляций выделена серым прямоугольником. В других же участках численности имеют близкие к нулю значения.

Отметим, что при положительных и неравных приспособленностях гомозигот ( $s_1 > 0$ ,  $s_3 > 0$  и  $s_1 \neq s_3$ ) также возникает отмеченный тип волн численностей и частот. Однако после окончательного формирования кластеров с гомозиготами разных типов ( $AA$  и  $aa$ ) численности могут только неограниченно возрастать. В результате волны хоть и способны менять направление движения и изгибаться, но существуют непродолжительное время. Вместе с тем снижение приспособленности для гетерозигот ( $s_2 < 0$ ) способно до определенной степени сдерживать рост численности и увеличить «время жизни» волн. При снижении  $s_2$  в переходной динамике численность возрастает значительно медленнее или вообще переходит к падению, а в субпопуляциях, зажатых между кластерами, даже небольшое число гетерозигот способно сдерживать рост общей численности. В результате увеличивается «время жизни» волны, а его форма оказывается еще более затайливой, чем при  $s_1 = s_3 = 0$ .

Таким образом, в системе популяций на кольцевом ареале возможно формирование нескольких больших групп генетически однородных моноформных субпопуляций (кластеров), между которыми располагается небольшое число полиморфных субпопуляций, где активно идет гибридизация. В результате в разных частях однородного ареала возникают и, при определенных условиях, сохраняются существенные генетические различия, т.е. наблюдается первичная генетическая дивергенция. В зависимости от характера миграции расположение кластеров с гомозигота-

ми будет фиксировано (при постоянной матрице миграции) или кластеры будут определенным образом перемещаться по ареалу (при случайной миграции).

### Выводы

Предложена математическая модель динамики численности и эволюции в системе миграционно связанных популяций, проживающих на одномерном кольцевом ареале. При всей своей простоте модель позволяет описывать механизмы возникновения и сохранения на однородном ареале существенных генетических различий (дивергенции), сопровождаемых неоднородностью в частотах генотипов и численностях.

Показано, что дивергенция, возможная при пониженной приспособленности гетерозигот, возникает из-за начальных возмущений численностей и частот и процессов синхронизации динамики связанных субпопуляций. Характер связи описывается матрицей миграции, от вида которой зависят форма и динамика кластеров моноформных и полиморфных субпопуляций.

При постоянной миграции соседние субпопуляции связаны примерно одинаково. Сила связи, влияющая на частоты генотипов, зависит только от соотношения численностей участков, откуда направлен поток мигрантов, и численности принимающего участка. Для численностей сила связи абсолютно равная. При таком характере связи (симметричная) миграция стремится сгладить начальные возмущения численностей. В результате соотношения численностей со временем стремятся к 1, и для частот связь также оказывается симметричной. Поэтому неоднородность в частотах со временем также сглаживается. По всей видимости, именно поэтому при постоянной миграции на диаграмме пространственно-временной динамики кластеры имеют вид статичных вертикальных полос.

При случайной миграции число особей, покидающих локальную популяцию (эмигранты), случайно. Поэтому некоторые участки ареала изначально связаны слабее, чем другие, и возникает множество разнонаправленных направлений движения особей, которые сменяют друг друга от одного поколения к другому. Это усложняет синхронизацию динамики численности и удлиняет время ее достижения. Поэтому направление движения кластеров полиморфных и моноформных субпопуляций по ареалу, по всей видимости, связано с начальной неоднородностью. При любом характере связи (постоянный или случайный) поток генов из многочисленной субпопуляции выше, чем

из малочисленной. Вместе с тем при постоянной миграции из любой субпопуляции равное число особей перемещается влево и вправо. Поэтому при отсутствии прочих факторов со временем различия численностей и генотипов сгладятся, и весь ареал будет заселен равномерно. При случайной же миграции число мигрантов неравное в противоположных направлениях и вектор движения кластера, заданный начальными условиями, способен сохраняться достаточно долго. Показано, что из-за неизбежного столкновения движущихся кластеров с противоположными формами гомозигот возникает определенная периодичность смены генотипов на фиксированном участке, связанная с изменениями репродуктивных возможностей при гибридизации особей. Смена генотипа при этом меняет направление движения кластера.

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

#### ЛИТЕРАТУРА:

1. Базыкин А.Д. Пониженная приспособленность гетерозигот в системе смежных популяций // Генетика. 1972. Т. 8. № 11. С. 155–161.
2. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. О генетической дивергенции миграционно-связанных популяций: современное моделирование по результатам экспериментов Ю.П. Алтухова с соавторами // Генетика. 2023. Т. 59, № 6. С. 708–717. DOI: 10.31857/S0016675823060139.
3. Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Кластеризация и химеры в модели пространственно-временной динамики популяций с возрастной структурой // Нелинейная динамика. 2018. Т. 14, № 1. С. 13–31. DOI: 10.20537/nd1801002.
4. Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Простая и сложная динамика в модели эволюции двух миграционно связанных популяций с непересекающимися поколениями // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2022. Т. 30, № 2. С. 208–232. DOI: 10.18500/0869-6632-2022-30-2-208-232.
5. Стрелкова Г.И., Анищенко В.С. Пространственно-временные структуры в ансамблях связанных хаотических систем // Успехи физических наук. 2020. Т. 190, № 2. С. 160–178. DOI: 10.3367/ufne.2019.01.038518.
6. Фрисман Е.Я. Первичная генетическая дивергенция (Теоретический анализ и моделирование). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 160 с.
7. Altrock P.M., Traulsen A., Reeves R.G., Reed F.A. Using underdominance to bi-stably transform local populations // Journal of Theoretical Biology. 2010. Vol. 267, N 1. P. 62–75. DOI: 10.1016/j.jtbi.2010.08.004.
8. Fisher R.A. On the dominance ratio // Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. 1923. Vol. 42. P. 321–341.
9. Haldane J.B.S. A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection, Part V: Selection and Mutation // Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society. 1927. Vol. 23, N 7. P. 838–844. DOI: 10.1017/S0305004100015644.
10. Kaneko K. Clustering, coding, switching, hierarchical, ordering, and control in network of chaotic elements // Physica D. 1990. Vol. 41. P. 137–172. DOI: 10.1016/0167-2789(90)90119-A.
11. Karlin S., McGregor J. Application of method of small parameters to multi-niche population genetic models // Theoretical Population Biology. 1972. Vol. 3, N 2. P. 186–209. DOI: 10.1016/0040-5809(72)90026-3.
12. Láruson Á.J., Reed F.A. Stability of underdominant genetic polymorphisms in population networks // Journal of Theoretical Biology. 2016. Vol. 390. P. 156–163. DOI: 10.1016/j.jtbi.2015.11.023.
13. Novak S. The number of equilibria in the diallelic Levene model with multiple demes // Theoretical Population Biology. 2011. Vol. 79. P. 97–101. DOI: 10.1016/j.tpb.2010.12.002.
14. Popovych O., Pikovsky A., Maistrenko Yu. Cluster-splitting bifurcation in a system of coupled maps // Physica D. 2002. Vol. 168. P. 106–125. DOI: 10.1016/S0167-2789(02)00499-2.
15. Silva J.A.L., Barrionuevo J.A., Giordani F.T. Synchronism in population networks with non linear coupling // Nonlinear Analysis: Real World Applications. 2009. Vol. 11, N 2. P. 1005–1016. DOI: 10.1016/j.nonrwa.2009.01.036.
16. Sundqvist L., Keenan K., Zackrisson M., Prodöhl P., Kleinhans D. Directional genetic differentiation and relative migration // Ecology and Evolution. 2016. Vol. 6, N 11. P. 3461–3475. DOI: 10.1002/ece3.2096.
17. Wright S. Evolution in Mendelian populations // Genetics. 1931. Vol. 16, N 2. P. 97–159. DOI: 10.1093/genetics/16.2.97.
18. Yeaman S., Otto S.P. Establishment and maintenance of adaptive genetic divergence under migration, selection, and drift // Evolution. 2011. Vol. 65, N 7. P. 2123–2129. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2011.01277.x.

REFERENCES:

1. Bazykin A.D. Disadvantages of heterozygotes in a system of two adjacent populations. *Genetika*, 1972, vol. 8, no. 11, pp. 155–161. (In Russ.).
2. Zhdanova O.L., Frisman E.Y. About the Genetic Divergence of Populations Coupled by Migrations: Modern Modeling Based on Experimental Results of Yu.P. Altukhov and Coauthors. *Genetika*, 2023, vol. 59, no. 6, pp. 708–717. (In Russ.). DOI: 10.31857/S0016675823060139.
3. Kulakov M.P., Frisman E.Y. Clustering and chimeras in the model of the spatial-temporal dynamics of agestructured populations. *Russian Journal of Nonlinear Dynamics*, 2018, vol. 14, no. 1, pp. 13–31. (In Russ.). DOI: 10.20537/nd1801002.
4. Kulakov M.P., Frisman E.Y. Simple and complex dynamics in the model of evolution of two populations coupled by migration with non-overlapping generations. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*, 2022, vol. 30, no. 2, pp. 208–232. (In Russ.). DOI: 10.18500/0869-6632-2022-30-2-208-232.
5. Strelkova G.I., Anishchenko V.S. Spatio-temporal structures in ensembles of coupled chaotic systems. *Uspekhi fizicheskikh nauk*, 2020, vol. 190, no. 2, pp. 160–178. (In Russ.). DOI: 10.3367/ufne.2019.01.038518.
6. Frisman E.Y. *Pervichnaya geneticheskaya divergentsiya (Teoreticheskii analiz i modelirovanie)* (Primary genetic divergence (Theoretical analysis and modeling)). Vladivostok: FESC AS USSR, 1986. 160 p. (In Russ.).
7. Altrock P.M., Traulsen A., Reeves R.G., Reed F.A. Using underdominance to bi-stably transform local populations. *Journal of Theoretical Biology*, 2010, vol. 267, no. 1, pp. 62–75. DOI: 10.1016/j.jtbi.2010.08.004.
8. Fisher R.A. On the dominance ratio. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 1923, vol. 42, pp. 321–341.
9. Haldane J.B.S. A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection, Part V: Selection and Mutation. *Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, 1927, vol. 23, no. 7, pp. 838–844. DOI: 10.1017/S0305004100015644.
10. Kaneko K. Clustering, coding, switching, hierarchical, ordering, and control in network of chaotic elements. *Physica D*, 1990, vol. 41, pp. 137–172. DOI: 10.1016/0167-2789(90)90119-A.
11. Karlin S., McGregor J. Application of method of small parameters to multi-niche population genetic models. *Theoretical Population Biology*, 1972, vol. 3, no. 2, pp. 186–209. DOI: 10.1016/0040-5809(72)90026-3.
12. Láruson Á.J., Reed F.A. Stability of underdominant genetic polymorphisms in population networks. *Journal of Theoretical Biology*, 2016, vol. 390, pp. 156–163. DOI: 10.1016/j.jtbi.2015.11.023.
13. Novak S. The number of equilibria in the diallelic Levene model with multiple demes. *Theoretical Population Biology*, 2011, vol. 79, pp. 97–101. DOI: 10.1016/j.tpb.2010.12.002.
14. Popovych O., Pikovsky A., Maistrenko Yu. Cluster-splitting bifurcation in a system of coupled maps. *Physica D*, 2002, vol. 168, pp. 106–125. DOI: 10.1016/S0167-2789(02)00499-2.
15. Silva J.A.L., Barrionuevo J.A., Giordani F.T. Synchronism in population networks with non linear coupling. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 2009, vol. 11, no. 2, pp. 1005–1016. DOI: 10.1016/j.nonrwa.2009.01.036.
16. Sundqvist L., Keenan K., Zackrisson M., Prodöhl P., Kleinhan D. Directional genetic differentiation and relative migration. *Ecology and Evolution*, 2016, vol. 6, no. 11, pp. 3461–3475. DOI: 10.1002/ece3.2096.
17. Wright S. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 1931, vol. 16, no. 2, pp. 97–159. DOI: 10.1093/genetics/16.2.97.
18. Yeaman S., Otto S.P. Establishment and maintenance of adaptive genetic divergence under migration, selection, and drift. *Evolution*, 2011, vol. 65, no. 7, pp. 2123–2129. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2011.01277.x.

## ON PRIMARY GENETIC DIVERGENCE IN A SYSTEM OF POPULATIONS IN A RING AREA

M.P. Kulakov, E.Ya. Frisman

*The article proposes and studies a discrete time model of the number dynamics and genotype frequencies in a one-dimensional ring of populations coupled by migration. We consider panmictic populations with Mendelian rules of inheritance and monolocus selection directed against heterozygotes. The model has two layers of connected maps (ensembles). The first layer describes the number dynamics in each local site, including migration from adjacent sites. The growth rates of each subpopulation depend on the genotype frequencies, which change during evolution towards one of the limiting genetic structures. The second level describes the dynamics of genotype frequencies, considering the fact that gene influx depends on the ratio of population abundance. Here, the more numerous is the population giving the migrant flow (or less numerous is the receiving population), the stronger is the gene flow. We have considered two variants of migration: constant (deterministic), in which the fraction of migrants is fixed, and random, in which the number of emigrants from the local population is chosen randomly (random drift) and is not constant. The model studies the conditions and mechanisms of differentiation by genotypes between different parts of a homogeneous range (divergence). It has been shown that with reduced fitness of heterozygotes, spatial-temporal dynamics are characterized by stripes where homozygotes predominate. Between the stripes with opposite forms (alleles), there locate the stripes with heterozygotes, their existence supporting due to migrations from opposite sites. With deterministic migration, this pattern exists for a short time and most often appears as vertical stripes. With random drift, the stripes take the form of traveling waves, which persist for a long time under certain limitations on population growth. The authors show that significant differences inevitably arising in the number and dynamics patterns in different parts of the area, are caused by divergence.*

**Keywords:** genetic divergence, population, migration, spatial-temporal dynamics.

**Reference:** Kulakov M.P., Frisman E.Ya. On primary genetic divergence in a system of populations in a ring area. *Regional'nye problemy*, 2024, vol. 27, no. 1, pp. 36–49. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-36-49.

*Поступила в редакцию 25.01.2024*

*Принята к публикации 22.03.2024*