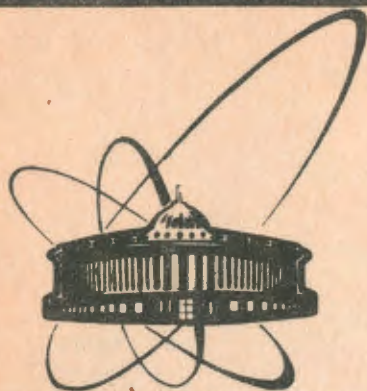


90-172



сообщения
объединенного
института
ядерных
исследований
Дубна

П 279

P19-90-172

Т.Б.Перцова

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ СОБЫТИЙ,
СОСТАВЛЯЮЩИХ ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ЦИКЛ:
ПАРАМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ БАЗОВОЙ МОДЕЛИ

1990

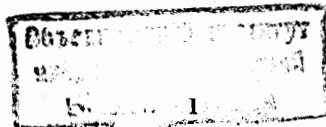
Введение

Множество популяционных моделей, описывающих взаимодействие биологических сообществ /1,2/, исходят из различных предположений об их структуре и взаимоотношениях внутри них. Ограничиваясь в нашей работе /3/ трофическими взаимодействиями внутри сообщества ресурс - потребитель, мы сделали попытку формализовать модель эволюционных циклов /4,5,6/, которая фактически конкретизирует дарвиновское представление о внутривидовой конкуренции. Вместе с тем эта модель позволяет описывать эволюционную тенденцию к усложнению биологической организации /7/ и к расширению экологической ниши вида, исходя из механизма рекомбинации, понимаемого здесь также с трофической точки зрения. Соответственно в базовой модели эволюционного цикла фигурируют разнообразные расы потребителя, конкурирующие за общий пищевой ресурс, включая рекомбинантные расы, характеризующиеся повышенным экологическим потенциалом, т.е. повышенной способностью к утилизации совокупности пищевых ресурсов.

Описание модели

В упоминаемой базовой модели эволюционного цикла рассматривается развитие популяции потребителя в пространстве видового ареала, содержащего два типа ресурса: s_1 и s_2 . Ареал делится на три сектора: в левом воспроизводится преимущественно первый ресурс (коэффициенты воспроизводства $\alpha_{11}=1.0$, $\alpha_{12}=0.01$), в центре - равное воспроизводство ($\alpha_{21}=0.5$, $\alpha_{22}=0.5$), в правом преимущественно второй ресурс ($\alpha_{31}=0.01$, $\alpha_{32}=1.0$). Разделение ареала на три сектора моделирует природную ситуацию с разным воспроизводством ресурсов в различных частях ареала.

Популяция разделена на расы N_i , отличающиеся своими способностями β_{si} утилизировать ресурсы, причем имеются расы двух уровней биологической организации: начального (суммарный



экологический потенциал $\Pi_i = \sum \beta_{si} = 1.0$) и рекомбинантного ($\Pi_{ri} = \sum \beta_{si} = 1.5$). Наличие двух типов ресурсов и единица изменения трофических коэффициентов определяют для начального уровня специализированную по первому ресурсу расу N_1 (трофический коэффициент для первого ресурса $\beta_{11} = 1.0$, для второго - $\beta_{21} = 0.0$), неспециализированную расу N_2 ($\beta_{12} = 0.5$, $\beta_{22} = 0.5$) и специализированную по второму ресурсу расу N_3 ($\beta_{13} = 0.0$, $\beta_{23} = 1.0$). Для рекомбинантного уровня имеем полностью специализированную по первому ресурсу расу N_4 ($\beta_{14} = 1.5$, $\beta_{24} = 0.0$), частично специализированную по первому ресурсу расу N_5 ($\beta_{15} = 1.0$, $\beta_{25} = 0.5$), частично N_6 ($\beta_{16} = 0.5$, $\beta_{26} = 1.0$) и полностью N_7 ($\beta_{17} = 0.0$, $\beta_{27} = 1.5$) специализированные по второму ресурсу расы.

Изменение плотности потребителя определяется ростом численности популяции, конкуренцией за ресурсы, диффузией, а также межрасовыми мутационными и рекомбинационными переходами. Под последними подразумевается особая комбинативная рекомбинация, приводящая к образованию особой единицы, специализированные по различным ресурсам (с максимальным трофическим коэффициентом, равным единице, по одному ресурсу и нулевым - по другому ресурсу), взаимодействуют, образуя особь, у которой один трофический коэффициент равен единице, а другой - $\Delta\beta = 0.5$.

Согласно работе^{/3/} поведение базовой системы определяется уравнениями:

$$\dot{S}_1^k = \alpha_1^k S_1^k - S_1^k (N_1^k + 0.5N_2^k + 1.5N_4^k + N_5^k + 0.5N_6^k)$$

$$\dot{S}_2^k = \alpha_2^k S_2^k - S_2^k (0.5N_2^k + N_3^k + 0.5N_5^k + N_6^k + 1.5N_7^k)$$

$$\dot{N}_1^k = N_1^k S_1^k - \frac{N_1^k}{\alpha_1^k} (N_1^k N_1^k + L_1^k) - \frac{N_1^k}{\alpha_2^k} L_2^k - pN_1^k + 0.5pN_2^k + D * f(N_1^k)$$

$$\dot{N}_2^k = 0.5N_2^k S_1^k + 0.5N_2^k S_2^k - \frac{N_2^k}{\alpha_1^k} (0.25N_2^k + L_1^k) - \frac{N_2^k}{\alpha_2^k} (0.25N_2^k + L_2^k) + pN_1^k - pN_2^k + pN_3^k + D * f(N_2^k)$$

$$\dot{N}_3^k = N_3^k S_2^k - \frac{N_3^k}{\alpha_1^k} L_1^k - \frac{N_3^k}{\alpha_2^k} (N_3^k N_3^k + L_2^k) + 0.5pN_2^k - pN_3^k + D * f(N_3^k)$$

$$\dot{N}_4^k = 1.5N_4^k S_1^k - \frac{N_4^k}{\alpha_1^k} (2.25N_4^k N_4^k + L_1^k) - \frac{N_4^k}{\alpha_2^k} L_2^k - pN_4^k + 0.5pN_5^k + D * f(N_4^k)$$

$$\dot{N}_5^k = 0.5rN_1^k N_3^k + N_5^k S_1^k + 0.5N_5^k S_2^k - \frac{N_5^k}{\alpha_1^k} (N_5^k N_5^k + L_1^k) - \frac{N_5^k}{\alpha_2^k} (0.25N_5^k N_5^k + L_2^k) + pN_4^k - pN_5^k + 0.5pN_6^k + D * f(N_5^k)$$

$$\dot{N}_6^k = 0.5rN_1^k N_3^k + 0.5N_6^k S_1^k + N_6^k S_2^k - \frac{N_6^k}{\alpha_1^k} (0.25N_6^k N_6^k + L_1^k) - \frac{N_6^k}{\alpha_2^k} (N_6^k N_6^k + L_2^k) + 0.5pN_5^k - pN_6^k + pN_7^k + D * f(N_6^k)$$

$$\dot{N}_7^k = 1.5N_7^k S_2^k - \frac{N_7^k}{\alpha_1^k} L_1^k - \frac{N_7^k}{\alpha_2^k} (2.25N_7^k N_7^k + L_2^k) + 0.5pN_6^k - pN_7^k + D * f(N_7^k)$$

где $L_1^k = \sum_{\substack{i,j=1 \\ i < j}}^7 \beta_{1i} N_i^k * \beta_{1j} N_j^k$,

$$f(N_i^1) = -N_i^1 + N_i^2$$

$$f(N_i^2) = N_i^1 - 2N_i^2 + N_i^3$$

$$f(N_i^3) = N_i^2 - N_i^3, \quad k=1,3; \quad l=1,2; \quad i=1,7.$$

Член вида αS описывает рост численности ресурса, βSN - усвоение ресурса потребителем, $\beta^2 N^3 / \alpha$ - конкуренцию потребителей за ресурс, определяемую в нашей модели только соотношением воспроизводства ресурса и трофическими способностями потребителя, pN - описывает мутации как случайные межрасовые мутационные переходы, dN - диффузию, rN^2 - рекомбинации, в результате которых происходит образование новой расы, обладающей повышенным

экологическим потенциалом. Не конкретизируя здесь пути образования новых рас, мы придаем принципиальное значение рекомбинациям как формам взаимодействия особей, приводящим с некоторой вероятностью к образованию новой, более сложной биологической организации.

В работе исследовались поведение такой сложной системы, следуя теории нелинейных дифференциальных уравнений /8/, т.е. искали стационарные состояния, определяли характер их устойчивости и траектории в фазовом пространстве в зависимости от параметров системы, уделяя особое внимание возможной смене поведения системы в связи с изменением параметров /9/. Рост ресурса задается коэффициентами α_1 и α_2 , способности особей потребителя утилизировать пищевые ресурсы β_{s1} также задается изначально, ими же определяется конкуренция. Тогда параметрами, которые мы варьируем, являются p - вероятность межрасового мутационного перехода, r - вероятность образования особей рекомбинантных рас и d - вероятность перехода в соседний сектор пространственного ареала. Для определения стационарных состояний нужно было определить точки пересечения изоклин соответствующей системы дифференциальных уравнений, для определения их характера определяли устойчивость в линейном приближении по Ляпунову, а для нахождения траекторий требовалось решить систему дифференциальных уравнений. Для этих целей был составлен пакет программ для PDP-11/70, использующих метод Рунге-Кутты четвертого порядка /10/, и поставлен ряд численных экспериментов /11/ для исследования поведения системы. Ниже приводятся результаты, полученные при проведении параметрического анализа базовой модели.

Результаты численного эксперимента

Для анализа базовой модели были получены решения системы уравнений, описывающих развитие популяции потребителя двух уровней биологической организации в трех секторах пространственного ареала, отличающихся спектром воспроизводства ресурсов.

Для каждого набора параметров мы получили ряд стационарных состояний, из которых устойчивым является одно, характеризующееся

преобладанием рекомбинантных рас как в центральном, так и в периферийных секторах пространственного ареала. Положение этого стационарного состояния в фазовом пространстве зависит от параметров p , r , d . Изменение r во всем диапазоне от $r=0$ до $r=0.5$ не приводит к изменению положения устойчивого стационарного состояния - величина вероятности рекомбинирования r будет влиять лишь на траекторию в фазовом пространстве, по которой происходит развитие системы, но не на конечную пропорцию рас потребителя. Уже предположение о наличии рас с большими трофическими коэффициентами определяет их конечную победу в конкуренции независимо от скорости их образования из особей начального уровня организации.

Изменение же коэффициентов p и d существенным образом сказывается на положении устойчивой стационарной точки в фазовом пространстве (рис 1). При малых d (небольшой коэффициент диффузии d означает, что моделируется поведение популяции потребителя в очень протяженном ареале, когда обмен между секторами мал) и при малых p в центральном участке преимущество имеют неспециализированные рекомбинантные расы, а на периферии ареала находятся расы, предпочитающие усваивать воспроизводимый в этом секторе пространственного ареала пищевой ресурс. В граничных областях присутствуют и расы начального уровня организации в плотностях, сравнимых с плотностями рекомбинантных рас, т.е. они способны выдержать конкуренцию за пищевой ресурс с особями нового уровня организации с повышенным суммарным экологическим потенциалом. Этот факт можно понять, исходя из полученного в работе /3/ результата, что для нашей модели полное вытеснение одной из рас при конкуренции двух рас потребителя за один пищевой ресурс происходит, когда ее трофический коэффициент вдвое меньше, чем трофический коэффициент конкурентной расы. Трофические коэффициенты специализированных по первому ресурсу рекомбинантной N_{1r} ($\beta_1=1.5$, $\beta_2=0.0$) и нерекомбинантной N_1 ($\beta_1=1.0$, $\beta_2=0.0$) рас отличаются меньше, чем вдвое, поэтому нерекомбинантные расы могут сосуществовать с рекомбинантными в условиях воспроизводства практически одного ресурса. А при одинаковом воспроизводстве

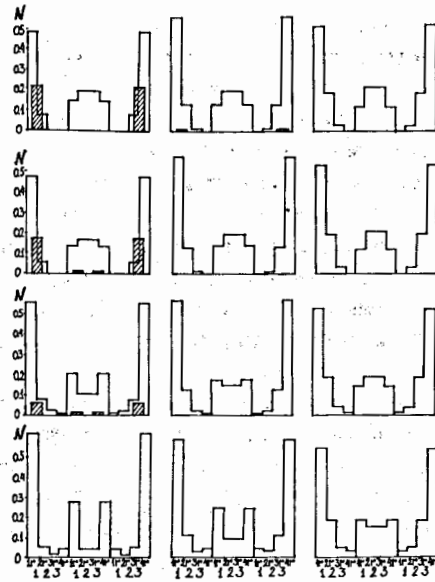


Рис.1. Плотность рекомбинантных рас потребителя (незаштриховано) и начальных рас (заштриховано) в стационарной точке в зависимости от параметров p , d . В левом столбце $p=0.01$, в среднем - $p=0.1$, в правом - $p=0.5$. В рядах сверху вниз 1. $d=0.001$, 2. $d=0.01$, 3. $d=0.1$, 4. $d=0.5$.

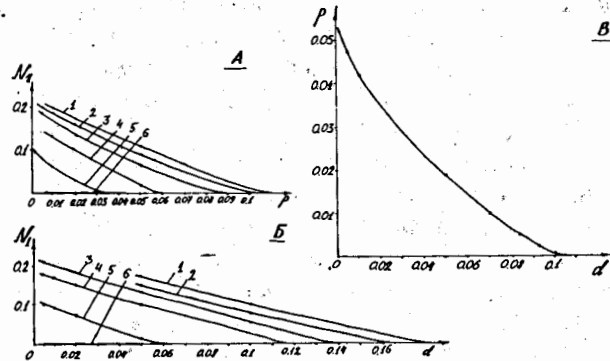


Рис.2. Плотности начальной расы N_1 ($\beta_{11}=1.0$, $\beta_{12}=0.0$) в стационарном состоянии в зависимости от параметров p , d .
 А. 1. $d=0.005$, 2. $d=0.01$, 3. $d=0.02$, 4. $d=0.05$, 5. $d=0.1$, 6. $d=0.2$.
 Б. 1. $p=0.001$, 2. $p=0.002$, 3. $p=0.005$, 4. $p=0.01$, 5. $p=0.02$, 6. $p=0.05$, 7. $p=0.1$.
 В. Совокупность параметров (p, d) , при которых плотность начальной расы N_1 уменьшается до нуля.

ресурсов (в центре ареала) конкуренция происходит за оба ресурса, в ней участвуют все расы потребителя, что приводит к полному вытеснению начальных рас. Т.о. на периферии ареала, где воспроизводство ресурса неравномерно, есть возможность сохраниться специализированной начальной расе. Тем самым выявляется возможность сохранения реликтовых форм в ограниченных, сильно специализированных участках видовых ареалов.

Рассмотрим влияние p и d на наличие в стационарном состоянии особой начальных рас. При увеличении вероятности мутирования p плотность начальных рас падает на фоне увеличения плотности всех рекомбинантных рас: за счет большей скорости образования специализированных по соответствующему ресурсу рекомбинантных рас из неспециализированных конкуренция приводит к вытеснению начальных рас. На рис.2 показаны стационарные значения N_1 - плотности специализированной расы начального уровня организации при различных p и d . Видно, что доля N_1 падает с ростом p при постоянном d . При некотором $p_{кр}$ рекомбинантные расы полностью вытесняют начальные. С ростом d величина $p_{кр}$ уменьшается. При увеличении d происходит рост доли особей, пересекающих границы секторов пространственного ареала, что приближает распределение в граничных секторах к распределению в центральном секторе пространственного ареала - с увеличением d при постоянном p доля рас начального уровня организации будет уменьшаться (см. рис.2).

Наличие сильной диффузии ($d=0.1$) приводит к тому, что в центре пространственного ареала имеется некоторое количество особей специализированных рас начального уровня организации, которые попадают туда из периферийных участков за счет диффузии. Та же диффузия приводит к увеличению потока неспециализированных рас рекомбинантного уровня из центрального участка в периферийные, где они конкурируют с начальными расами, в результате чего плотности особей начальных рас уменьшаются (N_1 уменьшается с ростом d - см. рис. 2).

Итак, особи с суммарным экологическим потенциалом, равным единице, присутствуют в стационарном состоянии в периферийных

областях пространственного ареала в ограниченной области изменения параметров p, d . При больших p и d устойчивое стационарное состояние характеризуется присутствием в ареале только особей рекомбинантных рас. Т.о. нашей моделью описывается вымирание исходной формы в процессе развития "подвижной" системы.

Рассмотрим теперь изменения распределений рекомбинантных рас в стационарном состоянии в зависимости от вероятности мутирования p и коэффициента диффузии d (см. рис. 1).

В стационарном состоянии в центральном участке ареала наблюдается при малых p и d небольшое преобладание неспециализированных рекомбинантных рас над специализированными, а на периферийных участках преобладают специализированные по соответствующему ресурсу рекомбинантные расы потребителя. В центральном участке при малых d рост p приводит к увеличению доли неспециализированных рас. Это обусловлено тем, что суммарная вероятность образования неспециализированной расы из двух специализированных превышает вероятность образования какой-либо специализированной расы из неспециализированной. В периферийных участках количество особей всех рас увеличивается, причем в равновесном состоянии на периферии при малых p существуют лишь расы, предпочитающие соответствующий ресурс - N_{1r}, N_{2r} , а при больших p - все расы, способные усваивать этот ресурс - N_{1r}, N_{2r}, N_{3r} .

С увеличением d происходит переход из центрального участка в периферийный особей специализированных рас, в том числе специализированной по невозпроизводимому в данном периферийном участке ресурсу. При достаточно больших d их поток так велик, что в равновесном состоянии мы находим достаточно большое количество таких особей на периферийных участках. А в центральном участке при очень больших $d = 0.1$ специализированные расы будут преобладать над неспециализированными.

Процесс мутационного перехода из неспециализированных в специализированные особи противодействует диффузионному потоку неспециализированных особей с границ ареала. Т.о., изменяя p и d ,

можно добиться в устойчивом стационарном состоянии любой пропорции между плотностями специализированных и неспециализированных рас в центральном секторе. Однако при разумных (малых и сравнимых) величинах p и d преобладающими оказываются неспециализированные расы потребителя, что соответствует воспроизводству ресурса в этом участке ареала.

Рассмотрим теперь зависимость численностей рас потребителя от времени - $N_i(t)$. При исследовании одного варианта начального уровня N_1 и одного рекомбинантного варианта N_2 , развивающихся при наличии единственного ресурса S_1 (рис. 3), мы видели, как из состояния $N_1=0.1, N_{1r}=0.0$ система приходит в состояние $N_1=0.0, N_{1r}=1.0$ - зародившийся рекомбинантный вариант подавляет начальный. До некоторого времени поведение системы начальных рас и системы, потенциально включающей рекомбинантную расу, идентично, а после накопления особей рекомбинантной расы до некоторого порогового значения происходит переход к новому стационарному состоянию, характеризующемуся преобладанием особей рекомбинантных рас.

Рассматривая поведение системы из двух типов ресурса S_1 и S_2 , трех рас начального уровня организации N_1, N_2, N_3 , четырех рекомбинантных вариантов $N_{1r}, N_{2r}, N_{3r}, N_{4r}$ в локальном видовом ареале, получаем траектории, изображенные на рис. 4 для однородного и неоднородного воспроизводства ресурсов. Видно, что при одинаковых r , равных 0.0001, время достижения конечного состояния меньше для участков с неоднородным воспроизводством ресурса, чем для центрального участка.

При достаточно малых r система проходит близко от равновесной точки для рас начального уровня организации, т.е. сначала успевает установиться равновесие начальных вариантов потребителя, а затем накопление особей рекомбинантных рас приводит к их вступлению в конкуренцию за пищевые ресурсы и вытеснению начальных рас.

На рис. 5 изображено поведение полной системы, включающей потребителей двух уровней организации в пространственно неоднородном ареале. В начальный момент времени имеется небольшое количество особей неспециализированной расы начального уровня

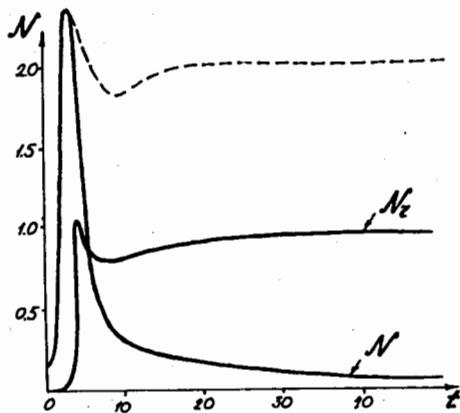


Рис.3. Изменение плотности начальной расы N_1 ($\beta=1.0$) и рекомбинантной расы N_r ($\beta=2.0$) во времени при вероятности рекомбинирования $r=0.001$. Пунктиром показана плотность начальной расы при тех же начальных условиях в отсутствие рекомбинации ($r=0.0$).

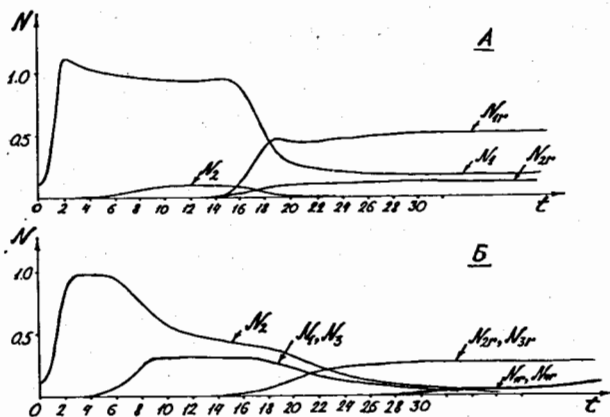


Рис.4. Изменение плотностей различных рас потребителя во времени при вероятности мутирования $\mu=0.001$ и вероятности рекомбинирования $r=0.0001$ в условиях: А - неоднородного воспроизводства ресурсов $\alpha_1=1.0$, $\alpha_2=0.01$, Б - однородного воспроизводства ресурсов $\alpha_1=0.5$, $\alpha_2=0.5$.

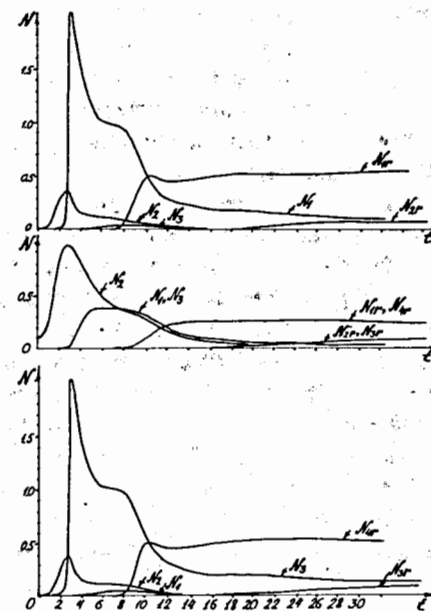


Рис.5. Изменение плотностей различных рас потребителя N_1 во времени в пространственном ареале при $\mu=0.001$, $r=0.0001$, $d=0.1$. На верхнем рисунке область ареала с воспроизводством ресурса $\alpha_1=1.0$, $\alpha_2=0.01$, на среднем - $\alpha_1=0.5$, $\alpha_2=0.5$, на нижнем $\alpha_1=0.01$, $\alpha_2=1.0$.

организации в центральном участке ареала. За счет усвоения ресурса с течением времени происходит увеличение численности потребителя. Вследствие мутаций ($p=0.001$) размывается расовый спектр потребителя - со временем накапливаются расы, специализированные по различным типам ресурсов. Довольно быстро количество потребителя возрастает настолько, что особи вступают в конкурентные отношения за источники питания. Наступает кризис, который приводит к выравниванию распределения потребителя по расам с распределением по типам ресурсов в каждом секторе пространственного ареала. При этом на периферийных участках потребитель представлен в основном специализированными по соответствующим ресурсам расами. В результате рекомбинаций ($r=0.0001$), в которые вступают эти специализированные расы, образуются "гибриды", обладающие повышенным экологическим потенциалом. Сначала зарождение рекомбинантных рас происходит в периферийных участках, затем, во многом благодаря диффузии ($d=0.1$), и в центральном участке. Эти рекомбинантные расы начинают конкурировать за ресурсы с начальными, что приводит к вытеснению гибридами родительских форм, причем некоторое количество особей начальных рас сохраняется в периферийных участках.

Обсуждение

В результате математического моделирования событий, составляющих эволюционный цикл, к которым мы отнесли усвоение трофических ресурсов, внутривидовую конкуренцию за ресурсы, межрасовые мутационные переходы, комбинативную рекомбинацию и диффузионные переходы между пространственными секторами, получили переход к устойчивому состоянию для особей нового, более сложного уровня организации, и тем самым завершение эволюционного витка. Период эволюционного цикла с момента установления равновесного положения для начальных рас делится на время накопления гибридов в центральном участке и время, в течение которого рекомбинантные расы вытесняют начальные вследствие конкуренции за пищевые ресурсы. При рассмотрении дальнейшего развития системы следует допустить рекомбинационные процессы, уже

у этих "гибридных" форм, что приведет к зарождению еще более высокоорганизованных потребителей и т.д. - получим переходы к следующим эволюционным виткам.

Мы получили, что популяция потребителя терпит кризис, однако он не приводит к полному уничтожению популяции, а к стабилизации численности на некотором уровне. Кризис здесь не означает полное истощение ресурса, а лишь истощение приращения ресурсов. Однако мы принимали приращение ресурса постоянным во времени, если же рассматривать скорость приращения ресурса α не постоянной, а временами спадающей почти до нуля, как это предполагалось в модели, получим, вероятно, и спадение до нуля численности потребителя.

При наших предположениях центральный сектор содержит специализированные расы, поэтому для образования рекомбинантных рас, которые могут зародиться лишь из особей специализированных рас начального уровня организации, не обязательна дифференциация видового ареала на секторы: можно получить рекомбинантные расы, наблюдая локально развивающийся вид потребителя. Однако время, необходимое для достижения устойчивого стационарного состояния, в таком случае велико.

Более реалистичная система должна описывать хотя бы более тонкое деление на расы ($\Delta\beta=0.1$) и на пространственные сектора ($\Delta\alpha=0.1$) - тогда, учитывая предположение модели, что рекомбинировать могут только особи полностью специализированных рас, а они будут находиться в основном в периферийных секторах ареала, получим, по крайней мере, чрезвычайно медленное зарождение и вступление в конкуренцию рекомбинантных рас в центре ареала, и фактически рекомбинантные варианты будут зарождаться в граничных областях и постепенно проникать в центральные сектора. С ростом d приток большого числа особей специализированных рас из граничных участков может резко ускорить процесс образования рекомбинантных рас в центре ареала (и тем самым переход к новому эволюционному витку).

В процессе проведенного математического моделирования не рассматривалось также понижение экологического потенциала в

результате мутационного перехода, а также в результате рекомбинаций. Возможно, следует рассмотреть более подробно процесс мутационного перехода: сначала в состояние с несколько пониженным (на $\Delta\beta$) суммарным экологическим потенциалом, а затем в состояние с восстановленным потенциалом, но уже с другим трофическим спектром. А переход на более высокий трофический уровень, который обуславливается объединением развитых по отдельности специализированных систем генов, следует соотносить на первом этапе с понижением исходного уровня при потенциально допустимом постепенном превышении его.

Заключение

В результате параметрического анализа системы дифференциальных уравнений, описывающих развитие популяции потребителя двух уровней биологической организации в неоднородном пространственном ареале, получено единственное устойчивое стационарное состояние системы, причем рост вероятности мутационных переходов p приводит к увеличению доли неспециализированных рас, а с ростом вероятности диффузии d возрастает доля специализированных рас в центральном участке.

Изменение вероятности рекомбинации r не влияет на положение устойчивой стационарной точки в фазовом пространстве. Одно предположение о возможности рекомбинирования как образования рас потребителя с большим экологическим потенциалом $\Pi_1 = \sum s_i^{\beta} s_i$ приводит к описываемому эволюционному витку, т.е. смене популяции потребителя начального уровня организации популяцией рекомбинантных особей.

При малых p и d в конечном состоянии в периферийных участках ареала наряду с рекомбинантными присутствуют и расы начального уровня организации, специализированные по соответствующему типу ресурса. С ростом p и d их плотности постепенно падают до нуля. Можно говорить, что начальные расы способны выдержать конкуренцию за пищевой ресурс с особями нового уровня организации в периферийных областях ареала, характеризующемся неоднородным воспроизводством ресурса.

При анализе поведения системы во времени получили, что при постоянном коэффициенте воспроизводства ресурса ($\alpha = \text{const}$) численность популяции в процессе кризиса уменьшается не до нулевых значений, а стабилизируется на некотором равновесном уровне. Тогда образующиеся рекомбинантные расы вынуждены вступать в конкуренцию с начальными расами, сменяя равновесное состояние для начальных рас в экологической нише на равновесное состояние рекомбинантных рас. В дальнейшем можно попытаться рассмотреть периодически меняющееся воспроизводство ресурса ($\alpha \neq \text{const}$) как причину кризиса потребителя и проследить развитие популяции потребителя во времени в этом случае.

В заключение автор выражает благодарность В. И. Корогодину за постоянный интерес к работе и В. В. Суходольцу за ценные замечания.

Литература

1. Дж. М. Смит. Модели в экологии. М., Мир, 1983.
2. Дж. Марри. Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии. Лекции о моделях. М., Мир, 1983.
3. Т. Б. Перцова, В. В. Суходолец. Математическое моделирование эволюционных циклов: формулирование базовой модели. Сообщение ОИЯИ. P19-90-94, Дубна, 1990 г.
4. В. В. Суходолец. Природа и механизм биологического прогресса. Генетика, 1982, т. 18, №4, с. 517-528.
5. В. В. Суходолец. Биологическая эволюционная аксиома. Генетика, 1984, т. 20, №10, с. 1573-1583.
6. В. В. Суходолец. К вопросу о роли естественного отбора в эволюции. Генетика, 1986, т. 22, №2, с. 181.
7. Г. Николис, И. Пригожин. Самоорганизация в неравновесных системах. М., Наука, 1979.
8. А. А. Андронов, А. А. Витт, С. Э. Хайкин. Теория колебаний. 2 изд. М., Физматгиз, 1959.
9. А. М. Жаботинский. Концентрационные автоколебания. М., Наука, 1974.
10. А. А. Самарский. Введение в численные методы. М. Наука, 1982.
11. Н. Косак. Differential and Difference Equations through Computer Experiments (Springer-Verlag, N.Y., Berlin, Heidelberg Tokyo) 1986.

Рукопись поступила в издательский отдел

11 марта 1990 года.