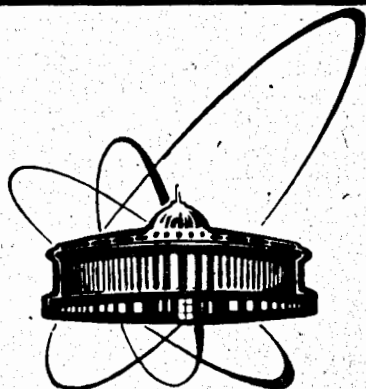


90-94



сообщения
объединенного
института
ядерных
исследований
дубна

П 279

P19-90-94

Т.Б.Перцова, В.В.Суходолец*

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ
ЭВОЛЮЦИОННЫХ ЦИКЛОВ:
ФОРМУЛИРОВАНИЕ БАЗОВОЙ МОДЕЛИ

*ВНИИ Генетики, Москва

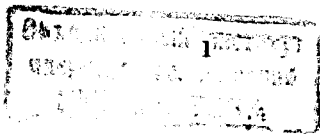
1990

1. Введение

Существуют различные подходы к объяснению природы биологического эволюционного прогресса (см., например, обзор /1/). Более того, в последние годы даже получил распространение взгляд, согласно которому биологический прогресс как явление вообще не подлежит объективной оценке /2/. Однако несомненно то, что процесс эволюции характеризуется постепенным усложнением биологической организации, хотя определение сложности биологической организации представляет серьезную самостоятельную проблему /3/.

В модели эволюционных циклов /4-8/, из которой мы исходим в данной работе, рассматривается тот модус биологического прогресса, который характеризуется усложнением биологической организации, ведущим к расширению экологической ниши вида. При этом важно учитывать, что под экологической нишей подразумевается доступный пищевой ресурс вида, либо какие-то особые, свойственные данному виду пути к использованию имеющегося пищевого ресурса. Соответственно, в нашей модели, описывающей свойства и динамику видов в соответствии с их трофическими характеристиками, под экологическим потенциалом вида будем понимать его способность к захвату и утилизации разнообразных пищевых источников, что определяет способность вида к существованию в разнообразных условиях внешней среды.

Суть модели эволюционных циклов может быть кратко изложена следующим образом. Процветающий вид, увеличивая свою численность со временем, в некоторый момент превышает потенциально допустимую емкость своей экологической ниши, так что начинает испытывать недостаток в ресурсах, что приводит к кризисной ситуации. Если распределение пищевого ресурса по пространству неоднородно, то в соответствии с доступным типом ресурса в периферийных областях видового ареала образуются популяции специализированных вариантов данного вида, которые оказываются более приспособленными к среде обитания, чем исходный неспециализированный вариант. Распространяясь по ареалу к его центру, по-разному специализированные популяции вступают во взаимодействие друг с другом, в результате чего образуется гибридная популяция, приобретающая расширенный экологический потенциал. Объединение экологического потенциала



специализированных родительских рас в гибридном организме может быть следствием объединения генов, претерпевших дивергенцию, путем неравного кроссинговера. В образовавшейся гибридной популяции постепенно, в результате стабилизирующего отбора, устраняются неблагоприятные последствия отдаленной гибридизации (депрессия аутбридинга) - эта популяция становится доминирующей, а вид в целом переходит к повторению описанных выше событий, составляющих эволюционный цикл.

Таким образом, микроэволюционные события, составляющие эволюционный цикл, включают в себя постепенное повышение плодовитости и жизнеспособности, т.е. приспособленности в общем смысле, исходной (гибридной) формы вида и затем образование специализированных рас с измененным экологическим потенциалом. Эти события завершаются появлением перспективной гибридной формы, инициирующей очередной эволюционный цикл, что потенциально имеет уже макроэволюционное значение, поскольку гибридная форма может получить принципиально новые черты организации (см. рис. 1).

Представленная таким образом картина развития кажется логически завершенной и внутренне непротиворечивой, однако до сих пор модель строилась на логических и семантических конструкциях.

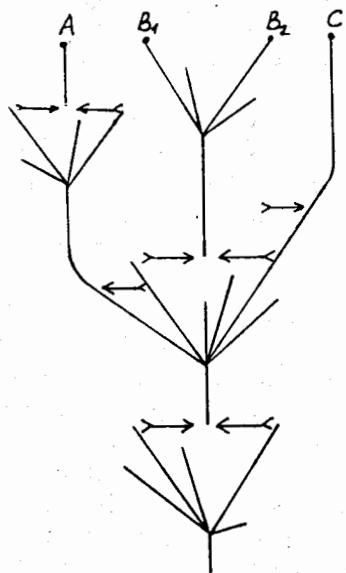


рис 1. Дивергенция и образование гибридных форм в ходе эволюционного цикла.

Между тем поведение биологических популяций является традиционной областью приложения математических моделей /9-10/. Так, в настоящее время существует множество математических моделей в эволюционной экологии, слабо коррелирующих друг с другом (см., например, /11/). В настоящей работе делается попытка применить математические методы к сформулированной в работах /4-8/ концептуальной схеме биологического развития. Разработана простейшая базовая модель, которая способна описывать суть явления и основные качественные закономерности, вытекающие из представления об эволюционных циклах. В модели в качестве объекта рассматривается популяция потребителей N , особи которой характеризуются их способностью к утилизации ресурса S . Здесь не конкретизируется возможная генетическая природа объектов. Взаимодействие особей ограничивается трофическими отношениями. Существенным в модели является способность потребителей рекомбинировать, образуя особи усложненной организации. Будем рассматривать ситуации, когда рекомбинации приводят к повышению экологического потенциала по сравнению с прежними формами, причем это повышение суммарного экологического потенциала не означает повышения приспособленности особей.

Развитие популяции потребителя будет определяться действием таких механизмов микроэволюции, как рост численности популяции, конкуренция внутри популяции за имеющиеся пищевые ресурсы, мутационные переходы и рекомбинации, приводящие к объединению трофических способностей особей потребителя.

II. Основные механизмы микроэволюции в модели эволюционных циклов

II-A. Описание

Пусть некий вид N развивается в пространственном ареале, характеризующемся наличием ресурса S . В качестве переменных возьмем плотность потребителя в момент времени t в точке x , а также плотность пищи от времени в каждой точке рассматриваемого ареала. Исследуемая экологическая ниша содержит s типов ресурса с плотностями $S_s(t, x)$ соответственно. Вид потребителя насчитывает I вариантов (которые будут в дальнейшем именоваться расами), отличающихся по своему отношению к пищевым ресурсам, $N_i(x, t)$ - плотность i -того варианта в момент времени t в точке x . Будем рассматривать только внутривидовое взаимодействие потребителя - в отсутствие других видов,

конкурирующих за данные ресурсы, в отсутствие хищников, надстроенных над видом N в экологической пирамиде. Исходя из определения экологического потенциала как способности организмов существовать в определенной области условий среды, будем характеризовать вид его способностью утилизировать ресурсы. Свойства каждой расы потребителя будут определяться ее "трофическим спектром" - набором коэффициентов β_{si} , описывающих способность i -той расы утилизировать s ресурс.

Рассмотрим, какие расы N_i могут существовать в данной экологической нише. Логичным кажется введение дискретности по трофическим коэффициентам. Пусть $1/k$ - их минимальное возможное изменение, одинаковое для всех видов ресурса. Каждый из β_{si} может принимать $(k+1)$ возможных значений: $0, 1/k, 2/k, \dots, 1$. В качестве суммарного экологического потенциала как способности к утилизации ресурса будем рассматривать для каждой расы величину $\Pi_i = \sum_s \beta_{si}$, которая и определяет способность вида к существованию в разнообразных условиях внешней среды. Для s типов ресурсов и единицы изменения трофического коэффициента $\Delta\beta = 1/k$ при условии, что на данном этапе эволюционного развития способность потребителя к утилизации ресурса ограничена и нормирована на единицу ($\sum_s \beta_{si} = 1$), можно вычислить число вариантов вида потребителя. Это будет число сочетаний с повторениями из s по $k+1$: $C_{s, повт}^k = \frac{(k+s-1)!}{k! (s-1)!}$. Некоторые примеры трофических спектров для различных s приведены на рис.3.

На начальном этапе эволюционного развития в экологической нише присутствуют особи потребителя первого уровня организации, обладающие суммарным экологическим потенциалом $\Pi_i = 1$. Предполагается, что в процессе развития системы экологический потенциал может возрастать в результате рекомбинаций.

Перейдем теперь к описанию механизмов микроэволюции, лежащих в основе модели эволюционных циклов. В процессе микроэволюции изменение плотности ресурса S_s определяется ростом ресурса и поеданием его потребителями. На изменение N_i влияют:

1. усвоение ресурса,
2. внутривидовая конкуренция между различными расами и самоограничение внутри отдельной расы,
3. мутирование, понимаемое как случайные переходы между расами,
4. диффузия, т.е. случайное распространение особей потребителя по пространственному ареалу,
5. комбинативная рекомбинация, понимаемая как суперпозиция трофических спектров в результате неравного кроссинговера при взаимодействии особей потребителя.

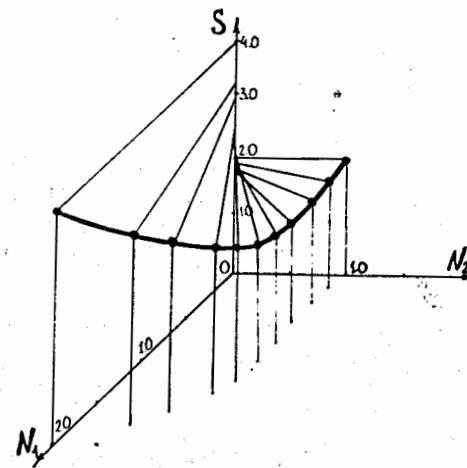


рис 2. Зависимость положения устойчивого стационарного состояния в фазовом пространстве от отношения трофических коэффициентов :

$\alpha = 2.0, \beta_1 = 1.0,$

№ ! 1 ! 2 ! 3 ! 4 ! 5 ! 6 ! 7 ! 8 ! 9 ! 10 ! 11

 $\beta_2 ! 0.5 ! 0.55 ! 0.6 ! 0.7 ! 0.8 ! 1.0 ! 1.2 ! 1.5 ! 1.7 ! 1.9 ! 2.0$

Точки нумеруются слева направо. В случае $\beta_2/\beta_1 = 1/2$ устойчивое стационарное состояние лежит в плоскости $N_2 = 0$, с увеличением β_2 конечное состояние характеризуется наличием как первой, так и второй расы (с $N_1 = N_2$ при $\beta_1 = \beta_2$), при дальнейшем увеличении β_2 до значения $\beta_2 > 2\beta_1$ стационарное состояние попадает на плоскость $N_1 = 0$.

Рассмотрим теперь подробнее каждый из этих механизмов. Начиная с простейших ситуаций, будем постепенно усложнять задачу, доводя ее до базовой модели.

II-B. Изменение плотности ресурса: рост, поедание. Усвоение

Пусть каждый ресурс характеризуется его константой воспроизводства α_s . Так как для расы потребителя N_i определены его трофические коэффициенты β_{si} , уравнения для изменения количества ресурса во времени можно записать:

$$S_s = \alpha_s S_s - S_s \sum_i \beta_{si} N_i. \quad (1)$$

Первый член описывает рост ресурса, второй - поедание его потребителем. Описываемая ситуация является, естественно, приближенной. Она не включает, например, обратной связи между

ресурсом и потребителем (увеличение скорости роста ресурса при больших значениях N , связанное с использованием ресурсом отходов жизнедеятельности потребителя), не включен также "кооперативный эффект" функционирования потребителя (способность особей потребителя объединяться в целях увеличить утилизацию ресурса), а также другие нелинейные факторы, действующие в реальном мире. Уже элементарное линейное уравнение (1) способно в первом приближении описывать существо дела, поэтому следует остановиться на нем без дальнейшего усложнения модели, которое может лишь запутать и без того непростую общую картину.

Опишем теперь закономерности, определяющие изменение $N_i(t)$.

Если поедание s -того ресурса определяется выражением $S_s \sum_i \beta_{si} N_i$, то усвоение ресурсов i -той расой следует выразить в виде $N_i \sum_s k_{si} \beta_{si} S_s$, (2) где k_{si} - коэффициент усвоения, который имеет размерность N/S и определяет КПД перехода биомассы ресурса в биомассу потребителя. Примем для простоты, что $k_{si} = 1$ для всех s и i .

II-C. Конкуренция

Следующим фактором является конкуренция особей потребителя за пищевые ресурсы. Обозначим член, определяющий конкуренцию, через $f_i^{конк} * N_i$. В пространстве режимов, определяемом потреблением пищевых ресурсов, конкуренция будет определяться соотношением коэффициентов воспроизводства ресурса и трофических спектров потребителя. Наличие расы, утилизирующей определенный ресурс, ограничивает численность другой расы, потребляющей тот же ресурс. Коэффициенты конкуренции зависят от всех α_s, β_i и только от них. Выбираем конкуренцию в виде $(dN/dt)_{конк} = cN^2/k$, где c - скорость роста, $k = \lim_{N \rightarrow \infty} N(t)$ согласно [9]. В нашем случае $c = \beta$, $\lim_{N \rightarrow \infty} N(t) = \alpha/\beta$ и конкуренция выражается в виде $\beta^2 N^3/\alpha$ или $f_i^{конк} \cong \beta^2 N^2/\alpha$. Конкретное выражение можно получить из следующих соображений. Конкуренция за различные ресурсы происходит независимо: $f_i^{конк} \cong \sum_s (\beta^2 N^2/\alpha_s)$. При учете взаимодействия i расы со всеми другими, нужно рассматривать все возможные пары рас (i,m) : $\sum_s (\sum_m \beta_{si} \beta_{sm} N_i N_m / \alpha_s)$ и учесть самоограничение (i,i) в виде $\sum_s (\beta_{si} \beta_{si} N_i^2 / \alpha_s)$. Окончательно получаем член, определяющий конкуренцию для i расы в виде:

$$N_i \sum_s \left(\sum_m \frac{\beta_{si} \beta_{sm}}{\alpha_s} N_i N_m + \frac{\beta_{si}^2}{\alpha_s} N_i^2 \right) \quad (3)$$

Моделирование поведения системы, включающей 1 тип ресурса и 1 вариант потребителя, определяемой выражениями (1-3) дало следующие результаты: единственное стационарное состояние системы

характеризуется плотностью ресурса $s = 2 \frac{\alpha}{\beta}$ и плотностью потребителя $N = \frac{\alpha}{\beta}$ и является устойчивым узлом. В каждом случае положение равновесия находили как решения системы уравнений $ds/dt=0, dN/dt=0$. Полученные состояния исследовали на устойчивость, определяя корни характеристического уравнения. Для системы, включающей 1 тип ресурса и 2 варианта потребителя, описываемой уравнениями

$$\begin{aligned} \dot{s} &= \alpha s - s(\beta_1 N_1 + \beta_2 N_2), \\ \dot{N}_1 &= \beta_1 s N_1 - \frac{N_1}{\alpha} (2\beta_1^2 N_1^2 + \beta_1 \beta_2 N_1 N_2 + \beta_2^2 N_2^2), \\ \dot{N}_2 &= \beta_2 s N_2 - \frac{N_2}{\alpha} (2\beta_2^2 N_2^2 + \beta_1 \beta_2 N_1 N_2 + \beta_1^2 N_1^2), \end{aligned} \quad (4)$$

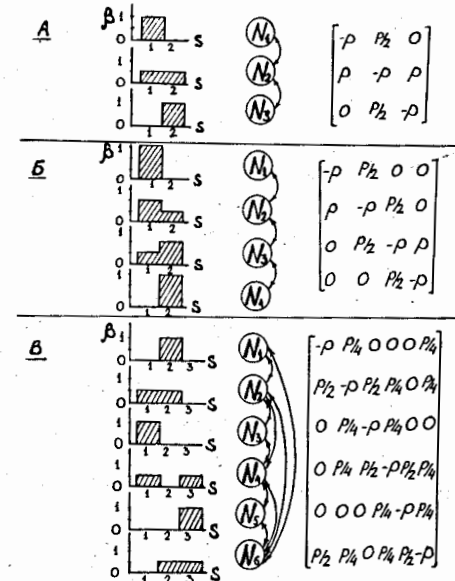


рис 3. Совокупность трофических спектров различных рас потребителя. Заштрихованными фигурами изображены трофические коэффициенты для рас потребителя N_i , указанных в центре рисунка. А. два типа ресурса - $s=2$, единица изменения трофических коэффициентов $\Delta\beta=1/2$. Б. $s=2, \Delta\beta=1/3$. В. $s=3, \Delta\beta=1/2$. Справа приведены таблицы вероятностей межрасовых мутационных переходов. Возможные переходы изображены стрелками.

можно выделить следующие особенности поведения: стационарное состояние устойчиво и определяется отношением β_1/β_2 . При $\beta_1=\beta_2$: $S=\frac{2\alpha}{\beta_1+\beta_2}$, $N_1=N_2=\frac{\alpha}{\beta_1+\beta_2}$ - одинаковая плотность первой и второй расы, при увеличении β_2 над β_1 происходит смещение состояния равновесия в сторону увеличения N_2 над N_1 и при $\frac{\beta_2}{\beta_1} = 2$ устойчивым становится состояние $S=\frac{2\alpha}{\beta_2}$, $N_1=0$, $N_2=\frac{\alpha}{\beta_2}$ - в результате конкуренции за пищевой ресурс вариант, имеющий значительное утилизационное преимущество, полностью подавляет менее приспособленный (рис.2).

II-D. Межрасовые мутационные переходы

Для изучения поведения более сложной системы необходимо включить в рассмотрение следующий фактор - мутации. Будем понимать мутации как случайный процесс изменения генетического материала, в результате которого могут меняться трофические спектры. Для таких мутационных переходов следует принять, что возможно приращение определенной компоненты трофического спектра, при одновременном сокращении прочих трофических коэффициентов. Вероятно, мутационный переход является двуступенчатым: на первом этапе происходит сокращение суммарного экологического потенциала при небольшом увеличении одного из трофических коэффициентов, тогда как на втором этапе происходит восстановление суммарного экологического потенциала в основном за счет дальнейшего усиления определенной зоны трофического спектра. Однако в нашей модели мы будем учитывать только результат такого мутационного перехода, т.е. мы будем рассматривать мутации как переход между близкими расами, где близкими будем называть такие расы N_i и N_j , все трофические коэффициенты которых, кроме двух, совпадают, а

$$\beta_{s_1, i} = \beta_{s_1, j} + \Delta\beta; \beta_{s_2, i} = \beta_{s_2, j} - \Delta\beta.$$

Пусть вероятность мутирования мала ($p \ll 1$) и переход к любой из рас, близких данной, равновероятен. Исходя из этого определения, можно написать матрицы мутирования для различных s и $\Delta\beta$ (см. рис. 2.) и таким путем проследить распределение вида по расам, определяемое только мутациями. На рис. 4 показаны распределения для $s=2, I=3$; $s=3, I=6$; $s=2, I=11$. Видно, что для любого начального состояния расового спектра конечное состояние характеризуется, во-первых, равным поеданием различных типов ресурсов $\sum_i \beta_{s_1, i} = \sum_i \beta_{s_2, i}$ и, во-вторых, неспециализированные

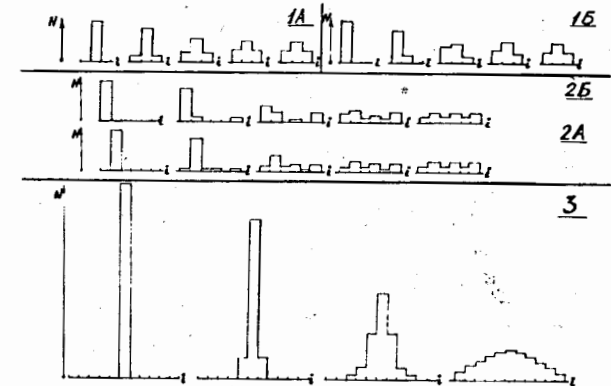


рис 4. Влияние мутаций на распределение вида потребителя по расам. Вычисления были проведены в случае вероятности мутирования $p=0.2$.

1. $s=2, \Delta\beta=1/2$. 2. $s=3, \Delta\beta=1/2$.

В начальный момент вид представлен а) неспециализированной, б) специализированной расой. Индексация рас совпадает с обозначениями рис 3. Последовательно изображены распределения при $T=0, 1, 5, 10, 30$.

3. $s=2, \Delta\beta=1/10$. На гистограмме слева направо отложены плотности рас N_i с трофическими коэффициентами $\beta_{1i} = 1.0 - (i-1) \cdot 0.1$, $\beta_{2i} = (i-1) \cdot 0.1$ в моменты времени $T=0, 1, 5, 40$.

расы имеют преимущество над специализированными в условиях неограниченного количества ресурса.

Рассмотрим теперь влияние конкуренции и мутаций на развитие популяции потребителя N . Минимальная модель содержит тогда 2 типа ресурса S_1 и S_2 с коэффициентами воспроизводства α_1 и α_2 соответственно и 3 расы потребителя: N_1 - специализированную по первому типу ресурса ($\beta_{1,1}=1, \beta_{2,1}=0$), N_2 - неспециализированную ($\beta_{1,2}=0.5, \beta_{2,2}=0.5$) и N_3 - специализированную по второму типу ресурса ($\beta_{1,3}=0, \beta_{2,3}=1$). Система уравнений принимает вид

$$\begin{aligned} \dot{S}_1 &= \alpha_1 S_1 - S_1 (\beta_{1,1} N_1 + \beta_{1,2} N_2 + \beta_{1,3} N_3), \\ \dot{S}_2 &= \alpha_2 S_2 - S_2 (\beta_{2,1} N_1 + \beta_{2,2} N_2 + \beta_{2,3} N_3), \\ \dot{N}_1 &= N_1 (\beta_{1,1} S_1 + \beta_{2,1} S_2) - \frac{N_1}{\alpha_1} (\beta_{1,1}^2 N_1^2 + L_1) - \frac{N_1}{\alpha_2} L_2 - p N_1 + 0.5 p N_2, \\ \dot{N}_2 &= N_2 (\beta_{1,2} S_1 + \beta_{2,2} S_2) - \frac{N_2}{\alpha_1} (\beta_{1,2}^2 N_2^2 + L_1) - \frac{N_2}{\alpha_2} (\beta_{2,2}^2 N_2^2 + L_2) + \\ &\quad + p N_1 - p N_2 + p N_3, \end{aligned} \quad (5)$$

$$\dot{N}_3 = N_3 (\beta_{1,3} S_1 + \beta_{2,3} S_2) - \frac{N_3}{\alpha_1} L_1 - \frac{N_3}{\alpha_2} (\beta_{2,3} N_3^2 + L_2) + 0.5 p N_2 - p N_3,$$

$$\text{где } L_k = \sum_{\substack{i,j=1 \\ i < j}}^3 \beta_{ki} \beta_{kj} N_i N_j, \quad k=1,2.$$

Поиск решений и определение их характера проводится согласно /12/. Полученная система позволяет найти решения аналитически, но поиск траекторий осуществляется уже с применением вычислительной техники.

Исследуя эти уравнения в случае отсутствия мутаций ($p=0$) получаем несколько стационарных состояний, из которых устойчивым является одно, (имеющее значение при $\alpha_1 = \alpha_2$: $S_1 = S_2 = \alpha - \frac{2(4 + \sqrt{2})}{3 + 2\sqrt{2}}$, $N_1 = N_3 = \alpha - \frac{2}{2 + \sqrt{2}}$, $N_2 = \sqrt{2} N_1 = \alpha - \frac{2}{\sqrt{2} + 1}$ и принимающее более сложный вид при $\alpha_1 \neq \alpha_2$, т.ч. для $\alpha_1 < \alpha_2$: $S_1 < S_2$, $N_1 < N_3$), а также ряд "вырожденных" стационарных состояний (имеющих $S_S = 0$ или $N_1 = 0$):

1. $S_1 = 0$	$S_2 = 0$	$N_1 = 0$	$N_2 = 0$	$N_3 = 0$.
2. $S_1 = 2\alpha_1 + \alpha_2$	$S_2 = \alpha_1 + 2\alpha_2$	$N_1 = \alpha_1$	$N_2 = 0$	$N_3 = \alpha_2$.
3. $S_1 = 0$	$S_2 = 2\alpha_2$	$N_1 = 0$	$N_2 = 0$	$N_3 = \alpha_2$.
4. $S_1 = 2\alpha_1$	$S_2 = 0$	$N_1 = \alpha_1$	$N_2 = 0$	$N_3 = 0$.

5. $S_1 = 0$	$S_2 = -\frac{4(\alpha_1 + \alpha_2)}{\alpha_1} \alpha_2$	$N_1 = 0$	$N_2 = 2\alpha_2$	$N_3 = 0$.
--------------	---	-----------	-------------------	-------------

6. $S_1 = -\frac{4(\alpha_1 + \alpha_2)}{\alpha_1} \alpha_1$	$S_2 = 0$	$N_1 = 0$	$N_2 = 2\alpha_1$	$N_3 = 0$.
--	-----------	-----------	-------------------	-------------

Система стремится к одному из этих состояний, если в начальный момент времени соответствующее S_S или N_1 было равно нулю.

Если мутации происходят (p - мало, не равно нулю), положение стационарных состояний слегка сдвигается, а характер их устойчивости не меняется (вследствие малости p).

В этом случае из любого начального положения система стремится в свое единственное стационарное состояние, удовлетворяющее при $\alpha_1 = \alpha_2$ соотношению $N_1 = N_3 = \sqrt{2} N_2$ и при $\alpha_1 < \alpha_2$ * $\frac{5 + \sqrt{13}}{3(1 + \sqrt{13})}$ соотношению $N_1 < N_2 < N_3$, т.е. при большем воспроизводстве какого-то ресурса преимущество имеет специализированная по нему раса потребителя. Некоторые примеры динамического поведения системы, содержащей 2 типа ресурса и 3 расы потребителя, приведены на рис 5: а) случай равных констант воспроизводства ресурса: в начальный момент времени вид представлен небольшим количеством особей неспециализированной расы, ее численность быстро увеличивается в условиях избытка пищи, далее наступает

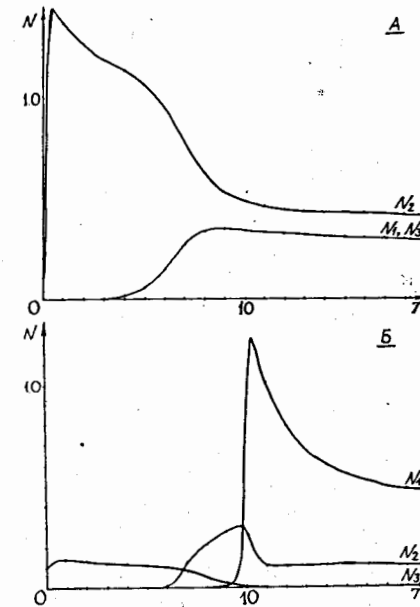


рис 5. Изменение плотности потребителя от времени для различных трофических условий. Система включает 2 типа ресурса и 3 варианта потребителя: N_1 - специализированный по первому типу ресурса, N_2 - неспециализированный, N_3 - специализированный по второму типу ресурса (см. рис 3).

А. Показаны плотности различных рас потребителя в случае одинакового воспроизводства ресурсов ($\alpha_1 = \alpha_2 = 0.5$) с достаточным количеством ресурсов в начальный момент времени ($S_1 = S_2 = 4.0$). При $t=0$ потребитель представлен неспециализированной расой ($N_1 = 0.0$, $N_2 = 0.1$, $N_3 = 0.0$)

Б. Случай неравного воспроизводства ресурсов ($\alpha_1 = 0.5 \gg \alpha_2 = 0.01$). В начальный момент времени потребитель представлен специализированной по второму ресурсу расой ($N_1 = 0.0$, $N_2 = 0.0$, $N_3 = 0.1$) в условиях достаточного количества второго ресурса ($S_1 = 0.1$, $S_2 = 4.0$). С течением времени система приходит в устойчивое стационарное состояние, соответствующее спектру воспроизводства ресурсов.

кризис, вследствие которого численность падает до определенной величины. Из-за мутаций возникают специализированные расы, некоторое время нужно для накопления мутантных вариантов, и, после небольшого пика, численность специализированных рас также

стабилизируется на уровне $1/\sqrt{2}$ численности неспециализированной расы - в условиях равного воспроизводства ресурса некоторое преимущество имеет неспециализированная раса потребителя. В соответствии с /13/, определяющим приспособленность как относительную эффективность размножения, т.е. для данной расы отношение величины среднего числа потомков, приходящегося на одну особь этой расы, к величине, максимальной из подобных для различных рас, можно рассчитать приспособленность, исходя из системы (5) и выражения $N_i(t+\Delta t)/N_i(t)$ для среднего числа потомков на одну особь i расы. Получим для исходной неспециализированной расы непрерывное возрастание приспособленности (относительно специализированных рас) от начального значения около 0.1 до 1.0 в конечном устойчивом состоянии. На рис. 5б изображено поведение системы в специальном случае $\alpha_1 \gg \alpha_2$. В начальный момент времени $S_2 \gg S_1$, вид потребителя представлен специализированной по второму ресурсу расой. Скорости воспроизводства ресурса таковы, что эта раса находится в условиях кризиса, ее численность непрерывно уменьшается. Благодаря мутациям зарождается неспециализированная, и из нее специализированная по первому ресурсу расы, которым более соответствует данная среда обитания. Конечное состояние $N_1 \gg N_2 \gg N_3$ отражает разницу в скоростях воспроизводства ресурсов. Итак, благодаря конкуренции расовая пропорция вида потребителя приходит в соответствие трофическим возможностям среды ($N_1:N_2:N_3$ от 0:0:0.1 к 0.46:0.09:0.0). Приспособленность здесь изменяется несколько более сложным образом.

II-Е. Диффузия

Под диффузией понимается распространение потребителя в смежные области пространственного ареала. Если $\frac{dN}{dt} = F(N, S, \alpha, \beta, \rho)$ есть уравнение локального развития вида, то диффузия дает добавочный член вида $D \cdot \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}$. Коэффициент диффузии D принимается постоянным и одинаковым для всех рас. Это также упрощенная ситуация, определяющая "случайное блуждание" особей потребителя. Она не включает в себя, например, возможность обучения для перемещения по ареалу в направлении увеличения концентрации пищи, сезонных миграционных процессов и прочее. В качестве пространственного ареала можно выбрать одномерный ареал дискретной структуры, тогда диффузия в точке "с" описывается разностным выражением: $D \cdot N^{c-1} - 2 \cdot D \cdot N^c + D \cdot N^{c+1}$, где символами сверху обозначены: (с-1) левый участок по отношению к рассматриваемому, а (с+1) - правый.

Под рекомбинацией будем понимать взаимодействие особей потребителя, приводящее к образованию новой расы, т.е. в результате рекомбинации и только ее изменяется суммарный экологический потенциал, так что для особи рекомбинантной расы: $\sum \beta_{sr} = 1 + \Delta\beta$, а ее трофический спектр определяется конкретными трофическими спектрами взаимодействующих особей.

Под комбинативной рекомбинацией или гибридизацией подразумевается объединение в одном организме генетических детерминант, определяющих в отдельности достаточно развитые способности к потреблению того или иного ресурса у специализированных рас. Другими словами, предполагается, что феномен комбинативной рекомбинации (гибридизации) возможен лишь при достаточно глубокой дивергенции исходных форм, причем объединение генов, претерпевших дивергенцию, осуществляется путем неравного кроссинговера /5, 6/.

Рекомбинирование, имеющее следствием увеличение экологического потенциала, является вероятностным процессом (вероятность, что произойдет рекомбинация в этом смысле - $r \ll 1$). В случае нескольких типов ресурса способностью рекомбинировать обладают особи рас, специализированных по различным ресурсам. При этом предполагается, что из взаимодействия особи, имеющей максимальную способность усваивать i ресурс, и особи, имеющей максимальную способность усваивать j ресурс, возникает особь с максимальным трофическим коэффициентом по одному из ресурсов и ненулевым, равным $\Delta\beta$, коэффициентом по другому ресурсу. В случае $s=2$, $\Delta\beta = \frac{1}{2}$, ($\sum \beta_{sr} = \frac{3}{2}$) число рекомбинанционных рас будет равно 4: ($N_{1r}:\beta_{1,1}=3/2, \beta_{2,1}=0; N_{2r}:\beta_{1,2}=1, \beta_{2,2}=1/2; N_{3r}:\beta_{1,3}=1/2, \beta_{2,3}=1; N_{4r}:\beta_{1,4}=0, \beta_{2,4}=3/2$), а их образование задается выражениями:

$$\begin{aligned} N_{2r} &= 0.5rN_1N_3 \\ N_{3r} &= 0.5rN_1N_3 \end{aligned} \quad (6)$$

Рассмотрим в качестве иллюстрации, к чему приводит возможность образования рекомбинантной расы в максимально упрощенной ситуации, т.е. для системы, содержащей один тип ресурса s и один вариант потребителя n с трофическим коэффициентом $\beta=1$. Рекомбинантная раса будет иметь трофический коэффициент $\beta_r = 2\beta$, и поведение системы определяется уравнениями

$$\begin{aligned} S &= \alpha S - \beta S(N + 2N_r), \\ \dot{N} &= \beta SN - \frac{N}{\alpha} (2\beta^2 N^2 + 2\beta^2 NN_r + 4\beta^2 N_r^2), \\ \dot{N}_r &= rN^2 + 2\beta SN_r - \frac{N_r}{\alpha} (\beta^2 N^2 + 2\beta^2 NN_r + 8\beta^2 N_r^2). \end{aligned} \quad (7)$$

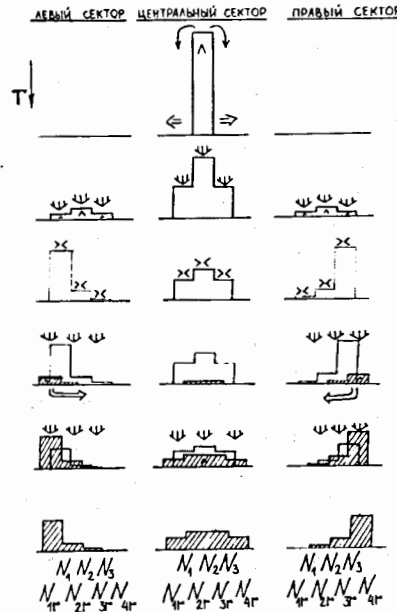


рис 6. Развитие вида потребителя в пространственно неоднородном ареале: в левом секторе $\alpha_1 \gg \alpha_2$, в центре $\alpha_1 = \alpha_2$, в правом секторе $\alpha_1 \ll \alpha_2$.

Показаны плотности различных рас потребителя начального уровня организации (незаштриховано) и рекомбинантных рас (заштриховано). Индексация рас совпадает с обозначениями рис 3. Стрелками схематически отмечено влияние различных механизмов микроэволюции: > рост, -> мутации, => диффузия, => конкуренция, >> рекомбинация.

Если в начальный момент рекомбинантная раса отсутствует и $r=0$, то система приходит в состояние $s = \frac{2\alpha}{\beta}$, $N = \frac{\alpha}{\beta}$, $N_r = 0$. Наличие рекомбинаций ($r \neq 0$) приводит к тому, что зародившаяся рекомбинантная раса полностью подавляет первую: в стационарном состоянии $s = \frac{\alpha}{\beta}$, $N = 0$, $N_r = \frac{2\alpha}{\beta}$. Произошло усложнение биологической организации вида потребителя, появилась рекомбинантная раса с удвоенным трофическим коэффициентом, которая оказалась лучше приспособленной к данной среде обитания, чем начальная раса. В отсутствие рекомбинантной расы состояние $s = \frac{2\alpha}{\beta}$, $N = \frac{\alpha}{\beta}$ было устойчивым, с ее появлением оно становится неустойчивым, и система стремится к новому стационарному состоянию $s = \frac{\alpha}{\beta}$, $N_r = \frac{2\alpha}{\beta}$, $N = 0$. На нашем простейшем примере оказалось возможным промоделировать некий аспект эволюционного

процесса, который описывается в /14/ как бесконечная смена одних устойчивых состояний другими через неустойчивости. Однако, в новом состоянии количество ресурса и количество потребителей вдвое меньше, чем в исходном состоянии - если бы процесс эволюции заключался лишь в увеличении имеющихся трофических коэффициентов, то имело бы место стремление s и N к нулю. Следовательно, необходимо осваивать новые типы ресурса, за что в данной модели ответственны мутации.

III. Схема развития популяции

Исходя из описанных выше механизмов микроэволюции представим теперь базовую модель развития вида потребителя N в течение большого промежутка времени.

Итак, в экологической нише присутствуют 2 типа ресурса S_1 и S_2 . Потребитель представлен в начальный момент особями первого уровня ($P_1=1$): $N_1(\beta_{1,1}=1, \beta_{2,1}=0)$, $N_2(\beta_{1,2}=0.5, \beta_{2,2}=0.5)$, $N_3(\beta_{1,3}=0, \beta_{2,3}=1)$, которые обладают способностью рекомбинировать, что приводит к появлению рас нового уровня ($P_1=1.5$): $N_4(\beta_{1,4}=1.5, \beta_{2,4}=0)$, $N_5(\beta_{1,5}=1, \beta_{2,5}=0.5)$, $N_6(\beta_{1,6}=0.5, \beta_{2,6}=1)$, $N_7(\beta_{1,7}=0, \beta_{2,7}=1.5)$.

Структура ареала линейна и дискретна, участки различаются коэффициентом воспроизводства ресурса: в левом $\alpha_1 \gg \alpha_2$, в центре $\alpha_1 = \alpha_2$, в правом $\alpha_1 \ll \alpha_2$. Изменения численности каждого варианта потребителя и ресурса описываются уравнениями

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

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

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

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

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

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

$$\dot{N}_5^k = 0.5rN_1^k N_3^k + N_5^k S_1^k + 0.5N_5^k S_2^k - \frac{N_5^k}{\alpha_1^k} - (N_5^k N_5^k + L_1^k) -$$

$$- \frac{N_5^k}{\alpha_2^k} - (0.25N_5^k N_5^k + L_2^k) + pN_4^k - pN_5^k + 0.5pN_6^k + D * f(N_6^k),$$

$$\dot{N}_6^k = 0.5rN_1^k N_3^k + 0.5N_6^k S_1^k + N_6^k S_2^k - \frac{N_6^k}{\alpha_1^k} - (0.25N_6^k N_6^k + L_1^k) -$$

$$- \frac{N_6^k}{\alpha_2^k} - (N_6^k N_6^k + L_2^k) + 0.5pN_5^k - pN_6^k + pN_7^k + D * f(N_6^k),$$

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

$$+ D * f(N_7^k),$$

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

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

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

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

Здесь p - вероятность мутирования, D - коэффициент диффузии, r - вероятность рекомбинирования, k - номер участка ареала.

Смысл всех членов уравнений был подробно описан выше.

В связи с представленной моделью, содержащей 27 дифференциальных уравнений, решения которой зависят от соотношений коэффициентов $\alpha_s, \beta_{si}, p, r, D$, возникает необходимость провести ее параметрический анализ. Однако на основании уже исследованных ранее частных случаев можно говорить, что качественное поведение системы будет следующим. В начальный момент в центре ареала с достаточным количеством ресурса находится небольшое количество особей потребителя. С течением времени происходит увеличение численности потребителя за счет усвоения ресурса. Вследствие мутаций расовый спектр потребителя размывается - если в начальный момент вид был представлен неспециализированной расой, со временем накапливаются расы, специализированные по различным типам ресурса. Когда количество потребителя становится достаточно большим, в дело вступает конкуренция, наступает кризис, который приводит к тому, что распределение вида по расам становится полностью соответствующим распределению по типам ресурса в данной точке ареала. Расы, у которых трофический спектр не соответствует

спектру воспроизводства ресурса, существуют постольку, поскольку существуют мутации. Роль мутаций заключается в образовании запаса возможных вариантов потребителя, так чтобы пространственное или временное изменение спектра воспроизводства ресурса не привело бы к полному исчезновению вида - всегда будут существовать, пусть и в небольших количествах, варианты потребителя, соответствующие любому из ненулевых распределений ресурса. А роль конкуренции заключается в выявлении расы, наиболее приспособленной к данной среде обитания.

В рассматриваемом пространственном ареале диффузия направлена на начальном этапе к границам ареала. Так как распределение ресурсов неоднородно по пространству, то на границе ареала закрепятся расы, специализирующиеся на соответствующем типе ресурса. В результате рекомбинации образуются расы нового уровня организации, которые начинают конкурировать за ресурс с начальным неспециализированным вариантом. Так как суммарная способность к усвоению ресурса рекомбинантного варианта превышает способность начального варианта, то в результате конкуренции начальные расы исчезнут (возможно, сохраняясь в незначительных количествах), а хозяевами ареала станут рекомбинантные расы.

Установление равновесного состояния рекомбинантных рас завершает эволюционный цикл.

IV. Заключение

Итак, сформулирована математическая модель эволюционных циклов, которая описывает развитие популяции потребителя в условиях конкретной экологической ниши, определяемое усвоением пищевых ресурсов, конкуренцией, мутационными переходами и рекомбинацией. Распределение популяции по пространственному ареалу определяется диффузией. Мутации могут приводить к распространению трофических способностей на новые типы ресурса. Конкуренция означает сравнительную оценку рас потребителя применительно к данной экологической нише. А рекомбинации приводят к увеличению утилизационных способностей, т.е. к образованию новой расы с более сложной биологической организацией, которая далее в результате конкуренции за пищевые ресурсы вытесняет менее сложно организованные расы потребителя. В результате рекомбинации и только ее увеличивается суммарный экологический потенциал вида.

В модели предполагается, что в ходе органической эволюции образуются все более сложно устроенные организмы, и описывается развитие такого рода системы во времени и в пространстве ареала.

Остаются неизученными различные варианты поведения системы в зависимости от параметров, определяющих вероятность мутационных переходов, рекомбинаций, диффузии. В частности, требует детального изучения вопрос о роли диффузии в образовании специализированных рас потребителя, т.е. необходимости изоляции, при которой особи потребителя способны пересекать границы секторов пространственного ареала только в определенные моменты, например во время максимальной заселенности. Этот и другие варианты динамического поведения системы, определяемой описанной выше базовой моделью эволюционных циклов, требует дальнейшего исследования.

В заключение авторы хотели бы выразить искреннюю благодарность В. И. Корогодину за интерес к работе и ценные замечания.

ЛИТЕРАТУРА

1. Яблоков А.В. О разных формах прогрессивного развития в органической природе. В сб. Проблемы эволюции. Под ред. Н.Н. Воронцова. Новосибирск: Наука, 1968, стр. 98-115.
2. Ajala F.J. The concept of biological progress. Studies in the philosophy of biology. Reduction and related problems. Eds. F.J. Ajala, Th. Dobzhansky. Berkely and Los Angeles: University of California Press, 1974, p. 339-355.
3. Smith T.F., Morovith H.J. Between history and physics. J. Mol. Evol., 1982, v.18, p.265.
4. Суходолец В.В. Природа и механизм биологического эволюционного прогресса. Генетика, 1982, т.18, №4, с. 517-528.
5. Суходолец В.В. Биологическая эволюционная аксиома. Генетика, 1984, т.20, №10, с.1573-1583.
6. Суходолец В.В. Природа генетических рекомбинаций. Генетика, 1985, т.21, №11, с.1765.
7. Суходолец В.В. К вопросу о роли естественного отбора в эволюции. Генетика, 1986, т. 22, №2, с.181.
8. Суходолец В.В. Функция кроссинговера. Генетика, 1986, т.22, №11, с.255.

9. Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. Москва: Наука, 1978, 352 стр.
10. Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С. Математическая биофизика. Москва: Наука, 1984, 304 стр.
11. Мейнард-Смит Дж. Модели в экологии. Москва: Мир, 1978, 184 стр.
12. Жаботинский А.М. Концентрационные автоколебания. Москва: Наука, 1974.
13. Аяла Ф. Введение в популяционную и эволюционную экологию. Москва: Мир, 1984, с.81-86.
14. Свирижев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. Москва: Наука, 1987, с.9.