

Переход от локальной би- и квадростабильности к пространственно-временной неоднородности

Фрисман Е.Я.¹, Кулаков М.П.¹

¹*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН*

frisman@mail.ru, k_matvey@mail.ru

Бистабильность, как фундаментальное свойство нелинейных систем, обнаруживается во множестве прикладных и теоретических исследованиях биологических систем (популяциях, сообществах). В простейшем случае бистабильность проявляется в сосуществовании диаметрально противоположных устойчивых состояний равновесия системы. Например, при одних начальных условиях система вырождается, при других – устойчиво развивается. Если при этом биологическая система структурирована, например, представлена двумя миграционно связанными субпопуляциями, то бистабильность указывает на возможность вырождения одной из них, либо на их совместное сосуществование при разных начальных условиях. Промежуточные состояния, при которых на разных территориях отмечаются существенные различия не связанные с вырождением одной из субпопуляций (дивергенция), появляются при появлении нескольких дополнительных состояний равновесия, минимум два из которых устойчивы. В этом случае биологическая система окажется квадростабильной. Можно утверждать, что наличие би- и квадростабильности необходимо для формирования пространственно-временной неоднородности. Появление двух или более альтернативных устойчивых состояний во множестве случаев идет по схожим сценариям, связанными со свойствами рассматриваемого биологического объекта (нелинейной динамической системы). В настоящей работе проведен обзор хорошо известных динамических математических моделей, для которых характерен данный сценарий и именно такой способ формирования пространственно-временной неоднородности.

Ключевые слова: популяция, генетическая дивергенция, динамика, бистабильность, бифуркации.

Transition from local bi- and quad-stability to space-time inhomogeneity

Frisman E. Ya.¹, Kulakov M. P.¹

¹*Institute for Complex Analysis of Regional Problems FEB RAS*

Bistability is a fundamental phenomenon of nonlinear systems. It is found in many applied and theoretical studies of biological systems (populations, communities and etc.). In the simplest case, bistability manifests itself in the coexistence of opposite stable equilibrium of the system. For example, under some initial conditions, the system degenerates, while under others, it stable develops. If, for example, a biological system is represented by two subpopulations coupled by migration, then bistability indicates the possibility of degeneration of only one subpopulation, or their coexistence with equal sizes under different initial conditions. Intermediate states with significant differences (divergence) not related to the degeneration of subpopulations appear when several additional equilibrium are born, at least two of which are stable. In this case, the biological system will be quad-stable. It can be argued that bi- and quad-stability is necessary for the formation of space-time inhomogeneity. The emergence of two or more alternative stable states in many cases follows similar scenarios related to the properties of the biological object (nonlinear dynamic system). In this paper, we review well-known dynamic mathematical models with this scenario and this way of forming spatial inhomogeneity.

Key words: population, genetic divergence, dynamics, bistability, bifurcations.

1. Введение

Существует значительный пласт интересных динамических математических моделей, рассматриваемых в теоретической популяционной биологии, для которых оказывается характерно проявление бистабильности: существование двух альтернативных устойчивых предельных режимов (в частности равновесных состояний) выбор между которыми определяется значением начальных условий [1–9]. Наличие бистабильности в простых моделях может привести к появлению квадростабильности, например, при усложнении моделей добавлением определенной внутренней структуры (генетической, возрастной или пространственной) [1, 10, 11]. Это обнаруживается в разных моделях, и весьма разных содержательных задачах и, как правило, приводит к весьма интересным, часто контринтуитивным выводам. Обзору таких ситуаций посвящена данная работа.

2. Бистабильность к квадростабильность в популяционных моделях

2.1. Модель микроэволюции

Модель эволюции системы двух панмиктических менделевских однолокусных диалельных популяций, связанные миграционными потоками и находящимися под действием естественного отбора, направленного против гетерозигот, имеет вид [1]:

$$\begin{cases} \dot{q}_1 = sq_1(1-q_1)(1-2q_1) + m\frac{1-p}{p}(q_2-q_1), \\ \dot{q}_2 = sq_2(1-q_2)(1-2q_2) + m\frac{p}{1-p}(q_1-q_2), \\ \dot{p} = 2sp(1-p)(q_1-q_2)(1-q_1-q_2) + m(1-2p), \end{cases} \quad (1)$$

где q_1 и q_2 – концентрация (частота) аллеля A в первой и второй популяции, соответственно ($0 \leq q_1 \leq 1$, $0 \leq q_2 \leq 1$), $p = N_1/(N_1 + N_2)$ – вес первой популяции ($0 < p < 1$), N_1 и N_2 – численности популяций, s – коэффициент отбора гетерозигот, m – коэффициент миграции.

Если обе популяции в асимптотическом случае оказываются равными по численностям, то $p = 1/2$. В этом случае система (1) имеет вид:

$$\begin{cases} \dot{q}_1 = sq_1(1-q_1)(1-2q_1) + m(q_2-q_1), \\ \dot{q}_2 = sq_2(1-q_2)(1-2q_2) + m(q_1-q_2). \end{cases} \quad (2)$$

Аналогичную (2) систему уравнений (с точностью до обозначений) предложил и подробно исследовал А.Д. Базыкин (1972, 1973) при анализе условий возникновения и сохранения первичной генетической дивергенции [12, 13].

В модели (2) переход от бистабильности к квадростабильности происходит следующим образом. При достаточно больших значениях коэффициента миграции ($m > -s/4$) система бистабильна: есть два устойчивых мономорфных

состояния с нулевой концентрацией либо аллеля A , либо аллеля a во всей системе и центральной седловой точкой с равными концентрациями обоих аллелей (рис. 1, область 3).

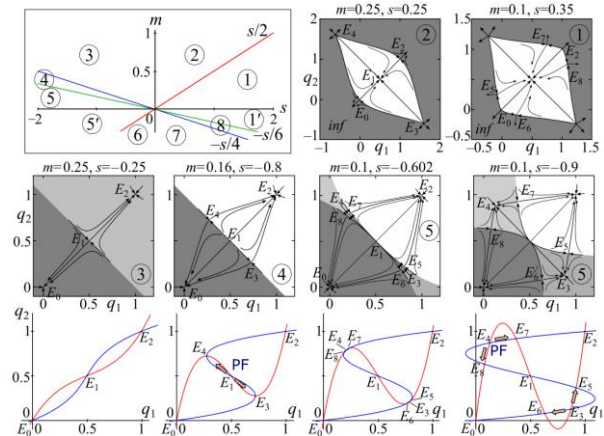


Рис. 1 – Параметрические и фазовые портреты, совмещенные с бассейнами притяжения, а также нульклины системы (2), демонстрирующие сценарий образования точек E_3 - E_8 , ответственных за би- и квадростабильность.

При уменьшении коэффициента миграции сначала от центральной неустойчивой точки отщепляется пара **неустойчивых** седловых точек (рис. 1, область 4), а затем от каждой седловой точки E_3 и E_4 отщепляется по паре седел $E_{5,6}$ и $E_{7,8}$, а полиморфные точки E_3 и E_4 приобретают устойчивость (превращаются в устойчивые узлы). В результате при $m < -s/6$ динамика системы (2) оказывается **квадростабильной**, т.е. в зависимости от начальных условий величины q_1 и q_2 с течением временем (при достаточно большом t) стремятся к четырем принципиально разным значениям: либо мономорфным состояниям с нулевой концентрацией аллеля A или a , либо к полиморфным с неравными концентрациями – с преобладанием того или иного аллеля (рис. 1, область 5).

В случае, когда система состоит из разновеликих (не равных по численности) популяций система (1) имеет вид [1, 2, 9]:

$$\begin{cases} \dot{q}_1 = sq_1(1-q_1)(1-2q_1) + m\frac{1-p}{p}(q_2-q_1), \\ \dot{q}_2 = sq_2(1-q_2)(1-2q_2) + m\frac{p}{1-p}(q_1-q_2), \end{cases} \quad (3)$$

где $p = const$ – параметр. В модели (3) сценарий перехода от бистабильности к квадростабильности несколько отличается. Здесь при уменьшении коэффициента миграций пары точек $E_{5,6}$ и $E_{7,8}$ не отщепляются от неустойчивых седловых точек E_3 и E_4 , а «рождаются» в результате седло-узловой бифуркации, при этом одна точка каждой пары оказывается седлом, а вторая устойчивым узлом.

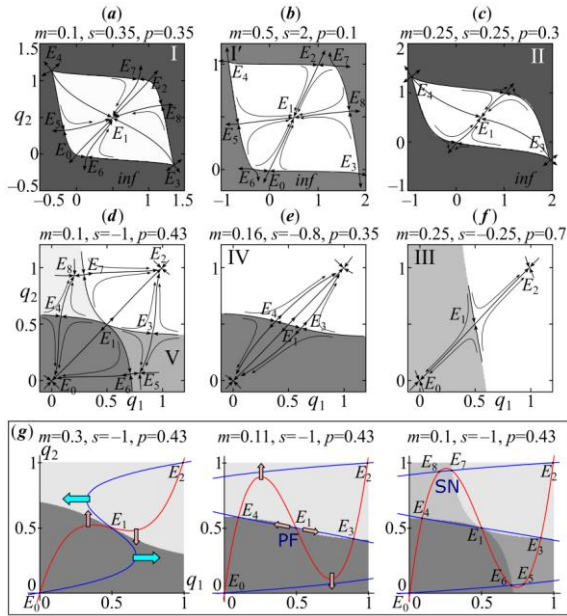


Рис. 2. (a-f) Фазовые портреты режимов динамики системы (3), а также нульклина и бассейны притяжения. (g) Механизм рождения стационарных точек E_4 и E_3 вследствие бифуркации вил (PF), а также точек E_5 - E_8 вследствие седло-узловой бифуркации (SN).

Характер устойчивости седловых точек E_3 и E_4 мономорфных узлов не меняется и система (6) также оказывается квадратростабильной (рис. 2, область V).

2.2. Модель Базыкина

Модели динамики численности двух миграционно связанных популяций, каждая из которых описывается уравнением Базыкина, в безразмерном виде имеет вид [14]:

$$\begin{cases} \frac{dy_1}{dt} = \frac{sy_1(y_1 - h)(1 - y_1)}{r + y_1} + m(y_2 - y_1), \\ \frac{dy_2}{dt} = \frac{sy_2(y_2 - h)(1 - y_2)}{r + y_2} + m(y_1 - y_2). \end{cases} \quad (4)$$

Сценарий перехода от бистабильности к квадратростабильности в модели (4) оказывается аналогичен сценарию для системы (3). Небольшое различие связано только с изменением симметрии структуры бассейнов притяжений для разных устойчивых состояний (рис. 3).

2.3. Система двух популяций, связанных миграцией

Динамика системы двух миграционно связанных популяций с непересекающимися поколениями может быть описана моделью [11]:

$$\begin{cases} x_{n+1} = (1 - m) \cdot ax_n e^{-x_n} + m \cdot ay_n e^{-y_n}, \\ y_{n+1} = (1 - m) \cdot ay_n e^{-y_n} + m \cdot ax_n e^{-x_n}, \end{cases} \quad (5)$$

x и y – численности популяций в $n + 1$ -й сезон, a – репродуктивный потенциал, m – доли мигрантов.

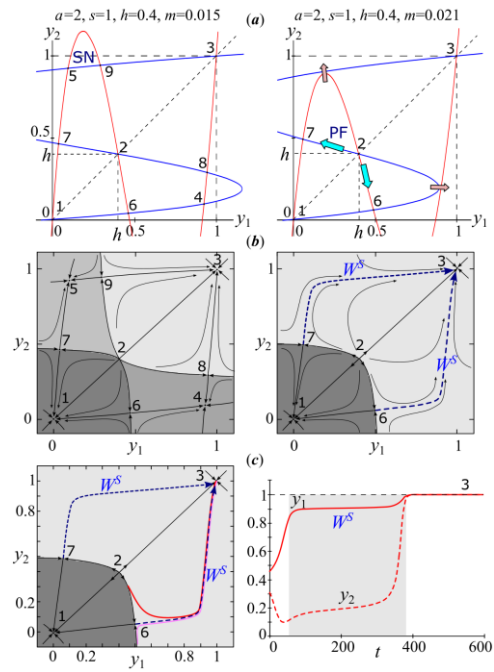


Рис. 3. (a) Нульклина системы (4); (b) фазовые портреты при малых коэффициентах миграции; (c) пример траекторий, содержащих продолжительные во времени участки динамики с существенными различиями численностей на разных участках, как часть переходного процесса.

В модели (5) переход от фазовой бистабильности к квадратростабильности в системе динамики двух популяций связан с появлением асинхронных 2-циклов. Интересно, что сценарий этого перехода фактически аналогичен сценарию возникновения квадратростабильности частот аллелей в системе двух популяций при пониженной приспособленности гетерозигот. Действительно при достаточно высоком коэффициенте миграций в результате первой бифуркации, (переход через $h = 2$), ненулевая неподвижная точка $\bar{x} = \bar{y} = \ln(a) = h$ системы (5) теряет устойчивость, и появляются элементы устойчивых синфазных 2-циклов (рис. 3.a). При уменьшении коэффициента связи m , по мере того как параметры попадают в область $h > 2(1 - m)/(1 - 2m)$, от неустойчивой точки $\bar{x} = \bar{y} = \ln(a) = h$ «отщепляется» еще пара решений, соответствующая элементам неустойчивого противофазного цикла длины два – 2_1 -цикла (рис. 4.б).

При дальнейшем уменьшении параметра m , от каждого элемента этого 2_1 -цикла отщепляется еще пара решений, соответствующих элементам неустойчивых несинфазных 2-циклам с частичной противофазной синхронизацией (без захвата амплитуды), а сам 2_1 -цикл становится устойчивым (рис. 4.в-г). Таким образом, при достаточно малых m , в зависимости от начальных данных (бассейна притяжения), траектория системы (5) стремиться к одному из четырех возможных устойчивых состояний. Либо к одному из двух устойчивых синфазных (совпадающих по фазам и амплитудам для каждой популяции, но различающимся между

собой по фазам) 2-циклам, либо к одному из двух устойчивых противофазных (совпадающим по амплитуде, но различающихся по фазам, как между популяциями, так и между собой) 2₁-циклам.

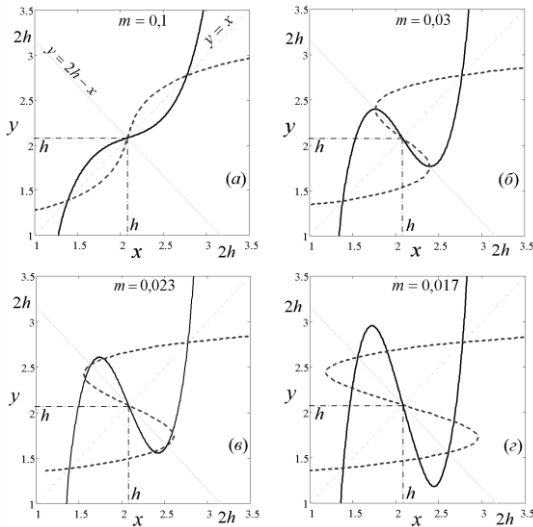


Рис. 4. Эволюция ненулевых решений (5) при уменьшении коэффициента связи m и $a=8$. Точки пересечения кривых – элементы 2-цикла.

Возможно, такой сценарий перехода к квадроустойчивости связан с «равновеликостью» популяций.

2.3. Уравнение Рикера с периодическим мальтузианским параметром

В случае циклического воздействия на численность популяции с непересекающимися поколениями, изменяющее значение ее репродуктивного потенциала, уравнение динамики численности имеет вид [15, 16]:

$$x_{n+1} = x_n \cdot (\alpha + (-1)^n \cdot \rho) \cdot \exp(-x_n), \quad (6)$$

α и ρ – среднее значение и амплитуда колебаний мальтузианского параметра.

Рост среднего значения α модели (6) приводит к переходу от фазовой бистабильности 2-цикла к квадроустойчивости, и также связан с появлением противофазных 2-циклов. Однако сценарий этого перехода больше напоминает сценарий возникновения квадроустойчивости в модели динамики численности двух миграционно связанных популяций, каждая из которых описывается уравнением Базыкина (модель (4)). Действительно здесь при росте параметра α элементы асинхронных циклов не отщепляются от неустойчивой равновесной точки, а рождаются в результате касательной бифуркации. При этом рождается как элементы устойчивых, так и неустойчивых асинхронных циклов, а устойчивых синхронного цикла не меняется.

2.4. Циклы в популяциях с двумя стадиями развития

Фазовая бистабильность модели Рикера в области 2-цикла естественным образом переходит в фазовую квадроустойчивость моделей двухвозрастных популяций, которая имеет вид [10]:

$$\begin{cases} x_{n+1} = r y_n \exp(-\rho x_n - y_n), \\ y_{n+1} = b x_n + c y_n, \end{cases} \quad (7)$$

где параметр $\rho = \alpha/\beta$ характеризует относительный вклад младшей возрастной группы в лимитирование воспроизводства.

Главная особенность режимов динамики системы (7) в области, соответствующей 2-циклу модели Рикера, это появление при слабых связях между смежными поколениями (малых ρ и c) сильного резонанса 1:4 (языка Арнольда), который в простейшем случае соответствует существованию устойчивой периодической точки периода 4. Фактически, при нулевой выживаемости старшей возрастной группы и отсутствии влияния младшего возраста на рождаемость (или старшего на выживаемость молодежи) мы имеем ситуацию, когда в одной локальности одновременно присутствуют две несвязанные субпопуляции. Действительно, текущая численность младшего возраста определяется только численностью старшего возраста предыдущего поколения и будет влиять только на численность старшего возраста в следующем сезон размножения. Текущая численность старшего возраста, в свою очередь, определяется только численностью младшего возраста предыдущего сезона размножения и будет влиять только на численность младшего возраста в следующем поколении. Наличие фазовой бистабильности 2-циклов каждой из субпопуляций естественным образом приводит к фазовой квадроустойчивости всей системы.

Если в рассматриваемые модели двухвозрастной популяции добавить моногенное диаллельное генетическое разнообразие по репродуктивному потенциалу, то появляется весьма впечатляющая картина суперпозиции рассматриваемых моделей. При слабых связях между смежными поколениями (малых ρ и c) и относительно небольшой приспособленности гомозигот (обеспечивающей наличие устойчивого равновесного состояния мономорфной популяции) и при пониженной приспособленности гетерозигот наряду с устойчивостью двух мономорфных состояний, несколько неожиданно обнаруживается еще один – третий устойчивый динамический режим. Этот режим и заключается в циклических колебаниях генетической структуры, при которых в четные годы (т.е. в одной из субпопуляций) преобладает один из аллелей, а в нечетные годы (т.е. во второй из субпопуляций) другой. Наличие такого режима означает возможность устойчивой первичной генетической дивергенции (дифференциации)

особей разных субпопуляций, или другими словами, особей относящихся к разным поколениям.

3. Заключение

Приведенный обзор весьма различающихся популяционных исследований позволяет заключить, что наличие бистабильности в простых локальных моделях может привести к появлению квадростабильности, например, при усложнении моделей и рассмотрении популяционных процессов в пространстве. Другими словами: пространственно-временная неоднородность часто оказывается следствием локальной бистабильности. Это обнаруживается в разных моделях и весьма разных содержательных задачах, но происходит по удивительно схожим эволюционным сценариям, приводя, как правило, к весьма интересным, часто контринтуитивным, выводам.

4. Благодарности

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

4. Список литературы

1. Фрисман Е.Я., Кулаков М.П. О генетической дивергенции в системе двух смежных популяций, обитающих на однородном ареале. *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*. 2021. Т. 29. № 5. С. 706–726. doi: [10.18500/0869-6632-2021-29-5-706-726](https://doi.org/10.18500/0869-6632-2021-29-5-706-726)
2. Altrock P.M., Traulsen A., Reeves R.G., Reed F.A. Using underdominance to bi-stably transform local populations. *Journal of Theoretical Biology*. 2010. V. 267. No. 1. P. 62–75. doi: [10.1016/j.jtbi.2010.08.004](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2010.08.004)
3. Bürger R. A survey of migration-selection models in population genetics. *Discrete & Continuous Dynamical Systems – B*. 2014. V. 19. No. 4. P. 883–959. doi: [10.3934/dcdsb.2014.19.883](https://doi.org/10.3934/dcdsb.2014.19.883)
4. Goldbeter A. Dissipative structures in biological systems: bistability, oscillations, spatial patterns and waves. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*. 2018. V. 376. No. 2124. P. 20170376. doi: [10.1098/rsta.2017.0376](https://doi.org/10.1098/rsta.2017.0376)
5. Láruson Á.J., Reed F.A. Stability of underdominant genetic polymorphisms in population networks. *Journal of Theoretical Biology*. 2016. V. 390. P. 156–163. doi: [10.1016/j.jtbi.2015.11.023](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.11.023)
6. Lin G., Ji J., Wang L., Yu J. Multitype bistability and long transients in a delayed spruce budworm population model. *Journal of Differential Equations*. 2021. V. 283. P. 263–289. doi: [10.1016/j.jde.2021.02.034](https://doi.org/10.1016/j.jde.2021.02.034)
7. Nagylaki T., Lou Y. In: *Tutorials in Mathematical Biosciences IV. Lecture Notes in Mathematics*. Ed. Friedman A. Vol. 1922. Berlin, Heidelberg: Springer, 2008. doi: [10.1007/978-3-540-74331-6_4](https://doi.org/10.1007/978-3-540-74331-6_4)
8. Sadhu S., Thakur S.C. Uncertainty and predictability in population dynamics of a bitrophic ecological model: Mixed-mode oscillations, bistability and sensitivity to parameters. *Ecological Complexity*. 2017. V. 32. P. 196–208. doi: [10.1016/j.ecocom.2016.08.007](https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2016.08.007)
9. Yeaman S., Otto S.P. Establishment and maintenance of adaptive genetic divergence under migration, selection, and drift. *Evolution*. 2011. V. 65. No. 7. P. 2123–2129. doi: [10.1111/j.1558-5646.2011.01277.x](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01277.x)
10. Neverova G.P., Kulakov M.P., Frisman E.Y. Changes in population dynamics regimes as a result of both multistability and climatic fluctuation. *Nonlinear Dynamics*. 2019. V. 97. No. 1. P. 107–122. doi: [10.1007/s11071-019-04957-z](https://doi.org/10.1007/s11071-019-04957-z)
11. Udvardia F.E., Raju N. Dynamics of Coupled Nonlinear Maps and Its Application to Ecological Modeling. *Applied mathematic and computation*. 1997. V. 82. No. 2–3. P. 137–179. doi: [10.1016/S0096-3003\(96\)00027-6](https://doi.org/10.1016/S0096-3003(96)00027-6)
12. Базыкин А.Д. Модель динамики численности видов и проблема существования близких видов. *Журнал общей биологии*. 1969. Т. 30. № 3. С. 259–264.
13. Базыкин А.Д. Пониженная приспособленность гетерозигот в системе смежных популяций. *Генетика*. 1972. Т. 8. № 11. С. 155–161.
14. Frisman E.Ya. Differences in densities of individuals in population with uniform range. *Ecological Modelling*. 1980. V. 8. P. 345–354. doi: [10.1016/0304-3800\(80\)90046-0](https://doi.org/10.1016/0304-3800(80)90046-0)
15. Шлюфман К.В., Фрисман Е.Я., Неверова Г.П. Динамические режимы модели Рикера с периодически изменяющимся мальтузианским параметром. *Нелинейная динамика*. 2017. Т. 13. № 3. С. 363–380. doi: [10.20537/nd1703005](https://doi.org/10.20537/nd1703005)
16. Sacker R.J. A note on periodic Ricker maps. *Journal of Difference Equations and Applications*. 2007. V. 13. No. 1. P. 89–92. doi: [10.1080/10236190601008752](https://doi.org/10.1080/10236190601008752)