

АНАЛИЗ УСТОЙЧИВОСТИ В МОДЕЛИРОВАНИИ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ

Ковалёв А.И.¹, Пузановский К.В.²

¹ Самарский государственный университет им. академика Королёва
ул. Московское шоссе, 34, г. Самара 443086, РФ; e-mail: anatoiykovalev22041870@gmail.com

² Кубанский государственный университет
ул. Ставропольская, 149, г. Краснодар 350040, РФ; e-mail: puzanovsky.kv@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.07.2023. DOI: 10.29039/rusjbpс.2023.0604

Аннотация. В работе рассматриваются математические модели эволюции новых биологических видов от общего предка, в зависимости от приспособляемости к окружающей среде при наличии того или иного признака в генотипе. Представлены уравнения, описывающие изменение численности особей с доминантным и рецессивным признаком с учётом их плодовитости. Также произведён расчёт времени, за которое популяция вида расходует жизненно необходимые ресурсы окружающей среды. В рамках данной модели исследован темп роста популяции в условиях нехватки пищевого источника. Представлена и описана математическая модель роста численности вида, границы применимости и методы её продолжения с использованием уравнений, описывающих фактор снижения популяции из-за резких изменений в окружающей среде. В статье приведены критерии применимости критических точек одной математической модели как начальные условия для другой. Результаты расчетов, могут быть использованы в рамках популяционной генетики, а также для экологических исследований. На их основе можно выдвигать предположения о возможности дальнейшего эволюционного развития биологического вида.

Ключевые слова: Движущие силы эволюции, математическое моделирование, появление новых видов от общего предка, эффект «Бутылочного горлышка»

На сегодняшний день известно множество проявлений, возникающих в процессе эволюции животного мира: идиоадаптация, ароморфоз, конвергентная эволюция и т.д. Благодаря труду палеонтологов и генетиков науке известны некоторые основы формирования адаптивных органов у животных различных видов [1]. А современные успехи генетики привели к тому, что для многих видов животных стали известны цепочки филогенетических преобразований органов и их функций [12].

Но, в связи с невозможностью реализации некоторых экспериментальных условий (большая продолжительность во времени, точность определения возраста окаменелостей по геохронологической шкале и т.д.), переходные процессы образования новых видов изучены не в полной мере [8,9].

Рассмотрим переходные процессы, на основе их математической модели. Для оптимизации математических расчётов применяется К-стратег с малым количеством или вовсе полным отсутствием естественных врагов (рис. 1).

Пусть α – среднее количество потомков у одной особи, m_1 и m_2 – вероятность дожить до половой зрелости, имеющей доминантный и рецессивный признак соответственно. Для математической модели были выбраны особи с кривой выживаемости 1 (рис. 1). То есть, можно считать, что вероятность для вида дожить до начала репродуктивного возраста примерно равна вероятности дожить и до его окончания.

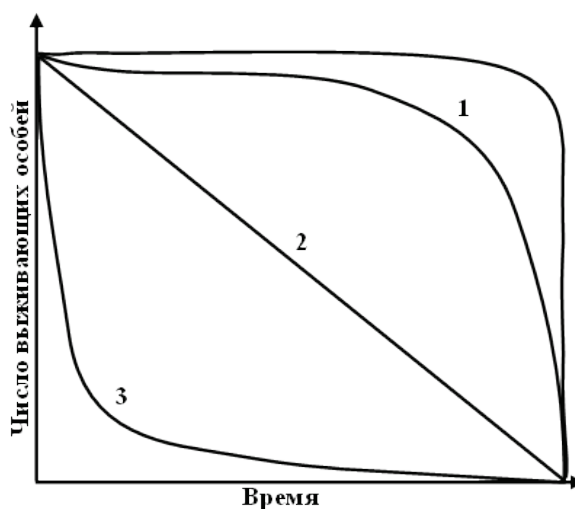


Рисунок 1. Кривые выживания; 1 – Выпуклая кривая смертность в основном происходит по естественным причинам (Человек *Homo Sapiens*), 2 – смертность постоянна на протяжении всей жизни (Гидра *Hydra Vulgaris*), 3 – Смертность высока на ранних стадиях (Устрица *Crassostrea angulata*)

При этом будем считать, что по рассматриваемому гену не наблюдается кодоминирования. В этом случае численность популяции будет выражаться следующей системой уравнений (1).

$$\begin{cases} \frac{dn_1}{dt} = (\alpha m_1 - 1)n_1 \\ \frac{dn_2}{dt} = (\alpha m_2 - 1)n_2 \end{cases} \quad (1)$$

где n_1 и n_2 – численность популяции с доминантным и рецессивным признаком.

Но такая закономерность никак не выражает связь между особями, обладающими разными признаками. Чтобы учесть этот факт, введём в систему уравнений (1) положительные коэффициенты β и λ , показывающие меру взаимодействия между особями с разными признаками.

$$\begin{cases} \frac{dn_1}{dt} = (\alpha m_1 - 1)n_1 + \beta n_2 \\ \frac{dn_2}{dt} = (\alpha m_2 - 1)n_2 - \lambda n_1 \end{cases} \quad (2)$$

А также введем в (2) компонент учёта взаимодействия вида с внешней средой. Для этого используем функцию F , имитирующую внешний источник энергии для вида. Если источник энергии (питания) восполняется с постоянной скоростью, то его можно представить в виде линейной функции. Тогда предположим, что изменение количества особей пропорционально оставшейся энергии [6], и система уравнений в таком случае будет представлена в следующем виде:

$$\begin{cases} F(t) = a + bt - n_1 - n_2 \\ \frac{dn_1}{dt} = (\alpha m_1 - 1)n_1 \cdot F(t) + \beta n_2 \\ \frac{dn_2}{dt} = (\alpha m_2 - 1)n_2 \cdot F(t) - \lambda n_1 \end{cases} \quad (3)$$

Если решение системы уравнений (2) будет представлять собой функции экспоненциального роста, то решение системы (3) будет представлять собой кривые, указанные на рисунке 2.

Для параметров, указанных к рис. 2 время, за которое будут исчерпаны источники энергии приблизительно $\tau = 3,95$. Так как данный параметр будет очень важен при дальнейших расчётах, то далее будем называть его «временем истощения ресурса».

При непосредственном наблюдении и контроле популяции невозможно проверить или вычислить с достаточной точностью параметры β и λ . Поэтому имеет смысл, при этих фиксированных параметрах менять значения $\alpha m_1 - 1$ и $\alpha m_2 - 1$ и получить для них время истощения ресурсов. Изобразим полученные значения на графике (рис. 3).

Для упрощения расчётов было ограничено время истощения ресурсов до величины $t = 25$. Из графика на рисунке 3 видно, что при высоком воспроизведении особей с рецессивным и доминантным признаком ресурсы исчерпываются быстро. При этом если плодовитость особей с доминантным геном очень низка, то при любой (в изображённом диапазоне) репродуктивности особей с рецессивным геном питательные ресурсы не растрачиваются полностью.

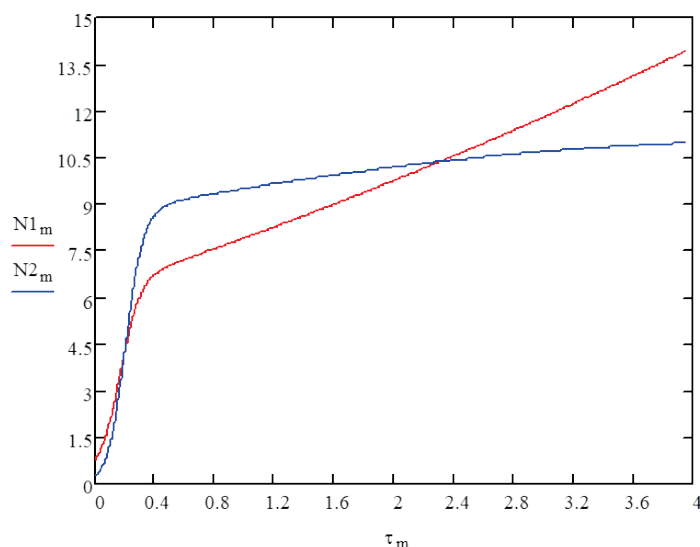


Рисунок 2. Изменение числа особей с доминантным (N_1) и рецессивным (N_2) признаками во времени (условная единица времени – 750 поколений). При $N_1(0) = 0,75$, $N_2(0) = 0,25$, $a = 15$, $b = 10$, $\alpha m_1 - 1 = 3$, $\alpha m_2 - 1 = 5$. $\beta = \lambda = 0,4$

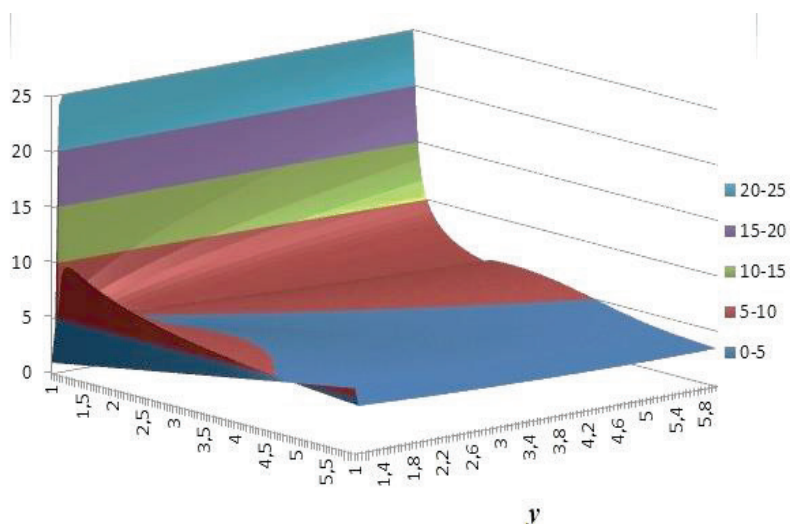


Рисунок 3. График изменения времени истощения ресурса в у.е. (1 у.е. – 750 поколений). Параметры, аналогичные с данными для (рис. 2). Зависимость от величин $(am_1 - 1)$ – неподписанная ось и $(am_2 - 1)$ – ось y

Так как в работе основной акцент делается на переходные процессы, то рассмотрим, что должно будет происходить в промежутке времени, близком к моменту полного истощения питательных ресурсов (рис. 3).

При критической нехватке ресурсов у особей с разными признаками (наличие или отсутствие которого влияет на выживание вида) есть два возможных варианта поведения [1,8]:

1) особи с разными признаками неизбежно начнут конкурировать между собой, что неизбежно по закону Гаузе [3];

2) особи с одним из «удачных» признаком найдут новые источники питания (сменят рацион, найдут другие ореолы обитания).

В любом из представленных вариантов в долгосрочной перспективе продолжение рода либо снизится до нуля, либо произойдет эволюционирование подвидов, приспособленных к изменённым условиям жизни [9].

При эмиграции особей в другую среду обитания, и как следствие потери конкурентов в лице своих сородичей, или имеющих на территории бывшего ареала обитания естественных врагов, популяции будет выгоднее сместиться ближе к r -стратегии, что при разделении вида окажет влияние на их поведенческие паттерны [5,7].

Если же ресурсы заканчиваются, но особи не мигрируют, то численность популяции сокращается или остаётся постоянной [3]. Такое равновесие сложно поддерживать в течение длительного промежутка времени, и любые сдвиги в окружающей среде могут иметь губительные последствия. Тогда при резких изменениях в окружающей среде будет наблюдаться эффект «бутылочного горлышка» [4]. В рамках математической модели (3) этот эффект не учитывается потому, что событие, влияющее на снижение роста популяции должно резко изменить условия обитания [10], а то время, за которое истощаются пищевые ресурсы происходит медленно.

Но в рамках математической модели можно точно выделить момент времени, когда ресурсы будут истощены. Это даёт возможность проанализировать скорость их сокращения и в определённом приближении считать подходящим для последующего наблюдения эффекта «бутылочного горлышка» [11].

Чтобы понять насколько это приближение будет верно, необходимо рассмотреть и проанализировать недостатки построенной математической модели. При $F(t \geq \tau)$ скорость роста функции очень велика, что лишает смысл рассматриваемого процесса. Для того чтобы иметь возможность анализировать точность предсказываемой модели применим для него анализ устойчивости. При изучении динамических систем часто используют показатель Ляпунова. В теории динамических систем он показывает насколько быстро две сколь угодно близкие траектории «удаляются» друг от друга [2]. Для системы (3) показатель Ляпунова примет вид:

$$\mu = \lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{1}{2t} \ln \left(\left(\frac{\partial n_1}{\partial t} \right)^2 + \left(\frac{\partial n_2}{\partial t} \right)^2 \right). \tag{4}$$

Как уже было сказано, для математической модели (3) после времени τ происходит быстрый рост, не соответствующий действительности. И параметр Ляпунова с точки зрения описания биологических процессов теряет свою практическую значимость. Что не даёт никакой информации для изучения роста популяции и поведения видов. В таком случае более информативным параметром будет такое число.

$$\mu = \lim_{t \rightarrow \tau-0} \frac{1}{2t} \ln \left(\left(\frac{\partial n_1}{\partial t} \Big|_{\tau-0} \right)^2 + \left(\frac{\partial n_2}{\partial t} \Big|_{\tau-0} \right)^2 \right). \tag{5}$$

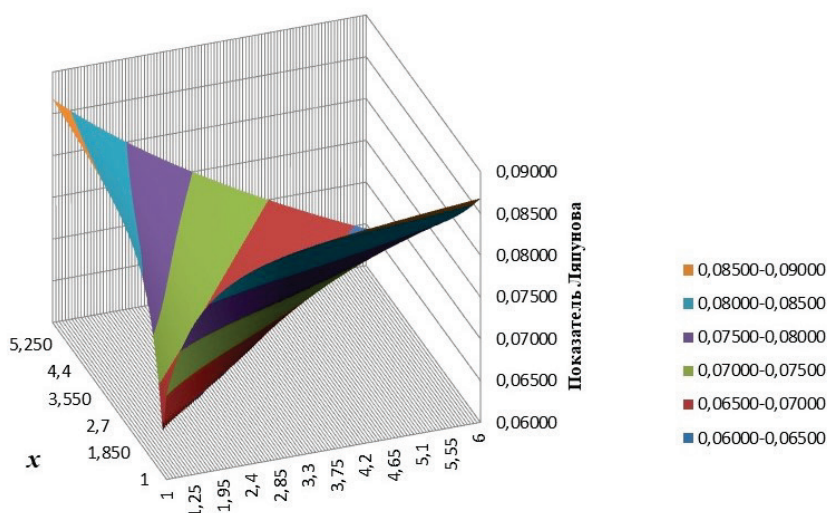


Рисунок 4. Зависимость показателя Ляпунова, рассчитанного по формуле (5) от параметров $(am_1 - 1)$ – ось x и $(am_2 - 1)$ – неподписанная ось

Теперь параметр μ в формуле (5) является показателем экспоненты роста популяции около момента времени истощения ресурса (см. рис.4).

На рисунке 4 очевидна незначительность величины показателя μ , из чего можно сделать вывод о низком росте (на уровне статистической погрешности) популяции на тот момент времени, когда поглощаемые ресурсы заканчиваются, что соответствует действительности [13].

Теперь для математической модели можно увеличить её прогнозируемую точность. Если, например, необходимо исследовать переходные процессы, то в точке $t = \tau$ можно задать начальные условия для дифференциальных уравнений, описывающих переходные процессы [5,13].

В работе неоднократно был приведен такой эффект в эволюции видов, как эффект «бутылочного горлышка». Математическая модель с её описанием будет выглядеть следующим образом:

$$\frac{dn}{dt} = rn \left(1 - \frac{n(t-\tau_0)}{\mathfrak{K}} \right) (Y - n(t - \tau_0)), \quad (6)$$

где n – общая численность особей, r – репродуктивный потенциал, τ_0 – запаздывающая регуляция, Y – порог численности, \mathfrak{K} – параметр экологической ниши [4].

При этом, учитывая граничные условия и определения некоторых параметров из (6), можно заключить, что:

$$\begin{cases} n(0) = n_1(t = \tau) + n_2(t = \tau) \\ r = \frac{am_1 n_1(t = \tau) + am_2 n_2(t = \tau)}{n_1(t = \tau) + n_2(t = \tau)} \\ Y = a + bt \end{cases} \quad (7)$$

Но для вычисления параметров τ_0 и \mathfrak{K} необходимы дополнительные сведения. Формула (6) это лишь одно из множества уравнений, описывающих данный эффект для исследования устойчивости выживания вида. Она интересна тем, что описывает бифуркацию на коротких промежутках времени [4,10,11], что вполне применительно к математической модели (3) соответствия развития нескольких видов из одного общего предка.

Подытоживая представленные выше результаты, можно заключить, что для более детального статистического и математического описания появления новых видов необходимо исследовать бифуркации в уравнениях, описывающих биологические процессы [10,11]. При расхождении теоретической модели с данными наблюдений имеет смысл задать численные параметры у критических значений как начальные условия для более точной математической модели.

Список литературы / References:

1. Любич Ю.И. Основные понятия и теоремы эволюционной генетики свободных популяций. *Успехи математических наук*, 1971, т. 26, № 5(161), с. 51-116 [Lyubich Yu.I. Basic concepts and theorems of evolutionary genetics of free populations. *Successes of Mathematical Sciences*, 1971, vol. 26, no. 5(161), pp. 51-116 (In Russ.)].
2. Atassi A.N., Khalil H.K. A separation principle for the stabilization of a class of nonlinear systems. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 1999, vol. 44, no. 9, pp. 1672-1687.
3. Рассадина Е.В., Антонова Ж.А. *Экология популяций и сообществ*. Учебно-методическое пособие, 2015 [Rassadina E.V., Antonova Zh.A. *Ecology of populations and communities*. Teaching aid, 2015 (In Russ.)].

4. Переварюха А.Ю. Сценарии прохождения состояния «бутылочного горлышка» инвазионным видом в новой модели динамики численности популяции. *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*, 2018, т. 26, № 5, с. 63-80 [Perevaryukha A.Yu. Scenarios for the passage of the “bottleneck” state by an invasive species in a new model of population dynamics. *Izvestiya of higher educational institutions. Applied nonlinear dynamics*, 2018, vol. 26, no. 5, pp. 63-80 (In Russ.)].
5. Переварюха А.Ю. Сценарии осцилляций и гибели в новой непрерывной модели эруптивной фазы инвазии чужеродного вида. *Математическая физика и компьютерное моделирование*, 2019, № 1 [Perevaryukha A.Yu. Scenarios of oscillations and mortality in a new continuous model of the eruptive phase of invasion of an alien species. *Mathematical physics and computer modeling*, 2019, no. 1 (In Russ.)].
6. Трубецков Д.И. Феномен математической модели Лотки-Вольтерры и сходных с ней. *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*, 2011, т. 19, № 2, с. 69-88 [Trubetskov D.I. Phenomenon of the mathematical model of Lotka-Volterra and similar ones. *Izvestia of higher educational institutions. Applied nonlinear dynamics*, 2011, vol. 19, no. 2, pp. 69-88 (In Russ.)].
7. Caplat P., Coutts S., Buckley Y.M. Modeling population dynamics, landscape structure, and management decisions for controlling the spread of invasive plants. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2012, vol. 1249, no. 1, pp. 72-83.
8. Hamilton M.B. *Population genetics*. John Wiley & Sons, 2021.
9. Hartl D.L., Clark A.G., Clark A.G. *Principles of population genetics*. MA: Sinauer associates, 1997, vol. 116, 542 p.
10. Henson S.M. Nonlinear population dynamics: models, experiments and data. *J. theor. Biol.*, 1998, vol. 194, pp. 1-9.
11. Barros L.C., Bassanezi R.C., Tonelli P.A. Fuzzy modelling in population dynamics. *Ecological modelling*, 2000, vol. 128, no. 1, pp. 27-33.
12. Peach M.B., Rouse G.W. Phylogenetic trends in the abundance and distribution of pit organs of elasmobranchs. *Acta Zoologica*, 2004, vol. 85, no. 4, pp. 233-244.
13. Переварюха А.Ю. Моделирование флуктуаций агрессивных чужеродных видов в непрерывных моделях с независимой регуляцией. *Вестник Самарского университета. Естественнонаучная серия*, 2018, № 4 [Perevaryukha A.Yu. Modeling fluctuations of aggressive alien species in continuous models with independent regulation. *Bulletin of Samara University. Natural Science Series*, 2018, no. 4 (In Russ.)].

STABILITY ANALYSIS IN SIMULATION OF EVOLUTIONARY PROCESSES

Kovalev A.I.¹, Puzanovsky K.V.²

¹ Samara State University

Moscovskoje shosse str., 34, Samara, 443086, Russia, e-mail: anatolykovalev22041870@gmail.com

² Kuban State University

Stavropol'skaya str., 149, Krasnodar, 350040, Russia, e-mail puzanovsky.kv@yandex.ru

Received 18.07.2023. DOI: 10.29039/rusjbpс.2023.0604

Abstract. The paper considers mathematical models of the evolution of new biological species from a common ancestor, depending on the adaptability to the environment in the presence of a particular trait in the genotype. Equations describing the change in the number of individuals with dominant and recessive traits, taking into account their fertility, are presented. The calculation of the time for which the population of the species consumes vital environmental resources has also been made. Within the framework of this model, the growth rate of the population in conditions of a shortage of a food source is investigated. A mathematical model of the population growth of the species, the limits of applicability and methods of its continuation using equations describing the factor of population decline due to sudden changes in the environment are presented and described. The article presents criteria for the applicability of critical points of one mathematical model as initial conditions for another. The results of the calculations can be used in the framework of population genetics, as well as for environmental studies. On their basis, it is possible to make assumptions about the possibility of further evolutionary development of a biological species.

Key words: *Driving forces of evolution, mathematical modeling, emergence of new species from a common ancestor, bottleneck effect.*