КЛАССИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ГЕНЕТИКИ КАК НЕЛИНЕЙНЫЕ ДИНАМИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ НА СИМПЛЕКСЕ

Колосова С. Ю.
Ташкентский государственный
транспортный университет, Ташкент, Узбекистан
Научный руководитель: **Эшмаматова Д. Б.**
Ташкентский государственный
транспортный университет, Ташкент, Узбекистан
https://doi.org/10.5281/zenodo.23244812

Аннотация. Классические детерминированные модели отбора по жизнеспособности в одном аутосомном локусе — дискретная модель Фишера–Райта–Холдейна и непрерывное репликаторное уравнение — рассматриваются как динамические системы на стандартном симплексе. Доказана инвариантность симплекса и всех его граней. Получен критерий неподвижных точек с явной формулой для внутренних точек граней и оценкой их числа; указаны условия асимптотической устойчивости и неустойчивости в терминах мультипликаторов и индекса инерции матрицы приспособленностей; дано короткое самодостаточное доказательство того, что средняя приспособленность является строгой функцией Ляпунова. Показано, что оператор отбора — рациональное, а не квадратичное отображение: он совпадает с квадратичным стохастическим оператором (КСО) лишь в тривиальном случае равных приспособленностей. Корректная связь с КСО состоит в том, что операторы вольтерровского типа суть отображения отбора с частотно-зависимой приспособленностью и тождественно единичной средней приспособленностью. Установлено, что при слабом отборе дискретная модель есть явная схема Эйлера репликаторного уравнения, а условия устойчивости обеих моделей совпадают. Для двух аллелей дана полная классификация динамики; для трёх аллелей приведены расчётные фазовые портреты.

Ключевые слова: популяционная генетика, частоты аллелей, симплекс, отбор по жизнеспособности, функция Ляпунова, репликаторное уравнение, квадратичный стохастический оператор, оператор Вольтерра

Classical population-genetic models as nonlinear dynamical systems on the simplex

S. Yu. Kolosova
Tashkent State Transport University, Tashkent, Uzbekistan. Scientific supervisor: D. B. Eshmamatova

Abstract. The classical deterministic models of viability selection at a single autosomal locus — the discrete Fisher–Wright–Haldane model and the continuous replicator equation — are treated as dynamical systems on the standard simplex. We prove invariance of the simplex and of all its faces; give a criterion for fixed points together with an explicit formula for interior fixed points of faces and a bound on their number; state conditions for asymptotic stability and instability in terms of multipliers and the inertia index of the fitness matrix; and give a short self-contained proof that mean fitness is a strict

Lyapunov function. We show that the selection operator is a rational, not a quadratic, map: it is a quadratic stochastic operator (QSO) only in the trivial case of equal fitnesses. The correct link with QSOs is that Volterra-type operators are selection maps with frequency-dependent fitness and identically unit mean fitness. Under weak selection the discrete model is an explicit Euler scheme for the replicator equation, and the stability conditions of the two models coincide. The two-allele dynamics is classified completely; computed phase portraits are given for three alleles.

Keywords: population genetics, allele frequencies, simplex, viability selection, Lyapunov function, replicator equation, quadratic stochastic operator, Volterra operator

1. Введение

Математическая популяционная генетика описывает изменение генетического состава популяции под действием отбора, мутаций, миграции и рекомбинации [1, 2]. В детерминированном пределе бесконечно большой популяции состояние системы задаётся вектором частот аллелей, а естественным фазовым пространством служит стандартный симплекс

$$S^{n-1} = \{x \in \mathbb{R}^n:\ x_i \geq 0,\ \ x_1 + \ldots + x_n = 1\}.$$

Определение 2.1. Отображение $V: S^{n-1} \to S^{n-1}$ называется квадратичным стохастическим оператором (КСО), если

$$(Vx)_k = \sum_{i,j=1}^{n} p_{ij,k}\, x_i x_j, \qquad k = 1, \ldots, n,$$

где $p_{ij,k} \geq 0$, $p_{ij,k} = p_{ji,k}$ и $\sum_k p_{ij,k} = 1$ (коэффициенты наследственности) [8, 9, 11]. КСО называется оператором Вольтерра, если $p_{ij,k} = 0$ всякий раз, когда $k \notin \{i, j\}$ [10].

Лемма 2.2 [10]. Отображение V является оператором Вольтерра тогда и только тогда, когда

$$(Vx)_k = x_k\left(1 + \sum_{i=1}^{n} a_{ki}\, x_i\right), \qquad k = 1, \ldots, n, \qquad (2.1)$$

где матрица $A = (a_{ki})$ кососимметрична ($a_{ik} = -a_{ki}$, $a_{kk} = 0$) и $|a_{ki}| \leq 1$.

Доказательство. Пусть V — оператор Вольтерра. Из условий $p_{ii,k} = 0$ при $k \neq i$ и $\sum_k p_{ii,k} = 1$ следует $p_{ii,i} = 1$; при $i \neq j$ имеем $p_{ij,i} + p_{ij,j} = 1$. В сумму для $(Vx)_k$ входят только пары, содержащие k, поэтому $(Vx)_k = x_k^2 + 2\sum_{i\neq k} p_{ik,k}\, x_i x_k$. Подставляя $x_k = 1 - \sum_{i\neq k} x_i$ в первое слагаемое, получаем $(Vx)_k = x_k\left(1 + \sum_{i\neq k}(2p_{ik,k} - 1)\, x_i\right)$. Положим $a_{ki} = 2p_{ik,k} - 1$ при $i \neq k$ и $a_{kk} = 0$: тогда $a_{ik} = 2p_{ik,i} - 1 = 2(1 - p_{ik,k}) - 1 = -a_{ki}$ и $|a_{ki}| \leq 1$. Обратно, по кососимметрической A с $|a_{ki}| \leq 1$ положим $p_{kk,k} = 1$, $p_{ki,k} = p_{ik,k} = (1 + a_{ki})/2$ при $i \neq k$ и $p_{ij,k} = 0$ при $k \notin \{i, j\}$; это даёт оператор Вольтерра вида (2.1). ∎

3. Дискретная модель отбора

3.1. Вывод модели

Рассмотрим диплоидную популяцию с аллелями $A_1, \ldots, A_n$ одного аутосомного локуса; $x \in S^{n-1}$ — вектор частот аллелей в пуле гамет. При случайном

скрещивании зиготы A_iA_j образуются с частотами x_ix_j (закон Харди–Вайнберга). Пусть $w_{ij} = w_{ji} \geq 0$ — жизнеспособность генотипа A_iA_j, $W = (w_{ij})$. После отбора доли зигот пропорциональны $w_{ij}x_ix_j$; при мейозе гетерозигота A_iA_j даёт гаметы A_i и A_j в равных долях (закон Менделя). Следовательно, частоты аллелей в следующем поколении равны

$$x_k' = \frac{1}{\bar{w}(x)} \sum_{i,j} \frac{\delta_{ik} + \delta_{jk}}{2} w_{ij}x_ix_j = x_k \frac{w_k(x)}{\bar{w}(x)}, \qquad (3.1)$$

где $w_k(x) = \sum_j w_{kj} x_j$ — маргинальная приспособленность аллеля A_k, а $\bar{w}(x) = x^{\top}Wx = \sum_k x_k w_k(x)$ — средняя приспособленность. Оператор $x \mapsto x'$ обозначим V_W.

Всюду далее предполагается условие

(A) $W = W^{\top}$, $w_{ij} \geq 0$ и $w_{ii} > 0$ для всех i (летальные гомозиготы исключены).

Условие $w_{ii} > 0$ равносильно тому, что $\bar{w}(x) > 0$ на всём симплексе: в вершине e_i имеем $\bar{w}(e_i) = w_{ii}$, а при $w_{ii} > 0$ для всех i выполнено $\bar{w}(x) \geq \sum_i w_{ii} x_i^2 > 0$.

3.2. Инвариантность симплекса

Теорема 3.1. При условии (A) оператор V_W — вещественно-аналитическое отображение окрестности S^{n-1} в $\mathbb{R}^n$, переводящее S^{n-1} в себя, причём $\mathrm{supp}V_W(x) = \mathrm{supp}x$. В частности, каждая грань S_I и её относительная внутренность $\mathrm{ri}S_I$ прямо инвариантны.

Доказательство. Знаменатель $\bar{w}$ положителен на S^{n-1}, а значит и в его окрестности, откуда аналитичность. Если $x_k > 0$, то $w_k(x) \geq w_{kk}x_k > 0$ и $(V_Wx)_k > 0$; если $x_k = 0$, то $(V_Wx)_k = 0$.

Наконец, $\sum_k (V_Wx)_k = \sum_k x_k w_k(x)/\bar{w}(x) = 1$. ∎

Заметим, что $\sum_k (V_Wx)_k = 1$ при любом $x \in \mathbb{R}^n$ с $\bar{w}(x) \neq 0$; поэтому гиперплоскость $H = \{\mathbf{1}^{\top}x = 1\}$ инвариантна, а дифференциал DV_W принимает значения в T.

3.3. Связь с квадратичными стохастическими операторами

Числитель в (3.1) есть квадратичное отображение Q_W с неотрицательными коэффициентами $q_{ij,k} = w_{ij}(\delta_{ik} + \delta_{jk})/2$, причём $\sum_k q_{ij,k} = w_{ij}$, а не 1. Знаменатель $\bar{w}(x) = \sum_k Q_W(x)_k$ нормирует результат на симплекс. Таким образом,

$$V_W = \Phi \circ Q_W, \qquad \Phi(y) = \frac{y}{\mathbf{1}^{\top}y},$$

то есть V_W — нормированное квадратичное отображение, а не квадратичное. Покажем, что КСО оно может быть лишь в тривиальном случае.

Предложение 3.2. При условии (A) оператор V_W является КСО тогда и только тогда, когда $W = \kappa J$ для некоторого $\kappa > 0$; в этом случае $V_W = \mathrm{id}$.

Доказательство. Если $W = \kappa J$, то $w_k(x) = \kappa$, $\bar{w}(x) = \kappa$ и $V_W x = x$; это КСО с коэффициентами $p_{ij,k} = (\delta_{ik} + \delta_{jk})/2$.

Пусть V_W — КСО и $i \neq j$. Положим $a = w_{ii}$, $b = w_{ij}$, $c = w_{jj}$ и $t = x_i$, $x_j = 1 - t$, остальные координаты нулевые (ребро $S_{\{i,j\}}$ инвариантно по теореме 3.1). Для КСО величина $(Vx)_i = p_{ii,i}t^2 + 2p_{ij,i}t(1-t) + p_{jj,i}(1-t)^2$ — многочлен от t степени не выше 2. С другой стороны, $(V_W x)_i = N(t)/D(t)$, где

$$N(t) = t\big((a-b)t + b\big), \qquad D(t) = (a - 2b + c)t^2 + 2(b-c)t + c.$$

Значит, $N = PD$ для некоторого многочлена $P \neq 0$ степени ≤ 2; при этом $D(0) = c > 0$ и $N(0) = 0$, откуда $P(0) = 0$. Рассмотрим степень D. Если $\deg D = 2$, то P — константа и $N(0) = P\,D(0) \neq 0$ — противоречие. Если $\deg D = 1$, то $a = 2b - c$, $b \neq c$ и $P = pt$; сравнение коэффициентов в $(a-b)t + b = p\,D(t)$ даёт $b = pc$ и $b - c = 2p(b-c)$, откуда $p = 1/2$, $b = c/2$ и $a = 2b - c = 0$, что противоречит $a > 0$. Остаётся $\deg D = 0$: $a - 2b + c = 0$ и $b = c$, то есть $a = b = c$. Так как пара $\{i, j\}$ произвольна, $W = \kappa J$. ∎

Замечание 3.3. Тот же приём показывает, что гаплоидный отбор $x_k' = u_k x_k / \sum_i u_i x_i$ ($u_k > 0$) не является КСО, если не все u_k равны: на ребре $\{i, j\}$ имеем $x_i' = u_i t / D(t)$, $D(t) = (u_i - u_j)t + u_j$, и $D \mid u_i t$ при $D(0) = u_j > 0$ возможно лишь при постоянном D, то есть $u_i = u_j$.

Замечание 3.4. При отсутствии отбора ($W = \kappa J$) оператор V_W тождественен: в терминах КСО это закон Харди–Вайнберга [8]. Отбор разрушает «квадратичность» именно нормировкой на среднюю приспособленность.

4. Неподвижные точки и их устойчивость

Теорема 4.1. Точка $\hat{x} \in S^{n-1}$ является неподвижной точкой V_W тогда и только тогда, когда

$$w_i(\hat{x}) = \bar{w}(\hat{x}) \quad \text{для всех } i \in \operatorname{supp}\hat{x}. \qquad (4.1)$$

Доказательство. Равенство $V_W\hat{x} = \hat{x}$ означает $\hat{x}_i(w_i(\hat{x})/\bar{w}(\hat{x}) - 1) = 0$ при всех i. ∎

Ограничений на $w_i(\hat{x})$ при $i \notin \operatorname{supp}\hat{x}$ теорема не накладывает: любая вершина e_k — неподвижная точка при любой W. Неравенство $w_i(\hat{x}) < \bar{w}(\hat{x})$ вне носителя выражает устойчивость к вторжению и относится к устойчивости, а не к самому существованию равновесия (см. предложение 4.4 и теорему 4.7).

Замечание 4.2. Теорема 4.1 с тем же доказательством верна для оператора $V_B(x)_i = x_i(Bx)_i/(x^{\mathsf{T}}Bx)$ с произвольной неотрицательной матрицей B, у которой $x^{\mathsf{T}}Bx > 0$ на S^{n-1} (разд. 8).

Следствие 4.3. Пусть $I \subset \{1, \dots, n\}$ непусто и W_I невырождена. Тогда в $\mathrm{ri}S_I$ у V_W не более одной неподвижной точки; она существует тогда и только тогда, когда $y = W_I^{-1}\mathbf{1}$ имеет все компоненты положительными, и тогда

$$\hat{x}_I = \frac{y}{\mathbf{1}^\top y}, \qquad \bar{w}(\hat{x}) = \frac{1}{\mathbf{1}^\top y}. \qquad (4.2)$$

Если все W_I невырождены, то V_W имеет не более $2^n - 1$ неподвижных точек. Если W_I вырождена, то неподвижные точки в $\mathrm{ri}S_I$ (если они есть) образуют выпуклое множество — пересечение аффинного подпространства с открытым ортантом.

Доказательство. По теореме 4.1 условие неподвижности на $\mathrm{ri}S_I$ — это $W_I\hat{x}_I = \lambda\mathbf{1}$ при $\hat{x}_I > 0$, $\mathbf{1}^\top\hat{x}_I = 1$; тогда $\lambda = \bar{w}(\hat{x}) > 0$. При невырожденной W_I решение $\hat{x}_I = \lambda W_I^{-1}\mathbf{1}$ единственно, а нормировка даёт (4.2). Утверждение о вырожденном случае очевидно: множество решений системы $W_I x = \lambda\mathbf{1}$, $\mathbf{1}^\top x = 1$ — аффинное подпространство, а условие $x > 0$ задаёт открытый ортант. ∎

Для $I = \{k\}$ получаем $y = 1/w_{kk} > 0$ — вершины всегда неподвижны.

Предложение 4.4 (линеаризация). Пусть $\hat{x}$ — неподвижная точка с носителем I и $\lambda = \bar{w}(\hat{x})$. Положим $\rho_i = w_i(\hat{x})/\lambda$ при $i \notin I$. Тогда

(i) $(DV_W(\hat{x})\xi)_i = \rho_i\xi_i$ для $i \notin I$ и $\xi \in T$;

(ii) $DV_W(\hat{x})\xi = \xi + \lambda^{-1}D_{\hat{x}}W\xi$ для $\xi \in T_I$.

Поэтому спектр $DV_W(\hat{x})|_T$ состоит из чисел ρ_i ($i \notin I$) и чисел $1 + \mu/\lambda$, где μ пробегает спектр оператора $K = D_{\hat{x}}W_I|_{T_I}$. Числа μ вещественны и удовлетворяют неравенству $\mu \geq -\lambda$, а количества положительных, отрицательных и нулевых μ равны индексам инерции квадратичной формы $\xi^\top W_I\xi$ на T_I.

Доказательство. Дифференцируя $V_i = x_i w_i/\bar{w}$ и учитывая $\partial\bar{w}/\partial x_j = 2w_j$, получаем

$$(DV_W(\hat{x})\xi)_i = \xi_i\frac{w_i}{\lambda} + \frac{\hat{x}_i(W\xi)_i}{\lambda} - \frac{2\hat{x}_i w_i}{\lambda^2}\sum_j w_j\xi_j.$$

При $i \notin I$ имеем $\hat{x}_i = 0$ и остаётся $\rho_i\xi_i$ — это (i). При $i \in I$ имеем $w_i = \lambda$, а для $\xi \in T_I$ сумма $\sum_j w_j\xi_j = \lambda\sum_{j\in I}\xi_j = 0$; отсюда (ii). Фактор-пространство T/T_I изоморфно $\mathbb{R}^{I^c}$ через $\xi \mapsto (\xi_i)_{i\notin I}$, и по (i) оператор действует на нём как $\mathrm{diag}(\rho_i)$; значит, спектр $DV_W(\hat{x})|_T$ — объединение спектра на T_I и чисел ρ_i. Оператор K самосопряжён относительно скалярного произведения $\langle\xi,\eta\rangle = \sum_{i\in I}\xi_i\eta_i/\hat{x}_i$ на T_I, так как $\langle K\xi,\eta\rangle = \eta^\top W\xi$, и $\langle K\xi,\xi\rangle = \xi^\top W\xi$. Отсюда вещественность μ и утверждение об инерции (закон инерции Сильвестра). Оценка $\mu \geq -\lambda$: матрица $\widehat{W} = D^{1/2}W_I D^{1/2}$ ($D = D_{\hat{x}}$, индексы из I) симметрична, неотрицательна и имеет положительный собственный вектор $u = D^{1/2}\mathbf{1}_I$ с собственным значением λ, так как $W_I\hat{x}_I = \lambda\mathbf{1}_I$; поэтому её спектральный радиус равен λ и спектр лежит в $[-\lambda,\lambda]$. Замена $\xi = D^{1/2}\eta$ переводит K в сужение $\widehat{W}$ на $u^\perp$, откуда $\mu \in [-\lambda,\lambda]$. ∎

Для вершины e_k пространство T_I нулевое, и мультипликаторы равны $\rho_i = w_{ik}/w_{kk}$, $i \neq k$.

Теорема 4.5 (функция Ляпунова; Кингман, Баум–Иган [14, 15]). При условии (A) для всех $x \in S^{n-1}$

$$\bar{w}(V_W x) \geq \bar{w}(x), \qquad (4.3)$$

причём равенство достигается тогда и только тогда, когда x — неподвижная точка.

Доказательство. Пусть $I = \mathrm{supp}\, x$, $\bar{w} = \bar{w}(x)$, $w_i = w_i(x)$; при $i \in I$ имеем $w_i > 0$. На парах $i, j \in I$ зададим распределение $\pi_{ij} = w_{ij} x_i x_j / \bar{w}$; оно симметрично, его маргинальное распределение равно $\sum_j \pi_{ij} = x_i w_i / \bar{w} = x_i'$. Так как $w_{ij} x_i x_j = \bar{w}\, \pi_{ij}$,

$$\bar{w}(x') = \sum_{i,j} w_{ij}\, x_i' x_j' = \frac{1}{\bar{w}^2} \sum_{i,j} w_{ij}\, x_i x_j w_i w_j = \frac{1}{\bar{w}}\, \mathbb{E}_\pi [w_i w_j].$$

По неравенству Йенсена для exp и симметрии π,

$$\mathbb{E}_\pi [w_i w_j] = \mathbb{E}_\pi \left[e^{\ln w_i + \ln w_j} \right] \geq \exp(2\, \mathbb{E}_\pi \ln w_i), \qquad \mathbb{E}_\pi \ln w_i = \sum_{i \in I} x_i\, \tau_i \ln w_i,$$

где $\tau_i = w_i / \bar{w}$ и $\sum_{i \in I} x_i\, \tau_i = 1$. Тогда $\mathbb{E}_\pi \ln w_i = \ln \bar{w} + \sum_i x_i\, \tau_i \ln \tau_i \geq \ln \bar{w}$, поскольку по неравенству Йенсена для выпуклой функции $\varphi(\tau) = \tau \ln \tau$ имеем $\sum_i x_i\, \varphi(\tau_i) \geq \varphi\left(\sum_i x_i\, \tau_i \right) = \varphi(1) = 0$. Итак, $\mathbb{E}_\pi [w_i w_j] \geq \bar{w}^2$, то есть $\bar{w}(x') \geq \bar{w}$. Равенство возможно лишь при равенстве в неравенстве для φ; в силу строгой выпуклости φ это означает $\tau_i = 1$ при всех $i \in I$, то есть $w_i = \bar{w}$ на $\mathrm{supp}\, x$ — условие (4.1). Обратно, в неподвижной точке равенство очевидно. ∎

Следствие 4.6. Для любого $x \in S^{n-1}$ предельное множество $\omega(x)$ траектории состоит из неподвижных точек V_W, а $\bar{w}$ постоянна на $\omega(x)$. Если множество неподвижных точек конечно, то $V_W^m x$ сходится к неподвижной точке.

Доказательство. Последовательность $\bar{w}(V_W^m x)$ не убывает и ограничена, поэтому имеет предел w^*. Для $y \in \omega(x)$ имеем $\bar{w}(y) = w^*$ и $V_W y \in \omega(x)$, значит $\bar{w}(V_W y) = \bar{w}(y)$ и по теореме 4.5 $V_W y = y$. Далее, из компактности и непрерывности V_W следует $\| V_W^{m+1} x - V_W^m x \| \to 0$; если $\omega(x)$ конечно, траектория не может «перескакивать» между его точками, поэтому $\omega(x)$ — одна точка. ∎

Теорема 4.7 (устойчивость и неустойчивость). Пусть $\hat{x}$ — неподвижная точка с носителем I, $\lambda = \bar{w}(\hat{x})$.

(a) Если $w_i(\hat{x}) < \lambda$ для всех $i \notin I$ и форма $\xi^{\mathsf{T}} W_I \xi$ отрицательно определена на T_I (для вершины условие пусто), то $\hat{x}$ асимптотически устойчива.

(b) Если $w_i(\hat{x}) > \lambda$ при некотором $i \notin I$ или форма $\xi^{\mathsf{T}} W_I \xi$ принимает положительные значения на T_I, то $\hat{x}$ неустойчива.

Доказательство. (a) По предложению 4.4 спектр $DV_W(\hat{x})|_T$ состоит из чисел $\rho_i = w_i(\hat{x})/\lambda \in [0,1)$ при $i \notin I$ и чисел $1 + \mu/\lambda$, где μ — собственные значения K. Так как форма отрицательно определена на T_I, все $\mu < 0$, а по предложению 4.4 $\mu \geq -\lambda$; значит, $1 + \mu/\lambda \in [0,1)$. Спектральный радиус $DV_W(\hat{x})|_T$ меньше 1, и по теореме об устойчивости по первому приближению точка $\hat{x}$ асимптотически устойчива (в S^{n-1}, поскольку DV_W принимает значения в T).

(b) В обоих случаях у $DV_W(\hat{x})|_T$ есть собственное значение больше единицы: либо $\rho_i > 1$ при некотором $i \notin I$, либо $1 + \mu/\lambda > 1$ при $\mu > 0$. По теореме о неустойчивости по первому приближению $\hat{x}$ неустойчива. ∎

Замечание 4.8. Если W невырождена и $\hat{x} \in \mathrm{ri}S^{n-1}$ — внутренняя неподвижная точка, то отрицательная определённость формы на $T = \mathbf{1}^{\perp}$ равносильна тому, что W имеет ровно одно положительное собственное значение и $\mathbf{1}^{\top}W^{-1}\mathbf{1} > 0$ [14, 16]. Это следует из классического правила для индекса инерции сужения формы на гиперплоскость $v^{\perp}$: при $v^{\top}W^{-1}v > 0$ число положительных собственных значений уменьшается на единицу.

5. Случай двух аллелей

Пусть $n = 2$; обозначим $a = w_{11}$ (генотип AA), $b = w_{12}$ (Aa), $c = w_{22}$ (aa), где $a, c > 0$, $b \geq 0$; $x \in [0,1]$ — частота A. Тогда

$$f(x) = V_W(x, 1-x)_1 = \frac{x\big(ax + b(1-x)\big)}{ax^2 + 2bx(1-x) + c(1-x)^2}, \qquad f(x) - x = \frac{x(1-x)\,\psi(x)}{\bar{w}(x)}, \qquad (5.1)$$

где $\psi(x) = w_A - w_a = (a-b)x + (b-c)(1-x)$ — разность маргинальных приспособленностей.

Теорема 5.1. (i) Отображение f строго возрастает на $[0,1]$; поэтому любая траектория монотонна и сходится к неподвижной точке f.

(ii) Неподвижные точки f — это 0, 1 и корни ψ в $(0,1)$. Мультипликаторы в вершинах равны $f'(0) = b/c$ и $f'(1) = b/a$. Внутренняя неподвижная точка существует тогда и только тогда, когда $(b-a)(b-c) > 0$, и равна

$$\hat{x} = \frac{b-c}{2b-a-c}, \qquad \rho = f'(\hat{x}) = 1 - \frac{(b-c)(b-a)}{b^2 - ac}. \qquad (5.2)$$

(iii) Классификация (табл. 1).

Таблица 1. Динамика модели отбора при $n = 2$

Случай	Условие	Неподвижные точки	Исход
Сверхдоминирование	$b > a, b > c$	0,1 неустойчивы; $\hat{x}$ устойчива, $0 < \rho < 1$	сходимость к $\hat{x}$ (устойчивый полиморфизм)
Недодоминирование	$b < a, b < c$	0,1 устойчивы; $\hat{x}$ неустойчива, $\rho > 1$	бистабильность: $x_0 < \hat{x} \to 0, x_0 > \hat{x} \to 1$
Направленный отбор	$\psi \geq 0$ или $\psi \leq 0$ на $[0,1]$, не все a, b, c равны	внутренних точек нет	фиксация A (при $\psi \geq 0$) или a (при $\psi \leq 0$)
Нейтральность	$a = b = c$	все точки	$V_W = \mathrm{id}$

Доказательство. (i) Пусть $N(x) = x\big(ax + b(1-x)\big)$ и $D(x) = \bar{w}(x)$. Прямое вычисление даёт

$$N'D - ND' = bc(1-x)^2 + 2ac\,x(1-x) + ab\,x^2 > 0 \quad \text{на } (0,1),$$

так как $ac > 0$. Поэтому $f' = \big(N'D - ND'\big)/D^2 > 0$. Для возрастающего отображения отрезка в себя любая траектория монотонна, а ограниченная монотонная последовательность сходится к неподвижной точке.

(ii) Равенство $f(x) = x$ означает $x = 0$, $x = 1$ или $\psi(x) = 0$. Функция ψ линейна, $\psi(0) = b - c$, $\psi(1) = a - b$; корень лежит в $(0,1)$ тогда и только тогда, когда $(b-c)(a-b) < 0$, то есть $(b -$

$a)(b-c)>0$, и равен $\hat{x}$. Значения $f'(0)=bc/c^2$, $f'(1)=ab/a^2$ получаются из формулы в (i). Формула для ρ — это $f'(\hat{x})$ при подстановке $\hat{x}$ (проверяется также по предложению 4.4: $\lambda=\bar{w}(\hat{x})=(b^2-ac)/(2b-a-c)$).

(iii) При сверхдоминировании $b^2>ac$ и $(b-c)(b-a)>0$, откуда $\rho<1$; $\rho>0$ по (i). Вершины неустойчивы, так как $b/c>1$ и $b/a>1$. По (i) траектория из $(0,1)$ монотонно сходится к неподвижной точке; к вершине она сходиться не может (мультипликатор больше единицы, а для вершины $x_i^{(m+1)}\geq\frac{1+\rho_i}{2}x_i^{(m)}$ в окрестности), значит, сходится к $\hat{x}$. При недодоминировании $b^2<ac$, $(b-c)(b-a)>0$, откуда $\rho>1$, а $b/c<1$, $b/a<1$. Здесь $\psi<0$ на $[0,\hat{x})$ и $\psi>0$ на $(\hat{x},1]$; так как f возрастает и $f(\hat{x})=\hat{x}$, интервалы $[0,\hat{x}]$ и $[\hat{x},1]$ инвариантны, и траектории монотонно стремятся к 0 и 1 соответственно. В остальных случаях ψ не меняет знака на $[0,1]$ и не обращается в нуль внутри (кроме случая $a=b=c$), так что траектория из $(0,1)$ монотонна и сходится к соответствующей вершине. ∎

На рис. 1 приведены диаграммы Ламерея для трёх сценариев. При W из рис. 1(б) ($a=0{,}5$, $b=1$, $c=0{,}3$) получаем $\hat{x}=7/12\approx0{,}583$, $\bar{w}(\hat{x})=17/24\approx0{,}708$ и $\rho=10/17\approx0{,}588$; при W из рис. 1(в) ($a=1$, $b=0{,}3$, $c=0{,}6$) — $\hat{x}=0{,}3$, $\bar{w}(\hat{x})=0{,}51$ и $\rho=24/17\approx1{,}412$.

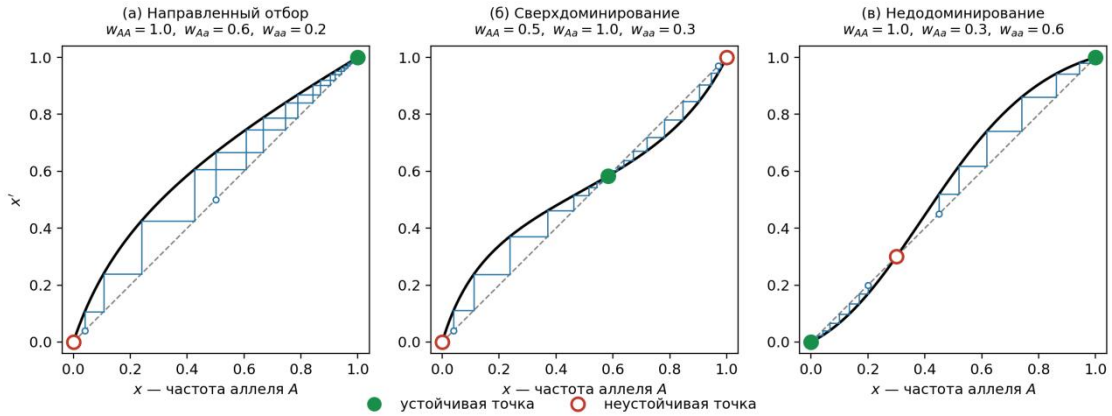


Рис. 1. Диаграммы Ламерея для отображения $x\mapsto f(x)$ при $n=2$: (а) направленный отбор; (б) сверхдоминирование; (в) недодоминирование. Заполненные кружки — устойчивые неподвижные точки, пустые — неустойчивые; ломаные — траектории из показанных начальных точек.

6. Случай трёх аллелей

Для $n=3$ фазовое пространство — равносторонний треугольник S^2. Динамика на каждом ребре сводится к диаллельной системе (разд. 5), а положение и тип равновесий определяются следствием 4.3 и теоремой 4.7. В табл. 2 приведены четыре матрицы приспособленностей, реализующие различные сценарии; равновесия и их мультипликаторы вычислены по формулам предложения 4.4 и подтверждены численно. Траектории на рис. 2 получены прямой итерацией V_W.

Таблица 2. Примеры для $n = 3$: равновесия и мультипликаторы (в скобках)

Рис.	W	Равновесия	Исход
2(а)	$\begin{pmatrix} 1 & 0{,}8 & 0{,}6 \\ 0{,}8 & 0{,}6 & 0{,}4 \\ 0{,}6 & 0{,}4 & 0{,}2 \end{pmatrix}$	e_1 устойчива $(0{,}8;\ 0{,}6)$; e_2 — седло $(4/3\,;\ 2/3)$; e_3 — источник $(3;\ 2)$	фиксация A_1
2(б)	$\begin{pmatrix} 0{,}5 & 1 & 0{,}3 \\ 1 & 0{,}5 & 0{,}3 \\ 0{,}3 & 0{,}3 & 0{,}2 \end{pmatrix}$	e_1, e_2 — седла $(2;\ 0{,}6)$; e_3 — источник $(1{,}5;\ 1{,}5)$; $(1/2\,,1/2\,,0)$ устойчива $(2/3\,;\ 0{,}4)$	полиморфизм на ребре 1–2
2(в)	$\begin{pmatrix} 0{,}5 & 1 & 1 \\ 1 & 0{,}5 & 1 \\ 1 & 1 & 0{,}5 \end{pmatrix}$	e_k — источники $(2;\ 2)$; середины рёбер — седла $(2/3\,;\ 4/3)$; $(1/3\,,1/3\,,1/3)$ устойчива $(0{,}8;\ 0{,}8)$	устойчивый внутренний полиморфизм
2(г)	$\begin{pmatrix} 1 & 0{,}4 & 0{,}4 \\ 0{,}4 & 1 & 0{,}4 \\ 0{,}4 & 0{,}4 & 1 \end{pmatrix}$	e_k устойчивы $(0{,}4;\ 0{,}4)$; середины рёбер — седла $(10/7\,;\ 4/7)$; центр — источник $(4/3\,;\ 4/3)$	три устойчивые вершины

В примере (в) внутренняя точка находится по формуле (4.2): $W\mathbf{1} = 2{,}5 \cdot \mathbf{1}$, поэтому $y = 0{,}4 \cdot \mathbf{1}$, $\hat{x} = (1/3\,,1/3\,,1/3)$ и $\bar{w}(\hat{x}) = 5/6$. На T форма имеет вид $\xi^T W \xi = -1/2\,|\xi|^2 < 0$, поэтому точка устойчива по теореме 4.7(а); оба мультипликатора равны $1 - 1/6 \cdot 6/5 = 0{,}8$. В примере (г) форма на T равна $+0{,}6\,|\xi|^2$ и внутренняя точка неустойчива.

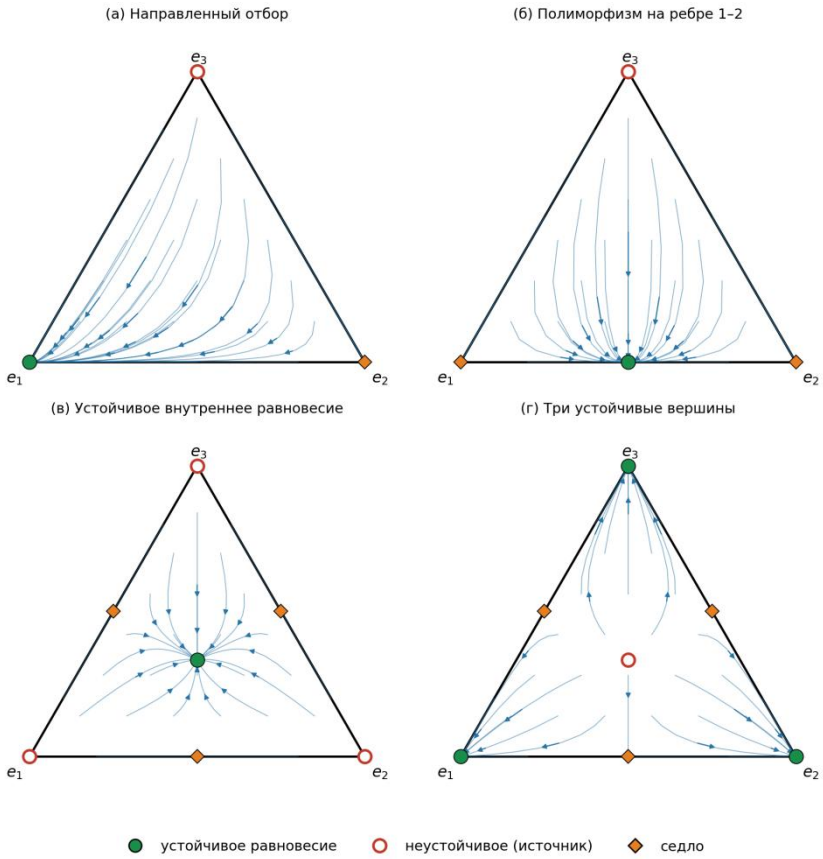


Рис. 2. Траектории V_W на симплексе S^2 для матриц из табл. 2: (а) направленный отбор; (б) полиморфизм на ребре 1–2; (в) устойчивое внутреннее равновесие; (г) три устойчивые вершины. Кружок — устойчивое равновесие, пустой кружок — источник, ромб — седло.

7. Непрерывное по времени уравнение отбора

При перекрывающихся поколениях динамика частот описывается уравнением отбора (репликаторным уравнением)

$$\dot{x}_i = x_i\big(m_i(x) - \bar{m}(x)\big), \qquad m_i(x) = \sum_j m_{ij}\, x_j, \quad \bar{m}(x) = x^{\mathsf{T}} M x, \quad i = 1, \ldots, n, \qquad (7.1)$$

где $M = M^{\mathsf{T}}$ — матрица мальтузианских приспособленностей генотипов. Обозначим правую часть через $F(x)$.

Теорема 7.1. (a) Для любого $x^0 \in S^{n-1}$ решение задачи Коши для (7.1) существует и единственно при всех $t \in \mathbb{R}$ и лежит в S^{n-1}, причём $\operatorname{supp} x(t) = \operatorname{supp} x^0$; все грани S_I инвариантны.

(b) Вдоль решений

$$\frac{d\bar{m}}{dt} = 2\sum_i x_i\,(m_i - \bar{m})^2 = 2\mathrm{Var}_x(m) \geq 0, \qquad (7.2)$$

причём равенство достигается лишь в равновесиях.

(c) Точка $\hat{x}$ — равновесие тогда и только тогда, когда $m_i(\hat{x}) = \bar{m}(\hat{x})$ для всех $i \in \operatorname{supp}\hat{x}$.

(d) Пусть $\hat{x}$ — равновесие с носителем I. Спектр $DF(\hat{x})|_T$ состоит из чисел $m_i(\hat{x}) - \bar{m}(\hat{x})$ ($i \notin I$) и из спектра оператора $D_{\hat{x}} M_I|_{T_I}$. Следовательно, $\hat{x}$ асимптотически устойчиво, если $m_i(\hat{x}) < \bar{m}(\hat{x})$ при $i \notin I$ и форма $\xi^{\mathsf{T}} M_I \xi$ отрицательно определена на T_I; $\hat{x}$ неустойчиво, если $m_i(\hat{x}) > \bar{m}(\hat{x})$ при некотором $i \notin I$ или форма принимает положительные значения на T_I.

Доказательство. (a) Поле F полиномиально, поэтому решение существует и единственно локально. На максимальном интервале $x_i(t) = x_i(0)\exp\int_0^t (m_i - \bar{m})\, ds$, откуда знаки и носитель сохраняются; кроме того, $\sum_i \dot{x}_i = \bar{m}\left(1 - \sum_i x_i\right)$, поэтому $H = \{\mathbf{1}^{\mathsf{T}} x = 1\}$ инвариантна, и решение остаётся в компактном множестве S^{n-1}, а значит, продолжается на всю прямую. (b) Так как M симметрична, $\dot{\bar{m}} = 2\sum_i m_i \dot{x}_i = 2\sum_i x_i\, m_i (m_i - \bar{m})$, а $\sum_i x_i\,(m_i - \bar{m}) = 0$; отсюда (7.2). Нуль производной означает $m_i = \bar{m}$ на носителе. (c) следует из (7.1). (d) Дифференцирование даёт для $i \notin I$ величину $(DF\,\xi)_i = (m_i - \bar{m})\xi_i$, а для $\xi \in T_I$ — $DF\,\xi = D_{\hat{x}} M \xi$ (слагаемое с производной $\bar{m}$ исчезает, так как $\sum_j m_j \xi_j = \bar{m}\sum_j \xi_j = 0$). Оператор $D_{\hat{x}} M_I$ самосопряжён относительно скалярного произведения из доказательства предложения 4.4, поэтому его собственные числа вещественны, а знаки определяются индексами инерции формы $\xi^{\mathsf{T}} M_I \xi$. Утверждения об устойчивости и неустойчивости следуют из теоремы о линеаризации для потока на инвариантном аффинном подпространстве H (в случае неустойчивости по переменной x_i, $i \notin I$, — из того, что x_i растёт экспоненциально при $x_i > 0$). ∎

Формула (7.2) выражает в рассматриваемой модели фундаментальную теорему естественного отбора Фишера [4, 17]; геометрически она означает, что поле F — градиент $1/2\,\bar{m}$ в метрике Шахшахани [7, 18].

Предложение 7.2 (слабый отбор). Пусть $M = M^{\top}$, $\varepsilon > 0$ настолько мало, что $1 + \varepsilon m_{ii} > 0$ и $1 + \varepsilon m_{ij} \geq 0$, и $W_\varepsilon = J + \varepsilon M$. Тогда

(a) $V_{W_\varepsilon}(x) = x + h_\varepsilon(x)F(x)$, $h_\varepsilon(x) = \varepsilon/\big(1 + \varepsilon\bar{m}(x)\big)$, то есть V_{W_ε} — явная схема Эйлера для (7.1) с переменным шагом $h_\varepsilon = \varepsilon + O(\varepsilon^2)$;

(b) неподвижные точки V_{W_ε} совпадают с равновесиями (7.1) при каждом ε;

(c) $\bar{w}_\varepsilon = 1 + \varepsilon\bar{m}$, а спектр $DV_{W_\varepsilon}(\hat{x})|_T$ равен $\{1 + h_\varepsilon(\hat{x})\mu\colon\ \mu \in \mathrm{spec}DF(\hat{x})|_T\}$;

(d) условия теоремы 4.7 для W_ε равносильны условиям теоремы 7.1(d) для M при любом допустимом ε.

Доказательство. (a) $w_i(x) = 1 + \varepsilon m_i(x)$ и $\bar{w} = 1 + \varepsilon\bar{m}$, откуда $V_i - x_i = x_i\,\varepsilon(m_i - \bar{m})/(1 + \varepsilon\bar{m})$. (b) Условия (4.1) и теоремы 7.1(c) совпадают: $1 + \varepsilon m_i = 1 + \varepsilon\bar{m} \Leftrightarrow m_i = \bar{m}$. (c) В неподвижной точке $F(\hat{x}) = 0$, поэтому $D(hF)(\hat{x}) = h(\hat{x})DF(\hat{x})$. (d) Для $i \notin I$ имеем $\rho_i = 1 + h_\varepsilon(\hat{x})(m_i - \bar{m})$, так что $\rho_i < 1$ тогда и только тогда, когда $m_i < \bar{m}$; на T выполнено $\xi^{\top}W_\varepsilon\xi = \varepsilon\,\xi^{\top}M\xi$, так как $\xi^{\top}J\xi = (\mathbf{1}^{\top}\xi)^2 = 0$. ∎

Из сходимости метода Эйлера следует, что при $\varepsilon \to 0$ траектории V_{W_ε}, взятые в моменты $t = \varepsilon m$, приближают решения (7.1) на конечных промежутках времени. Таким образом, дискретная и непрерывная модели описывают одну и ту же динамику: при слабом отборе совпадают равновесия, условия их устойчивости и функции Ляпунова (с точностью до аффинной замены).

8. Связь с операторами Вольтерра и частотно-зависимая приспособленность

Для произвольной (необязательно симметричной) неотрицательной матрицы B с $x^{\top}Bx > 0$ на S^{n-1} определим оператор отбора

$$V_B(x)_i = x_i\,\frac{(Bx)_i}{x^{\top}Bx}. \qquad (8.1)$$

Для симметричной $B = W$ это модель разд. 3. Несимметричная B соответствует частотно-зависимой приспособленности $w_i(x) = (Bx)_i$ (матрица выигрышей в эволюционной теории игр [7, 19]).

Предложение 8.1. Пусть V — оператор Вольтерра с матрицей A из леммы 2.2 и $B = J + A$. Тогда $B \geq 0$, $x^{\top}Bx \equiv 1$ на S^{n-1} и $V = V_B$. Обратно, для любой кососимметричной A с $J + A \geq 0$ оператор V_{J+A} есть оператор Вольтерра. Таким образом, операторы Вольтерра — это в точности отображения отбора (8.1) с матрицей $B = J + A$, $A = -A^{\top}$, $B \geq 0$, то есть с частотно-зависимой приспособленностью $w_k(x) = 1 + (Ax)_k$ и тождественно единичной средней приспособленностью.

Доказательство. Из $|a_{ki}| \leq 1$ следует $1 + a_{ki} \geq 0$. Так как A кососимметрична, $x^{\top}Ax = 0$, поэтому $x^{\top}Bx = (\mathbf{1}^{\top}x)^2 = 1$ и $(Bx)_k = 1 + (Ax)_k$ на S^{n-1}. Подстановка в (8.1) даёт (2.1). ∎

Предложение 8.2. При условии (A) оператор отбора V_W с симметричной W является оператором Вольтерра тогда и только тогда, когда $W = \kappa J$ (и тогда $V_W = \mathrm{id}$).

Доказательство. Оператор Вольтерра — КСО, поэтому утверждение следует из предложения 3.2. ∎

Предложения 8.1 и 8.2 заменяют распространённое утверждение о том, что «диплоидный отбор с вкладом гетерозигот не является оператором Вольтерра, а гаплоидный всегда является»: на самом деле ни диплоидный (с симметричной $W \neq cJ$), ни гаплоидный (замечание 3.3) отбор с постоянной приспособленностью КСО не порождают. Вольтерровский случай возникает при частотно-зависимой приспособленности $1 + (Ax)_k$.

Симметрическая и кососимметрическая части B отвечают принципиально разной динамике. Если $B = W$ симметрична, то $\bar{w}$ — функция Ляпунова (теорема 4.5) и динамика градиентоподобна. Если $B = J + A$, то $\bar{w} \equiv 1$, потенциала такого типа нет, а для операторов Вольтерра известны функции Ляпунова вида $\varphi(x) = x_1^{p_1} \cdots x_n^{p_n}$ и нерегулярное поведение траекторий [10]; динамика описывается в терминах турниров и кососимметрических матриц [20, 21, 22]. Непрерывный аналог — уравнение $\dot{x}_i = x_i(Ax)_i$ с кососимметрической A, то есть репликаторное уравнение с нулевой суммой; по теореме Хофбауэра репликаторное уравнение на S^{n-1} эквивалентно системе Лотки–Вольтерра в $\mathbb{R}_+^{n-1}$ [7, 23].

9. Заключение

Классические дискретная и непрерывная модели отбора по жизнеспособности в одном локусе являются динамическими системами на стандартном симплексе, оставляющими инвариантными все грани и их относительные внутренности. Равновесия описываются условием равенства маргинальных приспособленностей на носителе (теорема 4.1) и явной формулой для внутренних точек граней (следствие 4.3); их устойчивость определяется мультипликаторами $w_i(\hat{x})/\bar{w}(\hat{x})$ вне носителя и индексом инерции матрицы приспособленностей на носителе (предложение 4.4, теорема 4.7). Средняя приспособленность — строгая функция Ляпунова, откуда следует сходимость траекторий к неподвижным точкам (теорема 4.5, следствие 4.6). Для двух аллелей динамика классифицирована полностью (теорема 5.1), для трёх — проиллюстрирована расчётными портретами (рис. 2). Оператор отбора — нормированное квадратичное, то есть рациональное, отображение; он является КСО только при равных приспособленностях (предложение 3.2). Корректная связь с теорией КСО даётся через вольтерровские операторы, которые суть отображения отбора с частотно-зависимой приспособленностью $1 + (Ax)_k$ и единичной средней приспособленностью (предложение 8.1). При слабом отборе дискретная модель — схема Эйлера

репликаторного уравнения, а условия устойчивости обеих моделей совпадают (предложение 7.2).

Ограничения работы: рассмотрен один локус, бесконечная популяция и постоянная приспособленность; мутации, миграция и рекомбинация не учитывались.

Естественные направления продолжения: модели с приспособленностью $w_{ij}(x)$, зависящей от состояния, для которых предложение 8.1 даёт отправную точку; модели мутации и отбора; многолокусные модели, где роль метрики Шахшахани становится существенной.

Благодарности

Автор выражает благодарность научному руководителю Эшмаматовой Д. Б. за постановку задачи и ценные замечания в ходе работы.

Литература

1. Ewens W. J. Mathematical Population Genetics. I. Theoretical Introduction. 2nd ed. New York: Springer, 2004.
2. Nagylaki T. Introduction to Theoretical Population Genetics. Berlin: Springer, 1992.
3. Haldane J. B. S. A mathematical theory of natural and artificial selection. Part I // Trans. Cambridge Philos. Soc. 1924. Vol. 23. P. 19–41.
4. Fisher R. A. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford: Clarendon Press, 1930.
5. Wright S. Evolution in Mendelian populations // Genetics. 1931. Vol. 16, N 2. P. 97–159.
6. Taylor P. D., Jonker L. B. Evolutionary stable strategies and game dynamics // Math. Biosci. 1978. Vol. 40, N 1–2. P. 145–156.
7. Hofbauer J., Sigmund K. Evolutionary Games and Population Dynamics. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1998.
8. Бернштейн С. Н. Решение одной математической проблемы, связанной с теорией наследственности // Учёные записки н.-и. кафедр Украины. Отд. мат. 1924. Т. 1. С. 83–115.
9. Любич Ю. И. Математические структуры в популяционной генетике. Киев: Наукова думка, 1983. [Англ. пер.: Lyubich Yu. I. Mathematical Structures in Population Genetics. Berlin: Springer, 1992. (Biomathematics; vol. 22).]
10. Ганиходжаев Р. Н. Квадратичные стохастические операторы, функции Ляпунова и турниры // Матем. сб. 1992. Т. 183, № 8. С. 119–140. [Англ. пер.: Russian Acad. Sci. Sb. Math. 1993. Vol. 76, N 2. P. 489–506.]
11. Ganikhodzhaev R., Mukhamedov F., Rozikov U. Quadratic stochastic operators and processes: results and open problems // Infin. Dimens. Anal. Quantum Probab. Relat. Top. 2011. Vol. 14, N 2. P. 279–335.
12. Rozikov U. A. Population Dynamics: Algebraic and Probabilistic Approach. Singapore: World Scientific, 2020.
13. Сабуров М., Сабуров Х. Приложения квадратичных стохастических операторов к нелинейным проблемам консенсуса // Современная математика. Фундаментальные направления. 2022. Т. 68, № 1. С. 110–126.
14. Kingman J. F. C. A mathematical problem in population genetics // Proc. Cambridge Philos. Soc. 1961. Vol. 57, N 3. P. 574–582.

15. Baum L. E., Eagon J. A. An inequality with applications to statistical estimation for probabilistic functions of Markov processes and to a model for ecology // Bull. Amer. Math. Soc. 1967. Vol. 73, N 3. P. 360–363.
16. Bürger R. The Mathematical Theory of Selection, Recombination, and Mutation. Chichester: Wiley, 2000.
17. Crow J. F., Kimura M. An Introduction to Population Genetics Theory. New York: Harper & Row, 1970.
18. Shahshahani S. A new mathematical framework for the study of linkage and selection // Mem. Amer. Math. Soc. 1979. Vol. 17, N 211.
19. Hofbauer J., Sigmund K. Evolutionary game dynamics // Bull. Amer. Math. Soc. 2003. Vol. 40, N 4. P. 479–519.
20. Таджиева М. А., Эшмаматова Д. Б., Ганиходжаев Р. Н. Квадратичные стохастические операторы вольтерровского типа с однородным турниром // Современная математика. Фундаментальные направления. 2021. Т. 67, № 4. С. 783–794.
21. Эшмаматова Д. Б., Таджиева М. А., Ганиходжаев Р. Н. Критерии существования внутренних неподвижных точек дискретных динамических систем Лотки–Вольтерры с однородными турнирами // Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2022. Т. 30, № 6. С. 702–716.
22. Ганиходжаев Р. Н., Эшмаматова Д. Б., Муминов У. Р., Машарипов С. И. Вырожденные случаи в дискретных динамических системах Лотки–Вольтерры // Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2025. Т. 33, № 2. С. 165–183.
23. Hofbauer J. On the occurrence of limit cycles in the Volterra–Lotka differential equation // Nonlinear Anal. 1981. Vol. 5, N 9. P. 1003–1007.