

ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертационную работу

ЖДАНОВОЙ Оксаны Леонидовны

«Математическое моделирование естественной эволюции структурированных биологических популяций и эволюционных последствий промысла»,

представленную на соискание ученой степени доктора физико-математических наук по специальности 03.01.02 – биофизика

Актуальность темы выполненной работы

Диссертационная работа Ждановой О.Л. посвящена выполнению комплексных исследований, направленных на выявление характеристик и закономерностей динамики биологической популяции. Характерной особенностью моделей, составляющих данное исследование, является одновременное рассмотрение, как генетической структуры популяции, так и ее экологических характеристик. Данный подход является перспективным, поскольку изменение генофонда популяций при грубых вмешательствах в природу выявляется не сразу. Могут пройти десятилетия, прежде чем станут очевидными последствия в виде исчезновения одних популяций, а за ними - других, обусловленных разрушением устойчивости экосистемы. Поэтому моделирование природных систем, учитывающих популяционно-генетические эффекты; разработка оптимальных стратегий управления популяциями и оценка результатов их применения методами математического моделирования является крайней важной задачей на современном уровне использования человеком природных и биологических ресурсов. В связи с вышеизложенным работа, выполненная Ждановой О.Л., безусловно, является актуальной.

Сама диссертация (231 страница текста, включая 64 рисунка и 16 таблиц) состоит из введения, семи глав, заключения и списка литературы, включающего 242 наименования.

Введение предваряет основную часть работы обоснованием актуальности исследования, формулировками целей и задач работы; также автор указывает степень новизны и практической значимости результатов диссертационного исследования. Отдельной главы, посвященной обзору литературы и определению места проведенного диссертационного исследования, как это принято в большинстве диссертаций, работа

Ждановой О. не имеет; однако перед каждой новой задачей дается адекватный литературный обзор и таким образом место рассматриваемых задач в предметной области оказывается вполне определенным.

Первая глава посвящена детальному анализу результатов действия отбора, когда одни особи пытаются выжить за счет максимально быстрого размножения, а другие – наиболее экономично используя ресурсы жизнедеятельности. В разделе 1.1 рассматривается наиболее простая ситуация, когда популяция не разделена по возрастам, а адаптивный признак кодируется геном с двумя аллелями. О.Л. Жданова формулирует и строго доказывает ряд утверждений, позволяющих классифицировать динамику рассматриваемой модели и ответить на поставленные в начале исследования вопросы. Результаты аналитического исследования удачно проиллюстрированы численными расчетами. В качестве продолжения исследования (раздел 1.2) приводится обобщение модели на случай, когда вариантов гена больше двух. Рассмотрение этой естественной ситуации значительно расширяет применимость результатов проведенного исследования.

Вторая глава, по сути, является продолжением исследования, начатого в предыдущей главе; автор рассматривает полигенный локус, в котором количество возможных вариантов гена бесконечно и представляет собой континуальное множество. Наиболее интересным результатом данного исследования оказывается возможность объяснения механизмов образования дискретных биологических видов в процессе эволюции под действие естественного отбора.

Далее, в третьей главе подробно исследуется действие естественного отбора в популяции, разделенной по возрастам. Даже наиболее простой вариант жизненного цикла неоднородной популяции – две стадии развития, значительно усложняет моделирование рассматриваемых внутрипопуляционных процессов, поскольку нарушаются известные генетические соотношения (равновесия Харди-Вайнберга), позволяющие уменьшать количество уравнений динамики, добавляются дополнительные внутрипопуляционные характеристики, определяемые на генетическом уровне. О.Л. Жданова очень подробно и основательно строит модели для каждой биологически осмыслинной ситуации, проводит необходимые исследования, позволяющие выявить ряд неочевидных динамических эффектов, возникающих в неоднородных популяциях с разделением по возрастам.

В четвертой главе рассматривается популяция с более сложной возрастной структурой, когда процесс созревания ювенильных особей может продолжаться в течение нескольких сезонов размножения. В процессе детального исследования с помощью

аналитических и численных методов выявляются особенности динамики численности таких популяций. Результат исследования оказывается достаточно неожиданным – популяции с долгим периодом созревания динамически более устойчивы, чем имеющие более простой жизненный цикл. Полученный результат подтверждается упоминающимися в литературе данными о циклах в естественных популяциях.

В пятой главе происходит логичный переход от исследований, имеющих чисто фундаментальную направленность, к более прикладным, интересным с практической точки зрения задачам. Результаты, полученные в первой главе для однородной популяции, развивающейся в условиях зависящего от плотности естественного отбора, дополняются исследованием тех изменений в направлении эволюции и динамики популяций, которые могут произойти, если она становится объектом хозяйственной деятельности человека. Причем полагается, что управление оптимально, т.е. численность популяции не опустится ниже минимально допустимого уровня и будет давать стабильную максимальную прибыль в течение продолжительного времени. И только рассмотрение одновременно генетической структуры и численности популяции в рамках обобщенной модели позволяет увидеть отдаленный эффект, связанный с возможным изменением генофонда такой популяции.

Шестая глава продолжает исследование результатов оптимального управления биологической популяцией, проявляющихся как на экологическом, так и на генетическом уровне. Здесь рассматривается популяция с двумя стадиями развития. Сначала исследуется динамика численности популяции без учета генетической структуры; приводится аналитическое обоснование оптимальности стратегии изъятия постоянной доли от численности отдельного возрастного класса. Продолжение исследования включает рассмотрение эволюции данной популяции в предположении, что на ранней стадии жизненного цикла действует естественный отбор по характеристике выживаемости.

Седьмая глава демонстрирует возможность применения фундаментальных знаний о динамике генетической структуры популяции для определения экологических характеристик, в частности ее численности. Здесь решается важная прикладная задача – исследуются статистические свойства метода определения эффективной численности популяции по генетическим данным. В качестве результата разрабатывается диапазон условий на массив экспериментальных данных, обеспечивающий корректную и эффективную работу рассматриваемого метода. Выводы получены на основе обобщения результатов многочисленных прогонов имитационной модели. В тексте диссертационной

работы Ждановой О.Л. подробно описан принцип построения имитационной модели. Среди заложенных в модель уравнений и формул встречаются, как известные в популяционно-генетической теории, так и новые, полученные автором. В заключительной части главы дается краткое описание программы для исследователей, в которой реализован данный метод.

Достоверность и обоснованность научных положений, выводов и рекомендаций, сформулированных в диссертации. Таким образом, Ждановой О.Л. получен значительный объем новых результатов, достоверность которых обеспечена адекватным построением математических моделей, применением апробированных взаимодополняющих методов их аналитического и численного исследования; соотнесением полученных теоретических результатов с известными данными литературных источников. В работе получило заметное развитие новое научное направление эколого-генетическая популяционная теория динамики.

Достоверность и новизна полученных результатов

К наиболее значительным результатам диссертационной работы Ждановой О.Л., определяющих новизну и практическое значение, необходимо отнести следующее:

1. Выполнено детальное исследование модели эволюции однородной популяции, развивающейся в условиях ограниченности жизненных ресурсов под действием экспоненциально зависящего от плотности отбора.
2. Предложена и исследована интегральная модель с дискретным временем однолокусной менделевской популяции диплоидных организмов, которая является естественным обобщением модели полигаллельной популяции на бесконечномерный случай.
3. Проведено детальное исследование эволюции популяции с двумя возрастными классами. Разработаны и исследованы модели естественного отбора в структурированной популяции: по приспособленностям в дорепродуктивной группе, по выживаемости в репродуктивной группе.
4. Рассмотрена роль продолжительного онтогенеза в формировании устойчивых режимов динамики.

5. Изучены эволюционные последствия оптимального промысла с постоянной долей изъятия в однородной популяции. Выявлены условия сохранения и потери адаптивного генетического разнообразия в результате антропогенного воздействия.
6. Решена задача оптимизации промысла в популяции с возрастной структурой на примере двухвозрастной популяции; аналитически обоснована стратегия изъятия из отдельного возрастного класса доли его численности; описаны условия сохранения и потери адаптивного разнообразия в эксплуатируемой популяции.
7. Впервые детально исследованы выборочные свойства и обоснована возможность применения метода определения эффективной численности производителей по избытку гетерозигот в популяции потомства.

Результаты диссертации получили многочисленную аprobацию на Российских и зарубежных конференциях, представлены в 16 статьях в рецензируемых отечественных и зарубежных журналах, входящих в перечень ВАК; в 3 главах в коллективных монографиях. Диссертация и автореферат написаны ясным языком. Автореферат в полной мере отражает содержание диссертации. Работа Ждановой О.Л. содержит ряд научных выводов, обладающих новизной и представляющих практический интерес, но возникают и некоторые вопросы по ходу изложения текста диссертационной работы, в связи с чем ниже приводятся замечания.

Критические замечания

Замечание 1. Предположение о наличии равновесного значения численности (с. 18) представляется несколько искусственным. Более естественным представляется предположение об отсутствии такого значения (в случае «общего положения»), хотя при этом сложность анализа увеличивается.

Замечание 2. Приведенный на с. 25 анализ бифуркационной диаграммы является неполным. Хотелось бы пояснений по поводу устойчивости предельных циклов длины 2, 4, 8 и т.д. Даже для цикла длины 2 хотелось бы увидеть ответ на вопрос о возможности смены фазы цикла, тем более, что такие явления в дальневосточной природе наблюдаются. Причиной такого скачка фазы могут быть такие природные явления как наводнение, землетрясение и др. Приведенный на рис. 1.7 график выявляет скачок функции, который помимо численного исследования желательно подкрепить аналитикой.

Замечание 3. Утверждения 2.1, 2.2 представляются искусственной идеализацией, поскольку все измеряемые характеристики модели в наблюдениях описываются дискретными величинами. А вот факт, что в результате эволюции сохраняется очень

небольшое количество аллелей, представляется содержательным и, на мой взгляд, заслуживает аналитического исследования.

Замечание 4. К сожалению, в главе 4 не приведены графики колебания численностей различных групп особей. Неясно, существуют ли у анализируемой популяции устойчивые предельные циклы, и каковы, по крайней мере, минимальные периоды. Представляется, что эта глава диссертации несколько недоработана.

Замечание 5. В седьмой главе хотелось бы, чтобы компьютерное исследование статистических оценок было бы подкреплено аналитическим. В модели, где лишь малая часть большой популяции участвует в размножении (с. 167), явно напрашивается обращение к предельным теоремам, например, к теореме Пуассона.

Замечание 6. Хотелось, чтобы в основном качественные результаты, полученные в работе аналитическими (стационарные точки) и численными (бифуркации) методами были подкреплены сравнениями с наблюдениями за популяциями.

Вышеуказанные замечания не уменьшают ценности изложенного в диссертации материала, диссертационная работа Ждановой О.Л. является целостным и законченным научно-исследовательским трудом, обоснованным и апробированным, содержащим оригинальный материал – решение важных для науки и практики задач.

Заключение о соответствии диссертации критериям

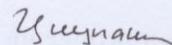
Считаю, что диссертационная работа «Математическое моделирование естественной эволюции структурированных биологических популяций и эволюционных последствий промысла» соответствует требованиям, установленным Положением о порядке присуждения ученых степеней, утвержденного постановлением правительства Российской Федерации от 24.09.2013 № 842, предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора физико-математических наук; ее автор – Жданова Оксана Леонидовна заслуживает присуждения степени доктора физико-математических наук по специальности 03.01.02 - биофизика.

Заведующий лабораторией вероятностных методов

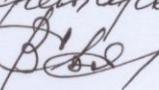
и системного анализа Института прикладной математики

Дальневосточного отделения Российской академии наук

доктор физико-математических наук, профессор

 Г.Ш. Цициашвили



Подпись Цициашвили Г.Ш. заверена
« 14 » октября 2014 г.
Ученый секретарь ЧПИ ДВО РАН
к. ф.-м. н.  1 Слободчиков В.А.