

УТВЕРЖДАЮ

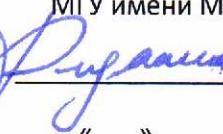
Проректор –

начальник Управления научной политики



и организации научных исследований

МГУ имени М.В.Ломоносова

 А.А.Федянин

« \_\_\_\_ » 2014 г.

### ОТЗЫВ ВЕДУЩЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ

на диссертационную работу Ждановой Оксаны Леонидовны по теме: «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».

Представленная диссертационная работа посвящена теоретическому исследованию и математическому моделированию эволюции структурированных биологических популяций, изучению влияния антропогенного воздействия, а также решению ряда прикладных задач в рамках объединенной эколого-генетической теории популяционной микроэволюции. Развитие данного направления имеет принципиальное значение, как с теоретической, так и с прикладной точки зрения, поэтому актуальность выбранной темы диссертационного исследования не вызывает сомнений.

Диссертационная работа Ждановой О.Л. состоит из введения, семи глав, заключения и списка цитируемой литературы. Общий объем диссертации составляет 231 страницу, включая 64 рисунка, 16 таблиц и список литературы из 242 наименований.

Во введении обоснована актуальность диссертационного исследования, сформулированы цели и задачи работы, показан личный вклад автора в проведенное исследование, степень новизны и практическая значимость полученных результатов.

В первой главе приводится обзор литературы, определяющий место рассматриваемой задачи в области математической популяционной генетики; после чего подробно анализируются результаты действия моногенного г-К-отбора в однородной популяции, не имеющей возрастной структуры. Вначале подробно рассматривается диаллельный случай и выбирается экспоненциальная форма зависимости приспособленности генотипических групп от общей численности популяции. В ходе аналитического исследования предлагаемой модели удается определить условия существования и устойчивости всех равновесных состояний модели, классифицировать

основные типы динамики, возможные в рассматриваемых условиях. Проведенное исследование дополняется моделированием г-К - отбора по полиаллельному локусу с конечным числом аллелей..

Во второй главе рассматривается крайняя ситуация для полиалльного локуса, когда генетическое разнообразие по данному локусу континуально. Исследование результатов действия естественного отбора по локусу с континуальным разнообразием аллелей с помощью предлагаемой в работе интегральной модели показывает образование генетических распределений с небольшим количеством ярко-выраженных пиков. Рассматриваются различные модификации исходной модели: с плотностно-зависимым отбором и без него; с учетом мутации и без них. Во всех случаях сохраняется локальная устойчивость полученных сильно неоднородных распределений. Проводится аналогия между полученными результатами и процессом образования дискретных генетических форм в ходе естественной эволюции.

Третья глава посвящена изучению эволюции неоднородной популяции, жизненный цикл которой включает две стадии развития. Разработан набор моделей динамики генетической структуры и численности для популяции с отбором по выживаемостям на разных стадиях жизненного цикла: в дорепродуктивной группе, в репродуктивной группе, в дорепродуктивной и репродуктивной группе одновременно. Проведено детальное аналитическое исследование эволюционных моделей плотностно-зависимого отбора в двухвозрастной популяции. Найдены генетически мономорфные равновесия, определены условия их существования и устойчивости. Выполнена классификация областей различного динамического поведения численности и генетического состава популяции. Предложенные модели позволяют глубже понять эволюционные процессы, протекающие в структурированной популяции, и выявить новые эффекты. В частности показано, что эволюционное увеличение репродуктивного потенциала популяции сопровождается усложнением динамики ее численности, однако при этом возможна как дестабилизация, так и стабилизация динамики генетического состава популяции. Эволюционный рост адаптивных параметров оказывается немонотонным, он сопровождается резкими колебаниями; а в случае плейотропного гена рост одного из параметров может сопровождаться падением другого.

В четвертой главе исследуется обобщенная модель популяции с возрастной структурой, когда процесс достижения половой зрелости занимает несколько лет (периодов размножения). Целью данной главы является определение связи между усложнением возрастной структуры популяции и характером ее динамического поведения. Как известно, в однородной популяции возрастание скорости ее прироста сопровождается закономерным переходом от устойчивых режимов динамики численности к колебаниям и хаотическому поведению. Результаты аналитического и численного исследования предложенной модели позволяют заключить, что увеличение продолжительности и сложности онтогенеза «в среднем» не увеличивает степень хаотизации атTRACTоров. В частности, в пользу сохранения динамической устойчивости говорит обнаруженное в моделях популяций с большим количеством возрастных групп расширение области значений репродуктивного потенциала, отвечающих равновесной динамике, сужение размаха флюктуаций численностей возрастных групп, а также скучное

разнообразие атTRACTоров большой размерности и преобладание областей, где хаотизация атTRACTоров выражена слабо.

В пятой главе рассматривается эволюция однородной популяции в условиях антропогенного воздействия. Предполагается, что помимо естественного r-К-отбора из популяции производится «сбор урожая», размер которого определяется согласно концепции оптимального равновесного промысла с постоянной долей изъятия. Несмотря на то, что изъятие особей из популяции производится случайно, вне зависимости от их генотипов, условия естественного отбора в рассматриваемой ситуации могут поменяться в результате промысла, поскольку меняется численность популяции. Проведенное исследование дает достаточно полную картину происходящих изменений генетической структуры популяции. Описание снабжено рядом интересных примеров, иллюстрирующих результаты изменения направления естественного отбора и последующего изменения типа генетического равновесия, а так же характера динамики популяции.

Шестая глава посвящена исследованию эволюции промысловой популяции с возрастной структурой. Решение задачи оптимизации промысла в двухвозрастной популяции показывает, что оптимальным является изъятие фиксированной доли численности особей только из одной возрастной группы. Выбор конкретной возрастной группы, из которой стоит производить изъятие, определяется соотношением цен на особей старшего и младшего возрастов, а также значениями внутрипопуляционных параметров. Продолжение исследования включает рассмотрение эволюции данной промысловой популяции в предположении, что она находится под действием естественного отбора, проявляющегося на стадии выживаемости младшего возрастного класса. Показано, что оптимальный промысел стабилизирует динамику численности и генетического состава популяции. Направление естественного отбора явно не изменяется при неселективном изъятии особей, но адаптивное генетическое разнообразие может быть утрачено в результате промысла

В седьмой главе обосновывается необходимость разработки косвенных методов определения эффективной численности биологических популяций для координации деятельности по сохранению биологического разнообразия, создания искусственных популяций и т.п. Проводится исследование статистических свойств и выявляются условия для применения метода определения эффективной численности производителей по избытку гетерозигот в популяции потомства. Строится имитационная модель, которая позволяет оценить качество работы метода на многочисленных прогонах компьютерной программы при различных входных параметрах: исходной численности производителей, размере выборки, количестве исследуемых локусов и аллелей. Модификации имитационной модели включают рассмотрение различных схем размножения, отличающихся от случайного скрещивания и наиболее часто встречающихся в естественных популяциях. Проведенное исследование позволило показать эффективность работы предложенного косвенного метода оценки численности и определить требования к используемым массивам данных для его корректной работы. Заключительная часть главы посвящена краткому описанию пользовательской программы, в которой выполнена реализация данного метода.

Каждая глава диссертации сопровождается кратким введением и заключением. В общем заключении к работе автор, резюмируя, приводит обобщенную сводку всех основных результатов исследования.

В целом, диссертационная работа О.Л. Ждановой является систематическим научным исследованием эволюции структурированных биологических популяций и эволюционных последствий промысла на основе математического и компьютерного моделирования. Автором диссертации продемонстрирован комплексный подход к решению поставленной задачи, включающий все этапы от построения математических и имитационных моделей, их подробного аналитического и численного исследования, до обстоятельной содержательной интерпретации полученных результатов. Основные научные положения и выводы, сформулированные в диссертации, в достаточной степени обоснованы, не противоречат и развиваются сложившиеся научные представления в данной области. В ходе выполнения диссертационного исследования О.Л. Жданова разработала обобщенную модель популяции, обладающей как возрастной, так и генетической структурой, и развивающейся в условиях плотностно-зависимого экологического лимитирования. Подробный аналитический и численный анализ различных вариантов этой модели, компьютерные эксперименты и сопоставления результатов моделирования с данными наблюдений за динамикой и структурой природных популяций позволил соискательнице получить ряд важных содержательных результатов, объясняющих как естественно-эволюционные, так и антропогенные механизмы возникновения и редукции периодических и хаотических режимов популяционной динамики. В итоге автором сформулированы теоретические положения, совокупность которых можно квалифицировать как значимое научное достижение в области синтеза популяционно-генетического и популяционно-экологического подходов.

Результаты исследований, проведенных Ждановой О.Л., представляют несомненный научный и практический интерес. Полученные в работе результаты рекомендуются к использованию в следующих организациях: МГУ им. Ломоносова, ДВФУ, ИАПУ ДВО РАН, ИКАРП ДВО РАН, ИБМ ДВО РАН и других институтах РАН и Министерства образования и науки.

Вместе с тем, в качестве замечаний по работе, можно указать следующее:

1. Нет подробного описания процедуры получения аттракторов (напр., рис. 3.9, 3.10 и т.д.), не ясно насколько влияет на их форму вычислительная погрешность.
2. В моделях популяций с двумя стадиями развития рассматривается, как правило, плотностно-зависимое лимитирование выживаемости младшей возрастной группы. Это является важным и наиболее часто встречаемым типом плотностно- зависимого лимитирования роста численности популяции, но далеко не единственным возможным.

Отмеченные замечания не влияют на достоверность и значимость полученных результатов и выводов.

Автореферат и опубликованные работы корректно и полно отражают основное содержание диссертации.

На основании вышеизложенного считаем, что диссертационная работа «Математическое моделирование естественной эволюции структурированных биологических популяций и эволюционных последствий промысла» вносит

существенный вклад в разработку нового научного направления, объединяющего экологические и генетические популяционные модели, является законченным научным исследованием и удовлетворяет требованиям, предъявляемым к докторским диссертациям; ее содержание соответствует специальности 03.01.02 – биофизика, а ее автор – Жданова Оксана Леонидовна заслуживает присуждения ученой степени доктора физико-математических наук по данной специальности.

Отзыв обсужден и одобрен на заседании кафедры биофизики биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, протокол заседания №\_17/4в от «8» октября \_2014 г.

#### Сведения о ведущей организации:

1. Полное наименование: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова»
2. Сокращенное наименование: Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова, МГУ имени М.В.Ломоносова, или МГУ
3. Почтовый адрес: 119991, г. Москва, ГСП-1, Ленинские горы, д. 1
4. Юридический адрес: 119991, г. Москва, Ленинские горы, д. 1
5. Телефон (495) 939-27-29, Email: info@rector.msu.ru

Зав. сектором информатики и биофизики сложных систем  
Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова,  
д.ф.-м.н., профессор

Г.Ю. Ризниченко

Ученый секретарь кафедры биофизики  
к.ф.-м. н.

О.В. Яковлева

Заведующий Кафедрой биофизики  
Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова  
член-корр РАН  
д.б.н., профессор

А.Б. Рубин

