

**Жданова Оксана Леонидовна**

**МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЕСТЕСТВЕННОЙ  
ЭВОЛЮЦИИ СТРУКТУРИРОВАННЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПО-  
ПУЛЯЦИЙ И ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПОСЛЕДСТВИЙ ПРОМЫСЛА**

Специальность 03.01.02 – биофизика.

**Автореферат**

диссертации на соискание ученой степени  
доктора физико-математических наук



Владивосток – 2014

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте автоматики и процессов управления Дальневосточного отделения Российской академии наук.

Научный консультант: чл.-корр. РАН, доктор биологических наук, профессор  
**Фрисман Ефим Яковлевич**

Официальные оппоненты: **Хлебопрос Рема Григорьевич,**  
доктор физико-математических наук, профессор,  
Сибирский федеральный университет, профессор;

**Цициашвили Гурами Шалвович,**  
доктор физико-математических наук, профессор,  
Институт прикладной математики ДВО РАН, за-  
ведующий лабораторией;

**Семкин Борис Иванович,**  
доктор биологических наук, профессор,  
Тихоокеанский институт географии ДВО РАН,  
ведущий научный сотрудник.

Ведущая организация:  
Московский государственный университет имени  
М.В. Ломоносова, кафедра биофизики Биологиче-  
ского факультета, г. Москва.

Защита состоится 14 ноября 2014 года в 14 часов на заседании диссертационного совета ДМ 005.007.02 в Институте автоматики и процессов управления ДВО РАН по адресу: 690041, г. Владивосток, ул. Радио, 5.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института автоматики и процессов управления ДВО РАН и на сайте <http://iacp.dvo.ru/russian/institute/dissertation/notice.html>.

Автореферат разослан «    » \_\_\_\_\_ 2014 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета Д 005.007.02,  
кандидат технических наук, доцент



Е. Л. Гамаюнов

## Общая характеристика работы

### Актуальность работы.

Основная проблема, вокруг которой формируется динамическая теория популяций, стоящая на стыке популяционной экологии (Федоров, Гильманов, 1980) и популяционной биофизики (Базыкин, 1985; Волькенштейн, 1988; Романовский и др., 2004; Чернавский, 2004), – это описание характера и объяснение механизмов флюктуирующего (квазипериодического и хаотического) поведения численности популяций. Исследование данного вопроса, очевидно, необходимо для решения такой важной прикладной задачи как разработка оптимальной стратегии эксплуатации промысловых видов (оптимизация процесса «сбора урожая»). По смыслу рассматриваемых задач ясно, что в теоретической популяционной экологии проводятся исследования динамики лимитированных популяций, развивающихся в условиях ограниченности ресурсов жизнедеятельности, т.е. в условиях плотностного лимитирования. Поскольку жизненные циклы многих биологических видов имеют ярко выраженную временную периодичность с четко очерченным (весьма небольшим) сезоном размножения, во время которого каждая локальная популяция представляет собой совокупность дискретных непересекающихся возрастных классов, адекватные результаты дает моделирование динамики таких популяций с помощью моделей с дискретным временем. В частности, на примере простейших моделей динамики популяций с неперекрывающимися поколениями ( $N(n+1) = f(N(n), r, K)$ , где  $N(n)$  численность  $n$ -го поколения,  $r$  - репродуктивный потенциал,  $K$  - емкость экологической ниши) показано, что именно плотностно-зависимые факторы ответственны за возникновение хаотических и циклических режимов динамики численности (Шапиро, 1972; Мау, 1975), наблюдаемых и в естественных популяциях.

С 30-х годов XX-го века бурно развивалась другая ветвь динамической популяционной теории – математическая популяционная генетика, в рамках которой строили и исследовали модели эволюционного преобразования генетической структуры популяции (Haldane, 1924; Fischer, 1930; Ратнер, 1973; Crow, Kimura, 1970):  $q_{ij}(n+1) = Q(q_{ij}(n), w_{ij})$ , где  $q_{ij}(n)$  – вектор, компонентами которого являются популяционные частоты  $ij$ -го генотипа в  $n$ -ом поколении по каждому из рассматриваемых локусов, а  $w_{ij}$  – матрица приспособленности данной генотипической группы. Особенности динамики численности при этом, как прави-

ло, не анализировались. Численность считалась либо «достаточно» (фактически неограниченно) большой (в детерминированных моделях) либо неизменной (модели, используемые для анализа последствий генетического дрейфа).

Необходимость объединения популяционно-экологического и популяционно-генетического подходов диктуется природой исследуемого объекта, предполагающей тесную взаимосвязь эволюционных и экологических процессов, протекающих внутри одной популяции. В частности, такие традиционно-экологические характеристики, как репродуктивный потенциал, емкость экологической ниши определяются на генетическом уровне, т.е. каждая генотипическая группа в общем случае характеризуется собственными матрицами репродуктивного потенциала  $r_{ij}$  и ресурсного параметра  $K_{ij}$ ; и уже эти характеристики, вместе с популяционной численностью, определяют матрицу приспособленности данной генотипической группы  $w_{ij} = w_{ij}(r_{ij}, K_{ij}, N)$ . Моделирование совокупности этих факторов возможно лишь в рамках общей эколого-генетической модели:

$$N(n+1) = F(N(n), w_{ij}(r_{ij}, K_{ij}, N(n), q_{ij}(n)))$$

$$q_{ij}(n+1) = Q(q_{ij}(n), w_{ij}(r_{ij}, K_{ij}, N(n))).$$

Предложенная модель позволяет также рассматривать популяции с возрастной структурой посредством перехода от скалярной величины  $N$  к векторной, компоненты которой являются численностями отдельных возрастных групп.

В результате попыток такого объединения появилось три типа задач, которые можно решать в рамках новой эколого-генетической теории. Во-первых, здесь получило естественное развитие исследование действия эволюционных факторов, в первую очередь, естественного отбора, на изменение генетической структуры, а соответственно и изменений характера динамики популяций, развивающихся в условиях ограниченности экологических ресурсов (т.е. находящихся под действием лимитирующих факторов окружающей среды) (Hanski, 1999 и др.). Интересные частные результаты были получены Райгарденом (Rougharden, 1971) и Чарлзуорсом (Charlesworth, 1971). Мощное развитие этих и других результатов (MacArthur and Wilson, 1967) было получено во многих работах и сформулировано в виде концепции  $r$ - и  $K$ -отбора (Pianka, 1978).

Во-вторых, в рамках эволюционно-экологических моделей оказался возможен подробный анализ эволюционно-генетических последствий промысла. Господствующая в теории оптимальной эксплуатации концепция максимально-уравновешенного изъятия (Скалецкая и др., 1979; Абакумов, 1993; Srinivasu, Ismail, 2001; Braumann, 2002; и др.) предполагает поддержание численности

промысловой популяции на уровне, обеспечивающем максимальное воспроизводство. Таким образом, популяции, подверженные промыслу, оказываются в других экологических условиях, чем неэксплуатируемые популяции, имеющие численность, определяемую балансами естественных процессов. В результате в промысловых популяциях могут изменяться условия отбора, а соответственно и приспособленности генотипических групп особей.

К задаче оптимизации промысла с целью сохранения существующего биологического разнообразия плотно примыкает задача обнаружения малочисленных видов, нуждающихся в сохранении. Необходимость этой деятельности связана с отмечаемым в большой серии современных исследований почти катастрофическим снижением эффективной численности популяций и потерей генетического разнообразия в результате антропогенного воздействия. Причем эти негативные для биологических видов тенденции наблюдаются не только в промысливаемых популяциях (например, изменение генетической структуры породобразующих деревьев при восстановлении лесов после вырубки (Norton, 1996; Lee et al., 2002; Finkeldey, Ziehe, 2004), промысловых видов рыб (Hindar et al., 2004)), но и в популяциях, которые явно не эксплуатируются, а испытывают на себе влияние антропогенного воздействия за счет фрагментации и сокращения среды обитания (Curtis, Taylor, 2004). Работа по выявлению малочисленных видов затрудняется недостаточным количеством доступных на данный момент косвенных методов определения эффективной численности популяции, ключевого параметра в сохранении видов, находящихся под угрозой исчезновения. Третий тип задач, решение которых возможно в рамках эколого-генетического подхода, это решение своего рода обратных задач – определение экологических характеристик популяций по данным об их генетической структуре.

Цель работы. Целью диссертационной работы является комплексное исследование эволюции структурированной популяции, развивающейся как в естественных условиях, так и в условиях антропогенного воздействия. Достижение цели предусматривает решение следующих задач:

1. Изучение эволюции однородной популяции, развивающейся в условиях ограниченности жизненных ресурсов. Построение, аналитическое и численное исследование моделей менделевской ди- и полиаллельной однолокусной популяции с плотностно зависимым лимитированием роста численности.

2. Разработка и исследование обобщения модели однородной популяции на случай непрерывного континуального разнообразия аллелей (интегральных моделей) как не учитывающих плотностное лимитирование, так и учитываю-

щих его. Изучение влияния мутационного процесса на полученные стационарные распределения в интегральной модели без плотностного лимитирования.

3. Изучение эволюции популяции с двумя возрастными классами. Разработка моделей естественного отбора в структурированной популяции; аналитическое и численное исследование предложенных моделей.

4. Исследование роли продолжительного онтогенеза в формировании устойчивых режимов динамики популяций. Разработка обобщенной модели популяции со сложной возрастной структурой и исследование разнообразия динамики ее численности.

5. Изучение эволюционных последствий оптимального промысла. Разработка и исследование моделей динамики численности и генетического состава популяции, находящейся под воздействием оптимального промысла. Выявление условий потери либо сохранения адаптивного генетического разнообразия связанных, с антропогенным воздействием.

6. Оптимизация промысла в популяции с возрастной структурой; обоснование стратегии изъятия и оценка возможности сохранения адаптивного разнообразия эксплуатируемой популяции.

7. Разработка косвенных методов определения малочисленных видов, нуждающихся в сохранении. Исследование выборочных свойств и обоснование применимости метода определения эффективной численности производителей по избытку гетерозигот в популяции потомства. Реализация данного метода в программе для пользователей.

Методы исследования. Математические модели динамики однородных популяций с конечным числом аллелей построены на основе аппарата рекуррентных уравнений; представляют собой естественное расширение классической модели Риккера для популяций, находящейся под действием естественного отбора, или расширением моделей однолокусного отбора на случай экологически лимитированных популяций с экспоненциальной зависимостью приспособленности от численности. Математические модели динамики менделевских популяций с бесконечным числом аллелей в одном адаптивном локусе представляют собой дискретно-непрерывные модели. В ходе анализа применялись классические методы исследования устойчивости систем (Шапиро, Луппов, 1983), методы математического анализа. При разработке компьютерных программ численного моделирования динамики интегральных моделей использовались классические методы численного интегрирования. Динамика популяции с возрастной структурой моделировалась на основе подхода Лесли и

Лэфковича (Свирежев, Логофет, 1978; Логофет, 2002). Для решения задач оптимизации промысла применялись аналитические методы теории решения задач безусловной оптимизации, а также вычислительный эксперимент. Для исследования выборочных свойств метода оценки эффективной численности использовались основы теории генетического дрейфа (Crow, Kimura, 1971; Falconer, 1989), классические основы теории вероятности и математической статистики, а также имитационное моделирование.

Научная новизна.

1. Выполнено детальное исследование эволюции однородной популяции, развивающейся в условиях ограниченности жизненных ресурсов под действием экспоненциального плотностно-зависимого отбора. Аналитически и численно исследовано естественное обобщение этой модели на полиаллельный случай. В полном объеме подобные исследования были проведены ранее только для метапопуляции с неполовым размножением (Евдокимов, 1999); а для диплоидной диаллельной популяции с экспоненциальным лимитированием ряд частных результатов был получен М.А. Асмуссен (Asmussen, 1979). Полиаллельный локус описан Ю.М. Свирежевым и В.П. Пасековым (1982) в случае отсутствия плотностного лимитирования (приспособленности генотипов полагаются константами).
2. Предложена и исследована интегральная модель с дискретным временем однолокусной менделевской популяции диплоидных организмов, которая является естественным обобщением модели полиаллельной популяции на бесконечномерный случай. В рамках предложенной модели исследовано влияние некоторых форм мутационного процесса на динамику генетического состава популяции.
3. Проведено детальное исследование эволюции популяции с двумя возрастными классами. Разработаны модели естественного отбора в структурированной популяции: по приспособленностям в дорепродуктивной группе, по выживаемости в репродуктивной группе; проведено аналитическое и численное исследование предложенных моделей.
4. Рассмотрена роль продолжительного онтогенеза в формировании устойчивых режимов динамики. Разработана обобщенная модель популяции со сложной возрастной структурой и выполнено исследование разнообразия динамики ее численности.
5. Изучены эволюционные последствия оптимального промысла с постоянной долей изъятия в однородной популяции. Разработана и исследована модель

динамики численности и генетического состава популяции, находящейся под воздействием оптимального промысла. 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.

Практическая значимость работы. Проведенное исследование эволюции структурированной популяции позволяет достичь комплексного понимания внутрипопуляционных процессов присущих свободно развивающейся популяции; и вносит вклад в развивающуюся теорию математической биологии и популяционной генетики.

Решение задач, связанных с оптимизацией промысла, служит обоснованием методики управления и выработке рекомендаций по оптимизации управления эксплуатируемыми популяциями в природных и искусственных экосистемах.

В целях сохранения биоразнообразия для выявления малочисленных видов, нуждающихся в сохранении, либо при создании искусственных популяции для дальнейшего разведения наряду с другими методами используется метод оценки эффективной численности производителей по избытку гетерозигот в выборке потомства (а также его программная реализация) с учетом требований к объему и качеству данных, полученных в рамках настоящего исследования.

Достоверность научных положений и выводов обеспечена корректным выполнением математических выкладок и преобразований; строгим доказательством основных теоретических выводов и результатов; а также подтверждена численным моделированием. Теоретические выводы согласованы с большим количеством проанализированных литературных источников.

Апробация работы. Основные положения и результаты диссертации докладывались и обсуждались на следующих конференциях: The 19th biennial ISEM Conference “Ecological Modelling for Ecosystem Sustainability in the Context of Global Change” (Toulouse, France, 2013), the 6th International Congress on

Environmental Modeling and Software “Managing Resources of a Limited Planet: Pathways and Visions under Uncertainty” (Leipzig, Germany, 2012); 4th, 6th и 8th International Conference on Bioinformatics of Genome Regulation and Structure “BGRS-2004”, “BGRS-2008”, “BGRS-2012” (Новосибирск, 2004, 2008 и 2012); Международная школа-семинар «Фундаментальные и прикладные исследования в математической экологии и агроэкологии» (Барнаул, 2012); Международная научная конференция «Современные проблемы регионального развития» (Биробиджан 2006, 2012); Дальневосточная математическая школа-семинар им. академика Е.В. Золотова (Владивосток, 2002, 2010, 2012, 2013); Конференции, посвященные памяти А.А. Ляпунова (Новосибирск, 2001, 2011); European Nonlinear Dynamics Conference “ENOC’2008” и “ENOC’2011”(Санкт-Петербург, 2008; Rome, Italy, 2011); The International Scientific Conference on Physics and Control “PhysCon’2003”, “PhysCon’2005”, “PhysCon’2007”, “PhysCon’2009” и “PhysCon’2011” (Санкт-Петербург, 2003, 2005; Potsdam, Germany, 2007; Catania, Italy, 2009; Leon, Spain, 2011); First Russia and Pacific Conference on Computer Technology and Applications (Владивосток, 2010); Национальная конференция с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (Пушино, 2009, 2013); Международная конференции «Математическая биология и биоинформатика» (Москва, 2006).

*Публикации.* По материалам диссертации опубликовано 54 работы, в том числе 20 статей в отечественных и зарубежных журналах (16 из которых входят в Перечень ВАК РФ), 3 главы в коллективных монографиях; в изданиях индексируемых в международных системах цитирования Web of Science - 11 работ (25 цитирований), Scopus – 18 (34 цитирования).

*Личный вклад автора.* Автору принадлежит выбор методов исследования, проведение аналитических и численных расчетов, анализ полученных результатов, активное участие в их обсуждении и биологической интерпретации, математическая постановка задач; часть исследований выполнена под руководством автора. Кроме того, автором разработано необходимое программное обеспечение, являющееся дополнительным инструментом для проводимого в работе численного исследования.

В работах (Жданова и др., 2003; Жданова и др., 2007; Фрисман и др., 2010) автору принадлежит исследование экспоненциального вида зависимости приспособленности от численности.

*Объем и структура диссертации.* Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения и списка литературы, содержит 231 страницу основного тек-

ста, включая 64 рисунка и 16 таблиц. Список литературы включает 242 наименования.

## Содержание работы

**Во введении** обоснована актуальность работы, сформулированы цели и задачи диссертационного исследования, обсуждены основные подходы и методы решения поставленных задач; показана научная новизна, теоретическая и практическая ценность полученных результатов исследования; приведены сведения об апробации работы и основных публикациях.

Изложению результатов каждой из глав предшествует обзор публикаций, имеющих отношение к соответствующей задаче диссертационного исследования.

**Первая глава** посвящена изучению эволюции однородной популяции, развивающейся в условиях ограниченности жизненных ресурсов.

В обзорной части главы определяется место рассматриваемых задач в разработанной теории математической популяционной генетики. Детальное изучение последствий действия плотностно зависимого отбора в одном диаллельном локусе для диплоидной популяции, а также выявление условий существования генетического полиморфизма стало первой задачей настоящего исследования.

### Модель плотностно зависимого отбора. Диаллельный локус.

Рассматривается система рекуррентных уравнений, связывающих частоты аллеля  $A$  ( $q_n$ ) и значения численности популяции ( $x_n$ ) в смежных поколениях:

$$\begin{cases} x_{n+1} = \bar{w}_n x_n \\ q_{n+1} = q_n (w_{AA} q_n + 2w_{Aa} (1 - q_n)) / \bar{w}_n \end{cases} \quad (1.1)$$

где  $\bar{w}_n = w_{AA} q_n^2 + 2w_{Aa} q_n (1 - q_n) + w_{aa} (1 - q_n)^2$  - средняя приспособленность популяции в  $n$ -ом поколении,  $w_{ij} = \exp(R_{ij}(1 - x/K_{ij}))$  - приспособленность соответствующего генотипа, где  $i, j$  - принимают значения:  $A, a$ ;  $R_{ij}$  - мальтузианский параметр, а  $K_{ij}$  - ресурсный параметр соответствующего генотипа;  $R_{ij}$  характеризует репродуктивный потенциал генотипа, а  $K_{ij}$  - емкость экологической ниши.

Перечислим основные предположения, принятые при построении модели (1.1). Рассматривается один диаллельный локус с альтернативными вариантами гена  $A$  и  $a$ , причем фенотип особи жестко определяется ее генотипом. В популяции наблюдается «панмиксия гамет», выполняются менделевские правила наследования; считается, что половой процесс не связан с существованием

дифференцированных полов. Из прямого рассмотрения исключена среда обитания организмов. Поколения считаются неперекрывающимися, т.е. родительское поколение, оставив потомство, элиминируется. Известны реальные популяции растений, насекомых и других объектов, обладающих этим свойством.

Проведено аналитическое исследование модели (1.1). Кроме тривиальной ( $x = 0$ ) существуют две мономорфные стационарные точки; найдены условия их устойчивости:

1.  $q = 0$ ,  $x = K_{aa}$ ; устойчива, если  $0 < R_{aa} < 2$  и  $K_{aa} > K_{Aa}$ ,
  2.  $q = 1$ ,  $x = K_{AA}$ ; устойчива, если  $0 < R_{AA} < 2$  и  $K_{AA} > K_{Aa}$ ;
- и может существовать одно полиморфное равновесие:

$$\begin{cases} (w_{Aa}(x) - 1)^2 = (w_{AA}(x) - 1)(w_{aa}(x) - 1) \\ q = \frac{1 - w_{Aa}(x)}{w_{AA}(x) - w_{Aa}(x)} \end{cases} \quad (1.2)$$

Аналитически определены условия существования и устойчивости полиморфного равновесия (1.2):

**Утверждение 1.1:** а) Если гетерозиготе  $Aa$  соответствует минимальный ресурсный параметр ( $K_{Aa} < K_{AA}$ ,  $K_{Aa} < K_{aa}$ ), то полиморфное равновесие существует и его численность меньше численностей каждого из мономорфных равновесий;

б) если ресурсный параметр гетерозиготы занимает промежуточное положение ( $\min(K_{AA}, K_{aa}) < K_{Aa} < \max(K_{AA}, K_{aa})$ ), то полиморфного равновесия нет;

в) если гетерозиготе соответствует максимальный ресурсный параметр ( $K_{Aa} > K_{AA}$ ,  $K_{Aa} > K_{aa}$ ), то полиморфное равновесие существует и его численность больше численностей каждого из мономорфных равновесий.

**Утверждение 1.2:** Если ресурсный параметр гетерозиготы меньше соответствующих параметров гомозигот, то полиморфное равновесие не может быть устойчивым; если же гетерозигота имеет наибольший ресурсный параметр, то полиморфная стационарная точка может быть устойчивой.

Численное исследование динамического поведения модели (1.1) позволяет заключить:

- Взаимное расположение ресурсных параметров генотипов и начальные условия определяют генетический состав популяции, будет ли она мономорфной или полиморфной. Динамика численности полностью определяется величиной мальтузианского параметра представленного генотипа (или генотипов

при полиморфизме). Этот результат согласуется с исследованиями Б. Чарлзуорса (Charlesworth, 1971) и Е.В. Евдокимова (Евдокимов, 1999).

- Возможен сбалансированный полиморфизм, а также вытеснение оптимального по ресурсному параметру генотипа (при неблагоприятных для него начальных условиях), что не согласуется с результатами Е.В. Евдокимова (Евдокимов, 1999), полученными для модели метапопуляции с неполным размножением, и, по-видимому, является следствием диплоидности.
- Колебания численности в отсутствие колебаний генетического состава являются контрпримером гипотезы генетического контроля, которая колебания численности популяции связывает с колебаниями ее генетической структуры (Chitty, 1960, 1967).
- Колебания численности и генетической структуры популяции иллюстрируют динамическое поведение, примеры которого удалось обнаружить и в природных популяциях (в частности, подобные колебания численности и генетической структуры описаны Л.Берчем (Birch, 1955) для инверсионного полиморфизма в популяциях дрозофилы).

Результаты исследования модели r-K-отбора, даже в таком приближении, когда не принимается во внимание возрастная структура, во многом объясняют существующее разнообразие по репродуктивной стратегии в различных популяциях песцов (Achenovich et al., 2007).

#### Модель плотностно зависимого отбора. Полиаллельный локус.

Обобщения теоретических моделей естественного отбора на полиаллельный случай (напр., Свиричев, Пасеков, 1982) связаны с появлением многочисленных реальных данных (напр., Lewontin, 1974), свидетельствующих о существовании локусов с двумя, тремя и более аллелями.

Изучение последствий действия такого типа отбора в одном полиаллельном локусе, а также выявление условий существования генетического полиморфизма стало следующей задачей настоящего исследования.

Рассмотрим модель полиаллельной популяции с плотностно зависимым отбором. Предположим, было два аллеля:  $A$  и  $a$ , приспособленность гетерозиготы  $Aa$  находилась между приспособленностями гомозигот  $AA$  и  $aa$ , то есть  $\min(K_{AA}, K_{aa}) < K_{Aa} < \max(K_{AA}, K_{aa})$ . Появился третий аллель (чтобы не запутаться в обозначениях, назовем его просто «3»), четвертый и т.д.,  $m$ -ный. Пусть мальтузианский параметр гомозиготы, образованной вновь появившимся аллелем  $R_{ii}$ , больше мальтузианского параметра каждой из уже существующих гомозигот:  $R_{ii} > R_{jj}$ , если  $i > j$ . Параллельно рассматривается симметричный случай,

когда  $R_{ii} < R_{jj}$ , если  $i > j$ . Кроме того, предполагаем, что все графики функций приспособленности пересекаются в одной точке –  $x^*$ , т.е.  $w_{ij}(x^*) = w_{kl}(x^*)$ ,  $\{i, j, k, l\} = 1 \dots m$ . Сделаем еще одно сильное предположение – динамика приспособленности любой из гетерозигот такова, что ее описывает функция  $w_{Aa}(x)$ ; динамику популяции опишем следующей системой уравнений:

$$\begin{cases} x_{n+1} = \bar{w}_n x_n \\ q_{1,n+1} = q_{1,n} (w_{11}q_{1,n} + w_{Aa}(1 - q_{1,n})) / \bar{w}_n \\ \vdots \\ q_{m-1,n+1} = q_{m-1,n} (w_{(m-1)(m-1)}q_{m-1,n} + w_{Aa}(1 - q_{m-1,n})) / \bar{w}_n \\ q_{m,n} = 1 - \sum_{i=1}^{m-1} q_{i,n} \end{cases}, \quad (1.3)$$

где  $n$  - номер поколения,  $x_n$  - численность популяции в  $n$ -ом поколении;  $q_i$  – частота  $i$ -ого аллеля, где  $i$  принимает значения:  $\{1, 2, \dots, m\}$ , 1 соответствует аллелю « $A$ »,  $m$  – « $a$ », следующие аллели будем обозначать просто цифрами – 2, 3 и т.д.;  $w_{ij} = \exp(R_{ij}(1-x/K_{ij}))$ , где  $R_{ij}$  – мальтузианский, а  $K_{ij}$  – ресурсный параметр генотипа  $ij$  – соответственно; средняя приспособленность популяции в  $n$ -ом поколении:

$$\bar{w}_n = w_{11}q_{1,n}^2 + w_{22}q_{2,n}^2 + \dots + w_{(m-1)(m-1)}q_{m-1,n}^2 + w_{Aa} \sum_{i=1}^m q_{i,n}(1 - q_{i,n}).$$

Показано, что модель (1.3) имеет  $m$  мономорфных стационарных точек:  $q_i = 1$ , остальные  $q_j$  равны нулю,  $x = K_{ii}$ , где  $i$  принимает значения:  $\{1, \dots, m\}$ . Мономорфное равновесие  $\{q_i = 1, x = K_{ii}\}$  устойчиво, если выполнены условия:  $\{0 < R_{ii} < 2, K_{ii} > K_{Aa}\}$ .

В полиморфных равновесиях  $k$  аллелей имеют нетривиальные частоты; численность полиморфных стационарных точек определяется так:

$$(1 - w_{Aa}) \sum_{j=1}^k \frac{\prod_{i=1}^k (w_{ii} - w_{Aa})}{w_{jj} - w_{Aa}} = \prod_{i=1}^k (w_{ii} - w_{Aa}), \quad k = 2 \dots m-1. \quad (1.4)$$

Показано, что нет полиморфных равновесий, включающих аллель  $m$ . Доказаны утверждения о том, что численность полиморфной стационарной точки принадлежит отрезку  $(K_{Aa}, \min K_{ii})$  – если  $K_{aa} < K_{Aa}$ , или  $(\max K_{ii}, K_{Aa})$  – если  $K_{aa} > K_{Aa}$ .

Доказаны утверждения о том, что если  $K_{aa} < K_{Aa}$ , то все полиморфные равновесия неустойчивы; в противоположном случае неустойчивы равновесия, включающие от 2 до  $(m-2)$  аллелей; а стационарная точка, в которой частоты всех аллелей, кроме  $m$ -ого нетривиальны, имеет  $(m-1)$  собственное число с модулем, меньшим единицы.

Результаты аналитического исследования модели (1.3) позволяют ожидать следующую динамику. Если в процессе эволюции появляются новые аллели, имеющие наибольшую приспособленность в гомозиготном состоянии, то в равновесии популяция однородна по генетическому составу (закрепится один из «новых» аллелей). Если же ресурсный параметр генотипа  $aa$  максимален, то в равновесии популяция может быть высокополиморфной (рис. 1). При этом, в гомозиготном состоянии аллели, образующие полиморфизм, могут быть даже летальными. Этот результат очень похож на ситуацию, описанную в (Spencer, Marks, 1992), когда в имитационных моделях был получен высокий уровень полиморфизма - вплоть до 38 аллелей; при этом частоты даже летальных в гомозиготном состоянии аллелей могли достигать высокого уровня.

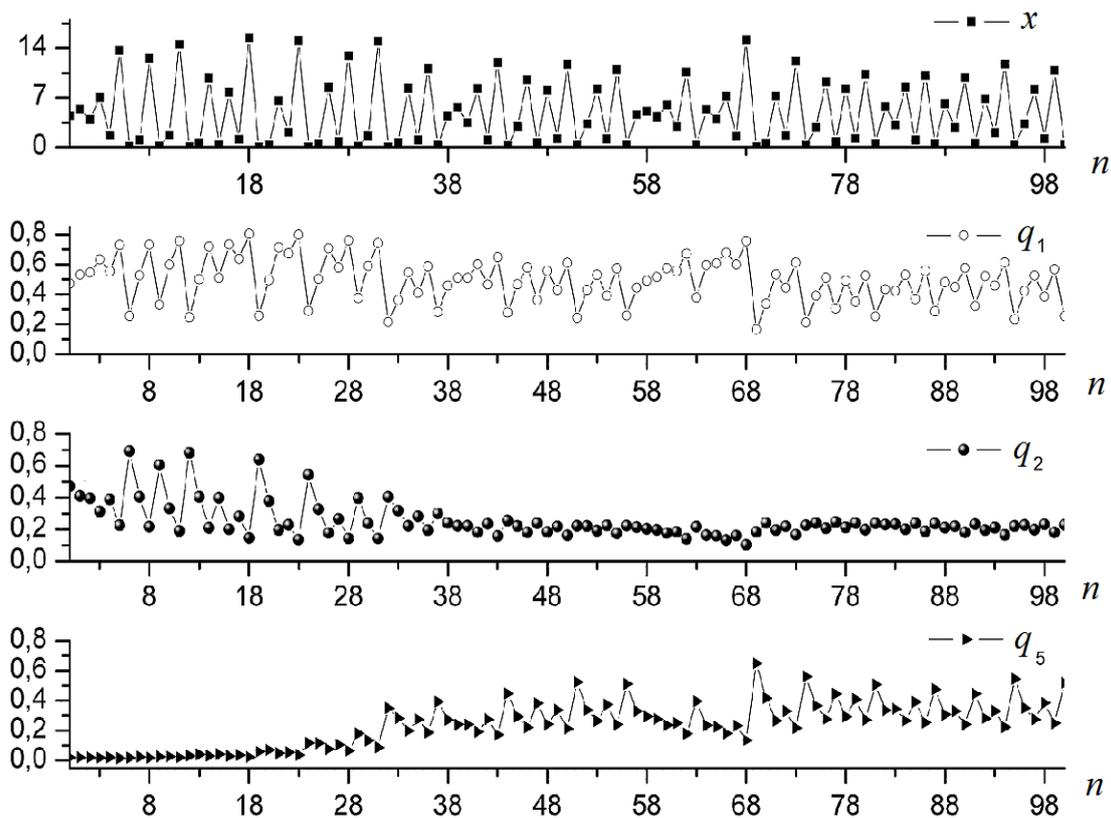


Рис. 1. Установление полиморфизма. Полиаллельная популяция: пять аллелей. Динамика численности ( $x$ ) и частот аллелей ( $q_i$ ). На рисунке не показана динамика частот 3-го и 4-го аллеля, наиболее быстро элиминирующихся из популяции.

Во **второй главе** построено и исследовано обобщение модели однородной популяции на случай непрерывного континуального разнообразия аллелей; также исследуется влияние мутационного процесса на полученные стационарные распределения в интегральной модели без плотностного лимитирования.

Исследование результатов действия естественного отбора в обобщении полиаллельной модели на локус с континуальным разнообразием аллелей дает новый взгляд на одну из центральных проблем теории эволюции, связанной с объяснением механизмов образования дискретных биологических таксонов. Несмотря на то, что основной труд Чарльза Дарвина называется «Происхождение видов», ни этот труд, ни основанная на нем и современной генетике синтетическая теория эволюции так до конца и не дают ответа на вопрос: почему все биологическое разнообразие, в конечном счете, оказывается дискретным, почему жизнь существует в виде отдельных генетически изолированных видов и почему, в большинстве своем, между этими видами не осталось переходных форм. Генетическое разнообразие внутри вида тоже зачастую дискретно и весьма ограничено. Каков механизм фиксации одних аллелей и потери других? Две основные гипотезы, отвечающие на этот вопрос: случайная потеря аллелей в результате дрейфа генов и сбалансированный полиморфизм, вызванный преимуществом гетерозигот, имеют своих сторонников и противников (Алтухов, 2003; Левонтин, 1978; Crow, Kimura, 1971), но так и не дают окончательного решения.

Выполнено аналитическое и численное исследование модели менделевской однолокусной популяции диплоидных организмов с бесконечным числом аллелей.

$$\begin{cases} x_{n+1} = \bar{w}_n x_n \\ q_{n+1}(\tau) = q_n(\tau) \left( \int_0^1 w(\xi, \tau, x_n) q_n(\xi) d\xi \right) / \bar{w}_n, \\ \bar{w}_n = \int_0^1 \int_0^1 w(\xi, \tau, x_n) q_n(\xi) q_n(\tau) d\xi d\tau \end{cases} \quad (2.1)$$

здесь функция  $q_n(\tau)$  – описывает плотность частоты аллеля  $\tau$  в популяции в  $n$ -ом поколении;  $\tau$  и  $\xi$  - маркировка аллелей, могут принимать любые значения на отрезке  $[0,1]$  действительной числовой оси. Функция  $q_n(\tau)$  считается коррект-

ной, если удовлетворяет условиям: 
$$\begin{cases} \int_0^1 q_n(\tau) d\tau = 1, \\ q_n(\tau) \geq 0, \forall \tau \in [0,1]. \end{cases}$$

Приспособленности являются функциями численности, мальтузианского  $R(\xi, \tau)$  и ресурсного параметра  $K(\xi, \tau)$  соответствующего генотипа:  $w(\xi, \tau, x_n) = \exp(R(\xi, \tau)(1 - x_n/K(\xi, \tau)))$ .

Проведено численное исследование динамики модели (2.1) при некоторых видах начального распределения  $q_0(\tau)$  в случае, когда пространство генети-

ческих переменных неоднородно по приспособленностям

$$\left( \int_0^1 w(\xi, \tau, x_n) d\xi = \Psi(\tau, x_n) \neq f(x_n) \right).$$

Оказалось, что в модели (2.1) действительно возникают сильно неоднородные распределения «частот» аллелей. Причем из всего бесконечного начального разнообразия аллелей в результате может сохраниться как один, так и несколько аллелей. При этом численность популяции может, как испытывать колебания, так и находиться на стационарном уровне.

Отдельно рассмотрен частный случай, когда приспособленности не зависят от численности, т.е. в отсутствие плотностного регулирования. Такая модель является естественным обобщением классической модели динамики однолокусной диаллельной популяции с постоянными приспособленностями генотипов (Ратнер, 1977).

$$q_{n+1}(\tau) = q_n(\tau) \left( \int_0^1 w(\xi, \tau) q_n(\xi) d\xi \right) / \int_0^1 \int_0^1 w(\xi, \tau) q_n(\xi) q_n(\tau) d\xi d\tau. \quad (2.2)$$

Генетически  $\int_0^1 w(\xi, \tau) d\xi$  представляет собой интегральную сумму приспособленностей всех генотипов, включающих аллель  $\tau$ . Логично предположить, что рассматриваемый интеграл при фиксированной численности является функцией от  $\tau$  ( $\int_0^1 w(\xi, \tau) d\xi = f(\tau) \neq const$ ), поскольку действительно существуют как полезные аллели, так и вредные.

В результате численного исследования динамики модели (2.2) были получены сильно неоднородные распределения с одним или несколькими выраженными пиками.

Далее в модель (2.2) вводятся равновероятные мутации:

$$\tilde{q}_n(\tau) = (1 - \delta) q_n(\tau) + \delta, \quad (2.3)$$

где  $\delta$  - вероятность мутации аллеля  $\tau$  в любой другой. Далее происходит отбор:

$$q_{n+1}(\tau) = \tilde{q}_n(\tau) \left( \int_0^1 w(\xi, \tau) \tilde{q}_n(\xi) d\xi \right) / \int_0^1 \int_0^1 w(\xi, \tau) \tilde{q}_n(\xi) \tilde{q}_n(\tau) d\xi d\tau. \quad (2.4)$$

Численное исследование (при фиксированном значении  $\delta=0.1$  динамики «частот» аллелей нелимитированной популяции показало, что даже большие частоты равновероятных мутаций не приводят к появлению устойчивых равномерных распределений. Мутационный процесс несколько «размазывает» исходные распределения, но остаются немногочисленные выраженные пики, хотя количество и величина пиков за счет мутаций может возрасти (рис. 2).

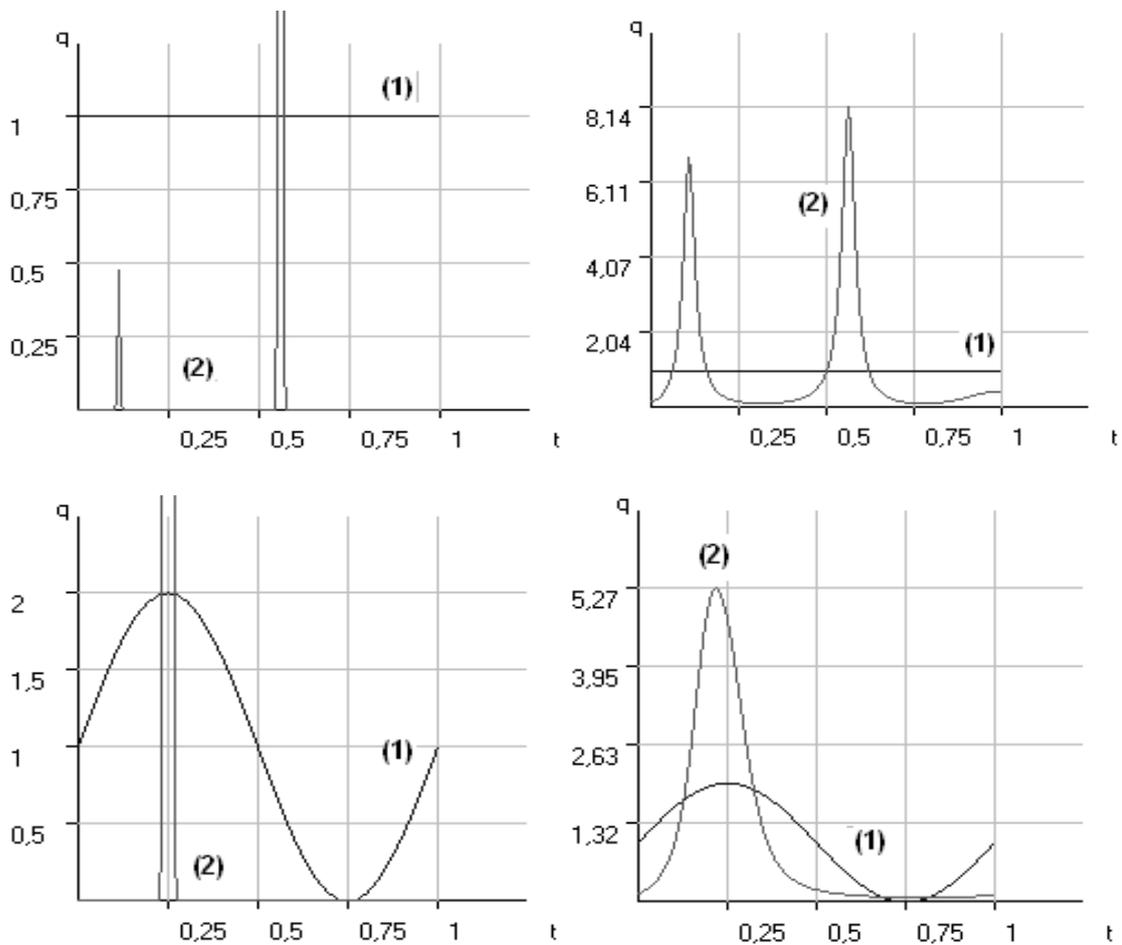


Рис. 2. Предельные распределения в модели без плотностного лимитирования.  $w(\tau, \xi) = 1.5 + 1.5 \sin(8\pi\tau\xi)$ , кривые (1) – начальное распределение «частот» аллелей, (2) – после 1500 поколений. На графиках слева – модель без мутаций, справа – модель с мутациями (выполнено масштабирование).

В **третьей главе** рассмотрена эволюция двухвозрастной популяции, при этом большее внимание уделено моделированию механизмов наследования адаптивных популяционных характеристик.

В простейших моделях популяционной динамики рассматривают лишь изменения общей численности популяции в предположении, что различные ее поколения не перекрываются. Это положение справедливо для некоторых природных популяций (например, для отдельных видов насекомых, горбуши, кальмаров), однако такая ситуация является скорее исключением, чем правилом. Если же продолжительность жизни каждого поколения оказывается существенно больше времени, протекающего между сезонами размножения, то каждая локальная популяция во время размножения состоит из особей, принадлежащих к разным возрастным группам (Hastings, 1992; Lebreton, 1996; Kooi, Kooijman, 1999).

В работе (Фрисман, Скалецкая, 1994) проведено детальное исследование динамики численности популяции, состоящей из двух возрастных классов. Рассматриваемая модель применима для организмов с небольшим временем жизни, включающим два-три периода размножения, как у многих насекомых, рыб, мелких млекопитающих, двух-трех летних растений и др.:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n \\ y_{n+1} = x_n(1-x_n) + cy_n, \end{cases} \quad (3.1)$$

где  $x_n$  и  $y_n$  – это численности старшего и младшего возрастных классов  $n$ -ого поколения;  $a$  – репродуктивный потенциал,  $c$  – выживаемость старшего возрастного класса на последующих годах жизни.

На основе модели двухвозрастной популяции (3.1) разработаны и исследованы эволюционные модели с отбором по выживаемостям на разных стадиях жизненного цикла:

- отбор по выживаемостям зародышей:

$$\begin{cases} x_{n+1} = \bar{w}_n y_n \\ y_{n+1} = x_n(1-x_n) + cy_n \\ q_{n+1} = \frac{p_n(w_{AA}p_n + w_{Aa}(1-p_n))}{\bar{w}_n} \\ p_{n+1} = \frac{x_n(1-x_n)q_n + cy_n p_n}{x_n(1-x_n) + cy_n} \end{cases} \quad (3.2)$$

где  $p_n$  и  $q_n$  частоты аллеля  $A$  в старшем и младшем возрастном классах, соответственно;  $\bar{w}_n = w_{AA}p_n^2 + 2w_{Aa}p_n(1-p_n) + w_{aa}(1-p_n)^2$  – репродуктивный потенциал старшего возрастного класса (или средняя приспособленность зародышей),  $w_{ij}$  – выживаемость  $ij$ -ого генотипа;

- отбор по выживаемостям в репродуктивной группе:

$$\left\{ \begin{array}{l} x_{n+1} = wy_n \\ y_{n+1} = (1-x_n)x_n + \tau(n)y_n \\ q_{n+1} = p_{AA_n} + \frac{1}{2}p_{Aa_n} \\ p_{AA_{n+1}} = \frac{(1-x_n)x_n q_n^2 + y_n c_{AA} p_{AA_n}}{(1-x_n)x_n + \tau(n)y_n} \\ p_{Aa_{n+1}} = \frac{2(1-x_n)x_n q_n(1-q_n) + y_n c_{Aa} p_{Aa_n}}{(1-x_n)x_n + \tau(n)y_n} \end{array} \right. , \quad (3.3)$$

где  $p_{AA}$  и  $p_{Aa}$  - частоты генотипов  $AA$  и  $Aa$  в репродуктивной части популяции,  $c_{ij}$  – выживаемость  $ij$ -ого генотипа в репродуктивном возрасте на последующих годах жизни;  $c$  - средняя выживаемость репродуктивной группы при переходе к следующим сезонам размножения:

$$c(n) = (c_{AA} - c_{aa})p_{AA_n} + (c_{Aa} - c_{aa})p_{Aa_n} + c_{aa};$$

- отбор по выживаемостям зародышей и репродуктивной группы (плейотропный ген):

плейотропией (Plate, 1910; Stearns, 2010) называется свойство одного генного локуса определять несколько фенотипических признаков; например, плейотропным является ген альбинизма, встречающийся у ряда позвоночных и беспозвоночных животных, а также у человека. Механизм действия плейотропии связан с тем, что продукты многих генов зачастую используются в нескольких переплетающихся друг с другом процессах роста и развития организма. Существуют также плейотропные гены, оказывающие неодинаковое воздействие на выживание особей в разные периоды их развития (Chatterjee et al., 2009; Carter, Nguyen, 2011 и др.): например, позитивное на размножение в молодом возрасте и негативное в позднем; эту ситуацию позволяет изучить рассматриваемая в данной работе модель (3.4):

$$\left\{ \begin{array}{l} x_{n+1} = wy_n \\ q_{AA_{n+1}} = w_{AA}(p_{AA_n} + \frac{1}{2}p_{Aa_n})^2 / w \\ q_{Aa_{n+1}} = 2w_{Aa}(p_{AA_n} + \frac{1}{2}p_{Aa_n})(1 - p_{AA_n} - \frac{1}{2}p_{Aa_n}) / w \\ y_{n+1} = (1 - x_n)x_n + cy_n \\ p_{AA_{n+1}} = \frac{(1 - x_n)x_n q_{AA_n} + y_n c_{AA} p_{AA_n}}{(1 - x_n)x_n + cy_n} \\ p_{Aa_{n+1}} = \frac{(1 - x_n)x_n q_{Aa_n} + y_n c_{Aa} p_{Aa_n}}{(1 - x_n)x_n + cy_n} \end{array} \right. \quad (3.4)$$

где  $c(n) = c_{AA}p_{AA_n} + c_{Aa}p_{Aa_n} + c_{aa}p_{aa_n}$  - средняя выживаемость половозрелых особей  $n$ -ого сезона размножения при переходе к следующему сезону,  $w(n) = w_{AA}p_{AA_n}^2 + 2w_{Aa}p_{Aa_n}p_{AA_n} + w_{aa}p_{aa_n}^2$  - средняя приспособленность зародышей,  $p_A = p_{AA} + p_{Aa}/2$ ,  $p_a = 1 - p_A$ ,  $q_A = q_{AA} + q_{Aa}/2$ ,  $q_a = 1 - q_A$ .

Проведено аналитическое и численное исследование эволюционных моделей плотностно-зависимого отбора в двухвозрастной популяции (3.2 – 3.4). Найдены генетически мономорфные равновесия, определены условия их суще-

ствования и устойчивости. В моделях с отбором только в одной возрастной группе найдены полиморфные стационарные точки и условия их существования. В соответствии с результатами анализа стационарных точек системы проведено численное исследование моделей в различных параметрических областях. Выполнена классификация областей различного динамического поведения численности и генетического состава популяции.

Так генетический состав популяции, а именно, будет ли она полиморфной или мономорфной, во многом определяется взаимным расположением приспособленностей гетерозиготы и гомозигот; для случая плейотропии получено балансовое соотношение приспособленностей гетеро- и гомозигот младшего и старшего возраста ( $\frac{w_{Aa}}{1 - c_{Aa}} < \frac{w_{aa}}{1 - c_{aa}}$ ); в свою очередь приспособленности при-

сутствующих в популяции генотипов определяют среднепопуляционные величины  $\bar{w}$  и  $\bar{c}$ , которые вместе определяют характер динамики численности возрастных групп и генетического состава популяции.

Предложенные модели позволяют глубже понять эволюционные процессы, протекающие в структурированной популяции; а также объяснить некоторые явления, наблюдаемые в природных популяциях (например, сосуществование различных репродуктивных стратегий у песцов (Axenovich et al., 2007)). Проведенное исследование в целом подтверждает результаты предыдущих исследований, которые изучали только динамику численности двухвозрастной популяции. Действительно, увеличение репродуктивного потенциала  $w$  и/или выживаемости  $c$  сопровождается усложнением динамики ее численности; при этом возможна как дестабилизация, так и стабилизация динамики генетического состава популяции. Однако эволюционный рост самих адаптивных параметров может быть немонотонным, со значительными флуктуациями. Рассматриваемые модели допускают существенное разнообразие динамических режимов генетической структуры и численности двухвозрастной популяции. При этом начальные условия в отдельных случаях могут определять как генетический состав популяции, так и характер динамики ее численности.

В **четвертой** главе разрабатывается обобщенная модель популяции со сложной возрастной структурой и исследуется разнообразие динамики ее численности с целью изучить роль продолжительного онтогенеза в формировании устойчивых режимов популяционной динамики.

Особенностями возрастной структуры определяются многие свойства популяции. Популяция, состоящая из нескольких возрастных групп, в меньшей степени подвержена влиянию факторов внешней среды, например, таких, которые определяют успешность размножения в конкретном году. Даже крайне неблагоприятные условия размножения, способные приводить к полной гибели приплода того или иного года, не являются катастрофическими для популяции сложной структуры, так как одни и те же родительские пары участвуют в воспроизводстве не один раз. Понимание результатов действия внутрипопуляционных механизмов необходимо для дальнейшего исследования того, что происходит с популяцией при изменении факторов внешней среды. С середины прошлого века активно развиваются и используются матричные модели популяций (Leslie, 1945; Caswell, 1989, 2001; Логофет, Белова, 2007, и др.), позволяющие подробно описывать и изучать роль и значение возрастной структуры, а также стадийности развития для поддержания и эволюции популяционных циклов (Hastings, 1992; Lebreton, 1996; Kooi, Kooijman, 1999).

Предположение о том, что времени, протекающего между двумя последовательными актами размножения, достаточно для развития особей младшего возраста до половозрелого состояния, а новорожденных (или личинок) – до состояния младшего возраста, неверно для многих биологических видов. Поэтому и возрастная структура их популяций сложнее, чем рассмотренная в модели (3.1). В более общем случае возрастную структуру популяции можно описать, выделив три группы биологического возраста: новорожденные особи ( $x$ ), предрепродуктивная, или *ювенильная* группа особей ( $z$ ), которые не достигли возраста репродукции, и *репродуктивная* группа особей, участвующих в размножении ( $y$ ). Длительность этих возрастов по отношению к общей продолжительности жизни может сильно варьировать у разных видов.

В общем случае созревание молодежи до половозрелого состояния может длиться один и более сезонов ( $k$  периодов размножения). Поскольку у многих видов наблюдается высокая смертность на ранних стадиях онтогенеза, а особи, пережившие "критический" возраст, демонстрируют низкую смертность и доживают до зрелого возраста, будем считать, что плотностно-зависимая регуляция численности осуществляется только на ранней стадии – при взрослении младшей группы – и описывается убывающей функцией  $f(x)$  (т.е.  $f'(x) < 0$ ), стремящейся к нулю при бесконечном возрастании аргумента. Ситуация, когда выживаемость приплода в большей степени зависит от его собственной численности, и практически (либо совсем) не зависит от величины половозре-

лой группы, широко распространена в природе. Примером могут служить многие виды рыб, которые, отложив икру, мигрируют в другие места, мальки же развиваются отдельно и присоединяются к основному стаду, лишь достигнув определенной стадии зрелости.

В следующие годы жизни выживаемость особей остается постоянной и описывается константой  $c_2$ ; а  $(1 - c_1)$  – естественная смертность представителей репродуктивной группы. Тогда

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n, \\ z_{1,n+1} = x_n f(x_n), \\ z_{2,n+1} = c_2 z_{1,n}, \dots, z_{k,n+1} = c_2 z_{k-1,n}, \\ y_{n+1} = c_1 y_n + c_2 z_{k,n}. \end{cases} \quad (4.1)$$

Система (4.1) имеет единственное ненулевое равновесие:

$$\begin{aligned} f(\bar{x}) = (1 - c_1)/(c_2)^k a, \quad \bar{y} = \bar{x}/a, \quad \bar{z}_1 = \bar{x} \cdot (1 - c_1)/(c_2)^k a, \\ \bar{z}_2 = \bar{x} \cdot (1 - c_1)/(c_2)^{k-1} a, \dots, \quad \bar{z}_k = \bar{x} \cdot (1 - c_1)/c_2 a. \end{aligned} \quad (4.2)$$

Достаточное условие существования этого равновесия:  $(c_2)^k af(0) > 1 - c_1$ . Его устойчивость определяется значениями собственных чисел, удовлетворяющих уравнению:

$$\lambda^{2+k} - c_1 \lambda^{1+k} - (c_2)^k aF'(\bar{x}) = 0, \text{ где } F(x) = xf(x). \quad (4.3)$$

Аналитически показано, что потеря устойчивости решения (4.2) для чётного количества возрастных классов происходит только при комплексных значениях собственных чисел при переходе  $|\lambda|$  через 1.

Результаты численных экспериментов показывают, что увеличение длительности онтогенеза не сопровождается ожидаемым ростом хаотизации (рис. 3). В среднем динамика более сложно структурированных популяций выглядит менее «богатой», чем динамика популяций с коротким онтогенезом; в пользу большей динамической устойчивости говорит обнаруженное в моделях много-возрастных популяций расширение области значений репродуктивного потенциала, отвечающих равновесной динамике, сужение размаха флуктуаций численностей возрастных групп, а также скудное разнообразие аттракторов большой размерности и преобладание областей, где хаотизация аттракторов выражена слабо. Биологически этот факт означает, что популяция с длительным онтогенезом в среднем обладает более упорядоченной динамикой и потому оказывается более жизнеспособной.

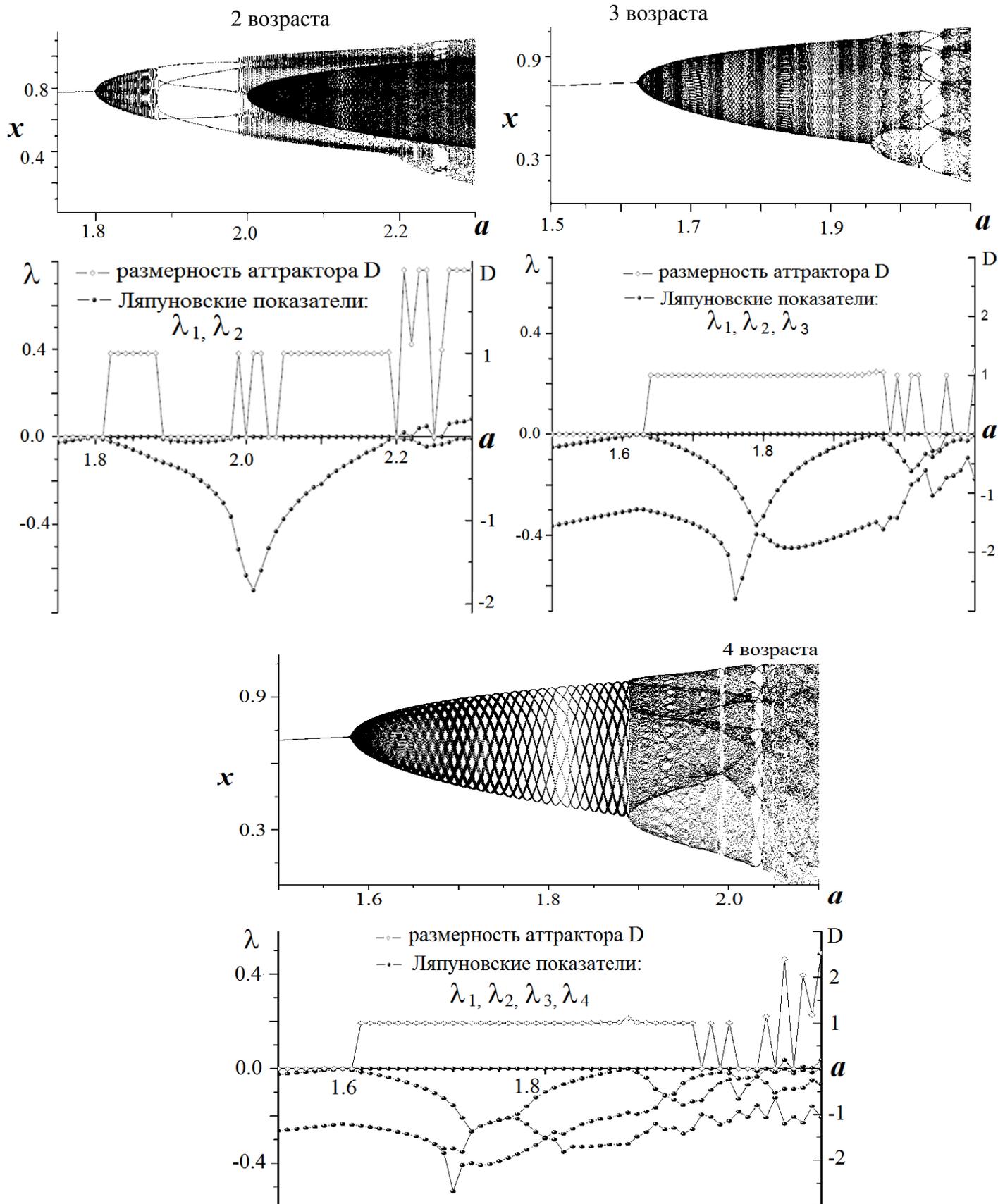


Рис. 3. Распределение численности младшей ( $x$ ) возрастной группы в предельных траекториях (аттракторах) моделей; ниже приведена динамика ляпуновских показателей и размерности аттрактора в зависимости от величины коэффициента  $a$ .

Этот результат дает модельное объяснение тому факту, что при достаточно широком спектре периодических режимов, теоретически возможных для изолированных популяций со структурой (Greenman and Benton, 2004), реально найденные периоды исключительно узкие и многие полевые популяции демонстрируют очевидно стабильную либо псевдоциклическую динамику (Fewster et al., 2000; Freckleton, Watkinson, 2002; и др.).

В **пятой главе** изучаются эволюционные последствия оптимального промысла; разрабатываются и исследуются модели динамики численности и генетического состава однородной популяции, находящейся под воздействием оптимального промысла; определяются условия потери и сохранения адаптивного генетического разнообразия в результате антропогенного воздействия.

В модель (1.1) вводится промысел с постоянной долей изъятия  $u$ :

$$\begin{cases} x_{n+1} = x_n \bar{w}_n (1 - u) \\ q_{n+1} = q_n (w_{AA} q_n + w_{Aa} (1 - q_n)) / \bar{w}_n, \end{cases} \quad (5.1)$$

изъятию подвержены взрослые особи, и величина изъятия («урожай») в  $n$ -ом поколении равна  $x_n w_n u$ . Необходимо определить такой уровень изъятия из популяции, при котором достигается стабильный максимальный равновесный уровень промыслового «урожая» при условии невырождения популяции.

Аналитическое исследование модели эксплуатируемой популяции показало, что модель (5.1) имеет два мономорфных равновесия:  $\{q = 0, x = x_1\}$  и  $\{q = 1, x = x_2\}$ .

- стационарные значения  $x_1$  и  $x_2$  определяются из уравнений  $\left(1 - \frac{R_{aa}}{K_{aa}} x_1\right) w_{aa}(x_1) = 1$  и  $\left(1 - \frac{R_{AA}}{K_{AA}} x_2\right) w_{AA}(x_2) = 1$  - соответственно. Каждое из уравнений, имеет единственное решение, лежащее внутри интервала  $(0, K_{aa}/R_{aa})$  и  $(0, K_{AA}/R_{AA})$  - соответственно. Оптимальные доли изъятия для этих равновесий составляют:  $u_{aa} = 1 - 1/w_{aa}(x_1)$  и  $u_{AA} = 1 - 1/w_{AA}(x_2)$  - соответственно.

- мономорфная стационарная точка оказывается устойчивой, если в данном равновесии приспособленность соответствующей гомозиготы больше приспособленности гетерозиготы.

Полиморфное равновесие  $\{q_3, x_3\}$  существует, если ресурсный параметр гетерозиготы либо больше ресурсных параметров обеих гомозигот ( $K_{Aa} > \max\{K_{AA}, K_{aa}\}$ ), либо - меньше ( $K_{Aa} < \min\{K_{AA}, K_{aa}\}$ ):

- равновесные значения  $x_3$  и  $q_3$  удовлетворяют следующей системе уравнений:

$$\begin{cases} \left( \frac{1}{1-u_{Aa}} - w_{Aa}(x_3) \right)^2 = \left( \frac{1}{1-u_{Aa}} - w_{AA}(x_3) \right) \left( \frac{1}{1-u_{Aa}} - w_{aa}(x_3) \right) (*) \\ q_3 = \frac{1/(1-u_{Aa}) - w_{Aa}(x_3)}{w_{AA}(x_3) - w_{Aa}(x_3)} \end{cases}$$

Из уравнения (\*) выражается доля изъятия  $u_{Aa} = \frac{w_{AA}(x_3)w_{aa}(x_3) - w_{Aa}^2(x_3)}{w_{AA}(x_3) + w_{aa}(x_3) - 2w_{Aa}(x_3)}$ ,

далее, подставляя  $q_3$  в выражение для  $\bar{w}$  и дифференцируя по  $x$ , находится стационарное значение численности из условия  $\frac{\partial}{\partial x}(x\bar{w}) = 0$ , определяющего максимум равновесного урожая.

- полиморфное равновесие оказывается устойчивым, если в нем выполнено условие  $1 < w_{Aa}(x_3)(1 - u_{Aa}) < 3$ .

Проведенное исследование показывает, что если в свободной от эксплуатации популяции за счет ограниченности жизненных ресурсов происходит оптимизация ее генетического состава по ресурсному параметру, т.е. выживают генотипы, наиболее приспособленные к условиям ограниченности жизненных ресурсов; то в эксплуатируемой популяции оптимизируется скорость ее прироста, и уже в этих условиях фактор ограниченности жизненных ресурсов отступает на второй план, а наиболее приспособленными оказываются генотипы, дающие большее потомство. Следовательно, оптимальный промысел способен изменить условия естественного отбора и привести не только к изменению динамики численности эксплуатируемой популяции, но и поменять направление генетической эволюции.

В **шестой главе** выполнена оптимизация промысла в популяции с возрастной структурой; обоснована стратегия изъятия и проведена оценка возможности сохранения адаптивного разнообразия эксплуатируемой популяции.

Оптимизация промысла в популяции, состоящей из двух возрастных классов

Рассматривается модель популяции, состоящей из двух возрастных классов (3.1). Предполагается, что промыслу может быть подвержен либо младший ( $u_1$ ), либо старший возрастной класс ( $u_2$ ), либо оба класса одновременно:

$$\begin{cases} x_{n+1} = ay_n(1 - u_2), \\ y_{n+1} = x_n(1 - u_1)(1 - x_n(1 - u_1)) + cy_n(1 - u_2). \end{cases} \quad (6.1)$$

При этом доход от изъятия составит:  $R(u_1, u_2) = \gamma_1 u_1 x_n + \gamma_2 u_2 y_n$ , где  $\gamma_1$  и  $\gamma_2$  – стоимости условной единицы особей дорепродуктивного и репродуктивного возраста, соответственно.

Для популяции с возрастной структурой необходимо определить набор значений  $u_i$ , соответствующих долям изъятия из  $i$ -й возрастной группы, при этом режим ее эксплуатации должен быть оптимальным.

Рассматриваемый способ промысла, когда производится изъятие особей отдельных возрастных категорий, часто применяется на практике. Например, промысел проходных рыб, когда изъятие из определенной возрастной группы определяется местом лова; кроме того, размер ячейки сети способен регулировать геометрические размеры вылавливаемых особей, что, как правило, определяет и их принадлежность к некоторой возрастной категории. Наиболее ярким примером промысла из разных возрастных классов является коммерческая добыча морского зверя. Наряду с летним промыслом «холостяков», трех-четырех летних самцов северного морского котика (*Callorhinus ursinus* L., 1758), занимающих отдельные изолированные места на лежбищах, идет коммерческий промысел «серебристых» котиков (перелинявших к осени щенков летнего помета), находящихся на других участках лежбища. Стоит упомянуть и печально известный промысел детенышей (бельков и серок) гренландского тюленя (*Pagophilus groenlandicus* Erxleben, 1777).

В работе аналитически показано, что

- **максимум функции дохода  $R$  не достигается внутри области  $\{u_1 \in (0,1), u_2 \in (0,1)\}$ .** Следовательно, стратегия промысла, при которой из популяции изымаются особи обоих возрастов сразу (репродуктивного и дорепродуктивного), не является оптимальной.

- изъятие фиксированной доли особей из младшей возрастной группы позволяет достичь локального максимума дохода  $R_1 = \frac{\gamma_1(a+c-1)^2}{4a(1-c)}$  при

$$\bar{u} = \frac{a+c-1}{1+a-c};$$

- изъятие фиксированной доли особей из старшей возрастной группы позволяет достичь локального максимума  $R_2 = \frac{\gamma_2(a+c-1)^2}{4a^2}$  при:  $\bar{u} = \frac{a+c-1}{1+a+c}$ .

- **оптимальный промысел стабилизирует динамику численностей возрастных групп**, т.к. нетривиальная стационарная точка модели (6.1) оказывает

ся устойчивой при любых значениях внутривидовых параметров  $a + c > 1$ .

Оптимальный промысел и эволюция двухвозрастной популяции

Рассматривается влияние оптимального стационарного промысла на эволюцию двухвозрастной популяции (3.2). Пусть также из каждой возрастной группы изымается некоторая фиксированная доля особей до периода размножения. Из младшей возрастной группы доля изъятия составит  $u_1$ , из старшей –  $u_2$ . Тогда, к очередному сезону размножения численности возрастных групп и частоты аллеля  $A$  в этих группах будут следующими:

$$\begin{cases} x_{n+1} = \bar{w}_n y_n (1 - u_2) \\ y_{n+1} = x_n (1 - u_1) (1 - x_n (1 - u_1)) + c y_n (1 - u_2) \\ q_{n+1} = \frac{p_n (w_{AA} p_n + w_{Aa} (1 - p_n))}{\bar{w}_n} \\ p_{n+1} = \frac{x_n (1 - u_1) (1 - x_n (1 - u_1)) q_n + c y_n (1 - u_2) p_n}{x_n (1 - u_1) (1 - x_n (1 - u_1)) + c y_n (1 - u_2)} \end{cases} \quad (6.2)$$

При этом доход от изъятия составит:  $R(u_1, u_2) = \gamma_1 u_1 x_n + \gamma_2 u_2 y_n$ , где  $\gamma_1$  и  $\gamma_2$  – стоимости условной единицы особей дорепродуктивного и репродуктивного возраста, соответственно.

Для модели (6.2) верно утверждение, что **максимум функции дохода  $R$  не достигается внутри области**  $\{u_1 \in (0,1), u_2 \in (0,1)\}$ ; а локальный максимум функции дохода  $R$  достигается на границах:  $\{u_1 \in (0,1), u_2 = 0\}$  и  $\{u_2 \in (0,1), u_1 = 0\}$  области в каждом из существующих равновесий. В общем случае для модели (4.3) имеется шесть оптимальных долей изъятия:  $\{u_{1aa}, u_{1AA}, u_{1Aa}\}$  – три из младшего возрастного класса, соответствующие двум мономорфным равновесиям  $\{\bar{p} = 0, \bar{q} = 0\}$ ,  $\{\bar{p} = 1, \bar{q} = 1\}$  и одному полиморфному  $\{\bar{p} = \frac{w_{aa} - w_{Aa}}{w_{aa} - 2w_{Aa} + w_{AA}}, \bar{q} = \frac{w_{aa} - w_{Aa}}{w_{aa} - 2w_{Aa} + w_{AA}}\}$ , и аналогичные три доли изъятия из старшего возрастного класса –  $\{u_{2aa}, u_{2AA}, u_{2Aa}\}$ .

Кроме того, **неселективный промысел не меняет направление естественного отбора**.

Проведенное исследование показало, что оптимальный промысел стабилизирует динамику численности и генетического состава популяции. Хотя направление естественного отбора явно не изменяется при неселективном

изъятии особей, адаптивное генетическое разнообразие, имеющееся в неэксплуатируемой популяции, может быть утрачено в результате промысла.

В **седьмой главе** исследуются выборочные свойства и определяются условия для применения метода определения эффективной численности производителей по избытку гетерозигот в популяции потомства; а также приводится краткое описание программы для пользователей с реализацией данного метода.

К задаче оптимизации промысла с целью сохранения существующего биологического разнообразия плотно примыкает задача обнаружения малочисленных видов, нуждающихся в сохранении. Важными параметрами здесь являются эффективная численность популяции ( $N_e$ ) и производителей ( $N_b$ ).

На сегодняшний день предложено к использованию только четыре различных метода оценки  $N_e$  или  $N_b$  косвенно по генетическим данным, через экологическую шкалу времени: временной, по неравновесию сцепления, по разрежению аллелей и по избытку гетерозигот (Waples, 1991; Pudovkin et al., 1996; Hedgcock et al., 2007; Waples, Do, 2008). Хотя все эти методы имеют довольно низкую мощность в целом, в ряде конкретных случаев они остаются единственным средством определения  $N_e$  или  $N_b$ ; и именно эти косвенные методы зачастую полезны в работах по сохранению, особенно когда основной вопрос состоит в том – является ли эффективная численность популяции низкой.

Исследование выборочных свойств метода определения эффективной численности производителей  $N_b$  по избытку гетерозигот, предложенного (Pudovkin et al., 1996); а также продолжение компьютерного моделирования (Luikart, Cornuet, 1999) с целью определения требований к объему данных для эффективной работы метода и обоснования его применимости на практике, является актуальной задачей.

Количество родителей по избытку гетерозигот потомства можно оценить следующим образом:

$$N_b = 1/(2D) + 1/(2(D+1)), D = (H_o - H_e)/H_e \quad (7.1)$$

где  $D$  – это Селандеровское стандартизованное отклонение доли гетерозигот от ожидаемой при случайном скрещивании (Selander, 1970),  $H_o$  и  $H_e$  – наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготности, соответственно (Pudovkin et al. 1996).

Разработан набор компьютерных моделей; учтены такие факторы как: размер выборки, количество исследованных локусов, количество аллелей в каждом исследованном локусе, форма профиля аллельных частот (одинаковые и неодинаковые частоты встречаемости аллелей в локусе, включая ситуацию, ко-

гда присутствуют редкие аллели), а также система скрещивания характерная для популяции.

Большее внимание уделено системе скрещивания со случайным объединением гамет; но поскольку такая система размножения встречается не часто; проведено также компьютерное моделирование и для других типов скрещивания: моногамное и полигамное попарное скрещивание, а также полигиния, при которой один или несколько самцов оплодотворяют несколько самок.

Компьютерная модель имитирует естественную ситуацию: процесс размножения в очень большой (бесконечной) популяции высокопроизводительного вида (например, мидии, устрицы, морской еж, или морская рыба). Из-за каких-либо экологических ограничений, например, отсутствие пищи в слое воды, гнет хищников или перенос течением большинства личинок в места непригодные для жизни, лишь крайне малая часть нерестовой популяции выигрывает в этой «лотерее самовоспроизводства» и успешно вкладывает в исследуемое поколение молоди (Hedgcock, 1994; Hedrick, 2005). Все потомство (личинки или молодь) производится ограниченным числом родителей, случайным образом выбранных из большой родительской популяции. Исследователь пытается оценить количество родителей, которые произвели конкретную популяцию потомства, по выборке из этой популяции молоди. Проводится исследование большого количество локусов каждого индивидуума выборки и строится  $D$ -оценка количества производителей.

#### *Расчет выборочных статистик*

Для каждой отдельной выборки производилось вычисление Селандеровского индекса избытка (или дефицита) гетерозигот (Selander's, 1970) по формуле (7.1). Здесь  $D$  представляет собой взвешенное среднее от  $d_{ij}$  по всем  $n_j$  аллелям и  $k$  локусам.

$$D = \frac{\sum w_{ij} \cdot d_{ij}}{\sum w_{ij}}, \quad (7.2)$$

суммирование производится по всем аллелям и локусам,  $d_{ij} = (H_{o_{ij}} - H_{e_{ij}}) / H_{e_{ij}}$  и  $w_{ij}$  – вес  $i$ -го аллеля в  $j$ -м локусе;  $w_{ij} = \sqrt{N_j} \cdot [(n_j-1)/n_j]$ ,  $n_j$  – это количество аллелей в  $j$ -м локусе,  $N_j$  - количество индивидуумов, исследованных по  $j$ -му локусу.  $H_{o_{ij}}$  и  $H_{e_{ij}}$  - наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность, соответственно, для  $i$ -го аллеля в  $j$ -м локусе. Для полиаллельного локуса рассматриваемые гетерози-

готности вычисляются следующим образом по каждому аллелю:  $H_{o_{ij}} = \frac{h_{i,-i}}{N_j}$ ,

где  $h_{i,-i}$  – это количество всех гетерозигот по  $i$ -му аллелю (т.е. все гетерозиготы, включающие аллель  $i$  и любой другой аллель (не  $i$ ),  $j$ -ого локуса).  $H_{e_{ij}}$  –

несмещенная оценка ожидаемой гетерозиготности по  $i$ -му аллелю  $j$ -го локуса:

$$H_{e_{ij}} = 2p_{ij}(1 - p_{ij}) \cdot \frac{2N_j}{(2N_j - 1)}, \text{ где } p_{ij} \text{ – выборочная оценка частоты } i\text{-го аллеля } j\text{-го локуса.}$$

го локуса.

Далее производился расчет 95%-х доверительных интервалов (CI) оценки  $N_b$ ; стандартная ошибка (SE) оценки  $D$  вычисляется так:

$$SE = \sqrt{\frac{\sum_i \sum_j w_{ij} d_{ij}^2 - \left( \sum_i \sum_j w_{ij} d_{ij} \right)^2 / \sum_i \sum_j w_{ij}}{\sum_i \sum_j w_{ij} \sum_j (n_j - 1)} \cdot \frac{\left( \sum_i \sum_j w_{ij} \right)^2}{\left( \sum_i \sum_j w_{ij} \right)^2 - \sum_i \sum_j w_{ij}^2}}.$$

Метод оценки  $N_b$  (по генотипам потомства) реализован в программе NB\_HetExcess (Zhdanova, Pudovkin, 2008).

Оценки  $N_b$ , вычисленные в каждом модельном прогоне, получены из средних арифметических значений всех  $D$  из 10000 повторных генераций, подставленных в (7.1). Верность данного подхода подтверждается тем, что полученное среднее (по 10000 реплик) оценки ошибки выборочности SE практически совпадает с настоящим ее значением.

Для оценки достоверности и точности  $D$ -оценки  $N_b$  в моделировании использовались следующие суммарные статистики:

- среднее по всем 10000 оценок для каждой имитации вместе с 95%-м диапазоном (от 250-ого до 9750-ого значения в упорядоченном ряду);
- доля реплик, для которых 95%-е доверительные интервалы не покрыли модельное значение  $N_b$ ;
- отношение сигнал/шум  $D$  к ее стандартному отклонению (SD) по всем 10000 реплик имитации, которое измеряет точность итоговой оценки  $N_b$ .

Проведенное исследование позволяет заключить, что оценка по избытку гетерозигот оказывается весьма эффективной для очень небольших родительских популяций, не более 30 особей, при этом размер выборки должен быть более 200 особей, а общее количество независимых аллелей в исследовании более 80. Большее количество аллелей или локусов исследования

может компенсировать меньшие размеры выборки. Если размер оцениваемой родительской популяции больше ( $N_b$  от 50 до 100 особей), то размер выборки и количество независимых аллелей в исследовании должны быть значительно больше (около 500 - 1000 особей, 450 – 900 независимых аллелей). Частота ошибки во всех рассматриваемых случаях очень близка к желаемой величине 0.05.

Моделирование трех различных систем скрещивания, наиболее часто встречающихся в природе (моногамное попарное скрещивание, полигамное попарное скрещивание с различным репродуктивным вкладом от разных линий и полигиния, при которой один или несколько самцов оплодотворяют множество самок) для определения эффекта отклонения от случайного объединения гамет на поведение оценки показало, что она может быть использована и в этих случаях.

### **Основные научные результаты**

1. Исследование модели плотностно-зависимого отбора в однородной неэксплуатируемой популяции (для диаллельного случая) показало, что отбор способствует закреплению генотипа с максимальным ресурсным параметром; значения мальтузианских параметров определяют характер динамики популяции. Т.е. в свободной от эксплуатации популяции за счет ограниченности жизненных ресурсов происходит оптимизация ее генетического состава по ресурсному параметру, выживают генотипы, наиболее приспособленные к условиям ограниченности жизненных ресурсов.

2. В эксплуатируемой популяции оптимизируется скорость ее прироста, и уже в этих условиях фактор ограниченности жизненных ресурсов отступает на второй план, а наиболее приспособленными оказываются генотипы, дающие большее потомство. Оптимальный промысел способен изменить условия отбора и привести не только к изменению динамики численности эксплуатируемой популяции, но и поменять направление генетической эволюции.

3. Разработано и исследовано обобщение модели однородной популяции на полиаллельный случай. Показана возможность существования полиморфизма с большим числом аллелей, что согласуется с результатами имитационного моделирования (Spencer, Marks, 1992).

4. На основе интегральной модели эволюции менделевской однолокусной популяции с континуальным разнообразием аллелей исследуется механизм возникновения дискретных генетических структур, т.е. процесс фиксации огра-

ниченного числа аллелей. Показана локальная устойчивость полученных генетических распределений с небольшим количеством дискретных пиков к воздействию равномерных равновероятных мутаций.

5. Разработаны и исследованы эволюционные модели плотностно-зависимого отбора в двухвозрастной популяции. Показано, что генетический состав популяции во многом определяется взаимным расположением приспособленностей гетерозиготы и гомозигот. Приспособленности присутствующих в популяции генотипов определяют среднепопуляционные величины  $\bar{w}$  и  $\sigma$ , которые вместе определяют характер динамики численности возрастных групп и генетического состава популяции. Увеличение репродуктивного потенциала  $w$  и/или выживаемости  $c$  сопровождается усложнением динамики ее численности; при этом возможна как дестабилизация, так и стабилизация динамики генетического состава популяции. Эволюционный рост самих адаптивных параметров может быть немонотонным, со значительными флуктуациями. Рассматриваемые модели допускают существенное разнообразие динамических режимов генетической структуры и численности двухвозрастной популяции. При этом начальные условия в отдельных случаях могут определять как генетический состав популяции, так и характер динамики ее численности.

6. Проведен модельный анализ связи между продолжительностью онтогенеза и характером динамического поведения изолированной популяции (структурой и размерностью возникающих хаотических аттракторов). Увеличение продолжительности и сложности онтогенеза «в среднем» не увеличивает степень хаотизации аттракторов. В пользу большей динамической устойчивости многовозрастных популяций говорит расширение области значений репродуктивного потенциала, отвечающих равновесной динамике, сужение размаха флуктуаций численностей возрастных групп, а также скудное разнообразие аттракторов большой размерности и преобладание областей, где хаотизация аттракторов выражена слабо.

7. Решение задачи оптимизации промысла в двухвозрастной популяции показывает, что оптимальным является изъятие фиксированной доли численности особей только одной из возрастных групп. Выбор конкретной возрастной группы, из которой стоит производить изъятие, определяется соотношением цен на особей старшего и младшего возрастов, а также значениями внутривидовых параметров. 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.

8. Проведено исследование статистических свойств метода оценки эффективной численности производителей по избытку гетерозигот у потомства с помощью имитационного моделирования; показана возможность применения этого метода на практике. Получены количественные оценки размеров выборок для достижения необходимого качества работы метода. Показано, что рассматриваемая  $D$ -оценка применима при различных системах скрещивания при условии, что эффективная численность производителей мала. Разработана программа Nb\_HetExcess с реализацией данного метода для практического использования исследователями, работающими с реальными генетическими данными.

### СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

#### Статьи в изданиях, входящих в перечень ВАК РФ

1. Жданова О.Л., Колбина Е.А., Фрисман Е.Я. Проблемы регулярного поведения и детерминированного хаоса в математической модели эволюции менделевской лимитированной популяции // Дальневосточный математический журнал. – 2003. Т. 4, № 2. – С. 289-303.
2. Фрисман Е. Я., Жданова О.Л. Анализ процесса фиксации дискретных генетических структур с помощью интегральной модели эволюции менделевской однолокусной популяции диплоидных организмов // Генетика. – 2004. Т. 40, № 5. – С. 709-715.
3. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Исследование динамики модели менделевской однолокусной полиаллельной популяции с экспоненциальным плотностно зависимым отбором // Дальневосточный математический журнал. – 2004. Т. 5, № 2. – С. 250-262.
4. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Динамические режимы в модели однолокусного плотностно-зависимого отбора // Генетика. – 2005. – Т. 41, № 11. – С. 1575-1584.
5. Фрисман Е.Я., Жданова О.Л. Режимы динамики генетической структуры и численности в моделях эволюции локальной лимитированной популяции // Прикладная нелинейная динамика. Серия «Известия ВУЗ-ов». – 2006. – Т. 14, № 1. – С. 99-113.
6. Жданова О.Л., Колбина Е.А., Фрисман Е.Я. Влияние промысла на генетическое разнообразие и характер динамического поведения менделевской ли-

митированной популяции // Доклады Академии Наук. – 2007. – Т. 412, № 4. – С. 564-567.

7. Zhdanova O.L., Pudovkin A.I. Nb\_HetEx: A Program to Estimate the Effective Number of Breeders // Journal of Heredity. – 2008. – V. 99, Is. 6. – P. 694-695.

8. Фрисман Е.Я., Жданова О.Л. Эволюционный переход к сложным режимам динамики численности двухвозрастной популяции // Генетика. – 2009. Т. 45, № 9. – С. 1277–1286.

9. Pudovkin A.I., Zhdanova O.L., Hedgecock D. Sampling properties of the heterozygote-excess estimator of the effective number of breeders // Conservation Genetics. – 2010. – V. 11. – P. 759-771.

10. Фрисман Е.Я., Жданова О.Л., Колбина Е.А. Влияние промысла на генетическое разнообразие и характер динамического поведения менделевской лимитированной популяции // Генетика. – 2010. Т. 46, № 2. – С. 272-281.

11. Жданова О.Л. Бажина Д.А. Режимы динамики генетической структуры и численности в эволюционной модели двухвозрастной популяции // Прикладная нелинейная динамика. Серия «Известия ВУЗ-ов». – 2011. – Т. 19, № 1. – С. 40-54.

12. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Нелинейная динамика численности популяции: влияние усложнения возрастной структуры на сценарии перехода к хаосу // Журнал общей биологии. – 2011. – Т. 72, №3. – С. 214-228.

13. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Влияние оптимального промысла на характер динамики численности и генетического состава двухвозрастной популяции // Известия РАН. Серия биологическая. – 2013. – № 6. С. 738-749.

14. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Моделирование эволюции популяции с двумя возрастными классами // Информатика и системы управления. – 2013. – Т. 36, № 2. – С. 36-45.

15. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Модельный анализ последствий оптимального промысла для эволюции двухвозрастной популяции // Информатика и системы управления. – 2014. – Т. 40, № 2. – С. 12-21.

16. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Моделирование отбора по плейотропному локусу в двухвозрастной популяции // Генетика. – 2014. – Т. 50, № 8. – С. 996-1008.

### **Монографии**

17. Frisman E.Ya., Zhdanova O.L. A Mathematical model of the discontinuous genetic structures fixation process. / In Kolchanov N., Hofestaedt R., Milanesi L.

(Eds.) *Bioinformatics of Genome Regulation and Structure II.* / Springer: New York. 2006. – P. 499-509.

18. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Модели структурированной локальной популяции: изменение генетической структуры и численности // В кн. “Биологическое разнообразие и динамика экосистем: Информационные технологии и моделирование” / отв. ред. Шумный В.К., Шокин Ю.И., Колчанов Н.А., Федотов А.М. – Новосибирск: СО РАН, 2006. – С. 385-393.

19. Frisman E., Zhdanova O. Evolutionary Transition to Complex Population Dynamic Patterns in an Age-structured Population / In Jordán F., Jørgensen S.E. (Eds.) *Developments in Environmental Modelling, V. 25 “Models of the Ecological Hierarchy: From Molecules to the Ecosphere”* – Elsevier B.V., 2012. – P. 91–103.

**Материалы конференций, индексируемые в международных базах цитирования (Web of Science\*, Scopus#)**

20. Frisman E.Ya., Zhdanova O. L. *Mathematical modeling and analyses of the fixation process of discrete genetic structures in a mendelian one-locus population of diploid organisms* // Proceedings of BGRS. – 2004. – V. 2. – P. 273-276.\*

21. Frisman E.Ya., Zhdanova O.L. *The Trade Effects on Both Genetic Variety and Dynamic Behavior of Mendelian Limited Population* // Proceedings of PhysCon. – 2005. – P. 832-836.\*#

22. Zhdanova, O.L. *Optimal harvest with constant quota in population with two age-classes* // RPC Proceedings. – 2010. – P. 423-425. #

23. Zhdanova, O.L., Bazhina, D.A. *Dynamics of population size and genetic structure in two-aged population with pleiotropic locus* // RPC Proceedings. – 2010. – P. 418-422. #

24. Zhdanova O., Frisman E. *Dynamics of genetic structure of population with age structure during optimal harvest with constant quota* // Seppelt R., Voinov A.A., Lange S., Bankamp D. (Eds.) *ICEMS Proceedings “Managing Resources of a Limited Planet: Pathways and Visions under Uncertainty”*. – 2012. – P. 1645-1652. #

Жданова Оксана Леонидовна

Математическое моделирование естественной эволюции структурированных биологических популяций и эволюционных последствий промысла

Автореферат

Подписано к печати « » \_\_\_\_\_ 2014 г. Усл. п. л. 2.0

Уч.-изд. л. 1.6

Формат 60x84/16.

Тираж 100.

Заказ

---

Издано ИАПУ ДВО РАН. Владивосток, ул. Радио, 5

Отпечатано участком оперативной печати ИАПУ ДВО РАН.

Владивосток, ул. Радио, 5