

**Международная конференция  
"Современные проблемы математики, информатики и биоинформатики",  
посвященная 100-летию со дня рождения члена-корреспондента АН СССР  
Алексея Андреевича Ляпунова**

**11 - 14 октября 2011 г., Академгородок, Новосибирск, Россия**

**Дальневосточная школа  
математической биологии:  
о флюктуациях численности как  
результате процессов динамической  
самоорганизации популяций и  
сообществ**

**Е.Я. Фрисман  
ИКАРП ДВО РАН**

# Модель Мальтуса

*Essay on the Principle of Population (1798)*



Томас Роберт  
Мальтус

$$x_{n+1} = \varepsilon x_n$$

Теория эволюции:  
Чарльз Дарвин

Математическая  
популяционная  
генетика:

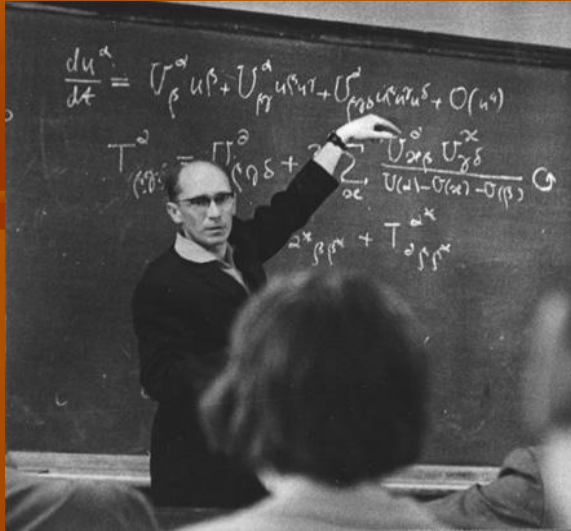
Р. Фишер, С. Райт,  
Дж. Холдейн,  
С.С. Четвериков

Динамика  
экосистем

Модель Пьера  
Ферхюльста

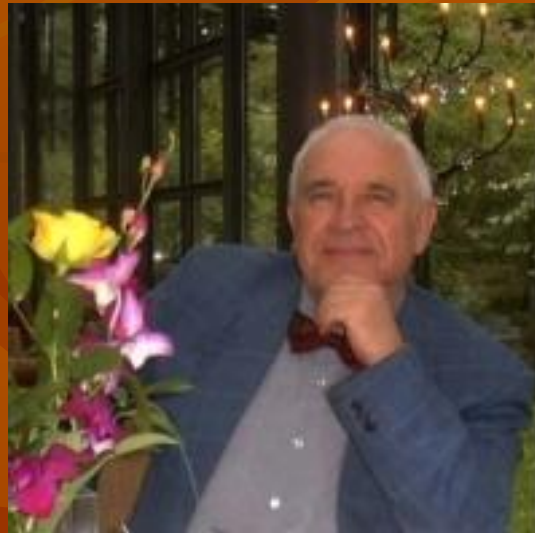
Модели  
Вито Вольтерра

# Математическая биология: «СТОЛИЧНЫЕ» ШКОЛЫ



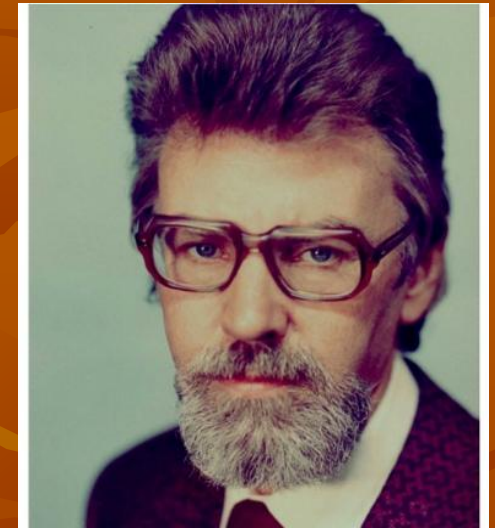
Альберт Макарьевич  
Молчанов

Москва – Пушкино



Юрий Михайлович  
Сви́режев

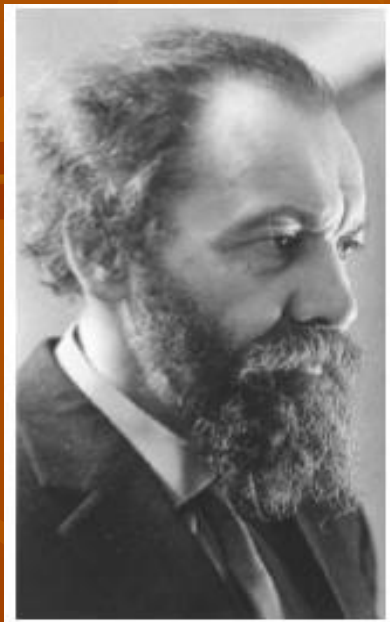
Москва - Потсдам



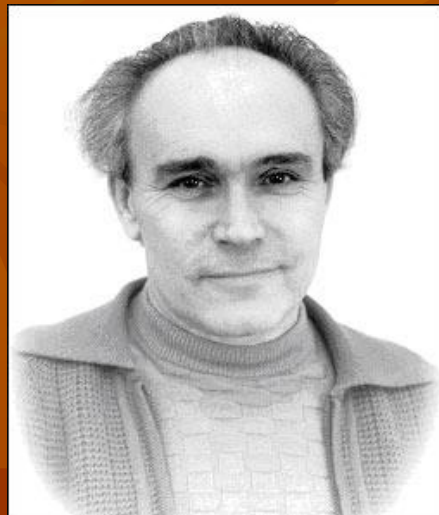
Ратмир Александрович  
Полуэ́ктов

Ленинград

# Математическая биология: Новосибирская школа



Алексей Андреевич  
Ляпунов



Вадим  
Александрович  
Ратнер



Игорь Андреевич  
Полетаев

# Новосибирская школа

## Математическая популяционная генетика

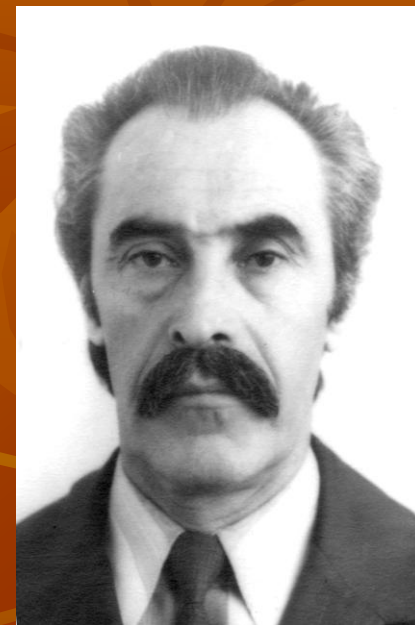


Александр  
Дмитриевич  
Базыкин



З.С. Никоро и Д.К. Беляев. Новосибирск, конец 1970-х

Зоя Софроньевна Никоро  
Дмитрий Константинович Беляев



Эмиль  
Хаймович  
Гинзбург

# *Математическая популяционная экология*

## *Бифуркации в моделях динамики численности*



Александр  
Павлович  
Шапиро



Лорд Роберт Мэй  
(Robert May)  
Президент Королевского  
научного общества  
Великобритании

# Моделирование динамики численности популяций с неперекрывающимися поколениями

$$x_{n+1} = ax_n f(x_n)$$

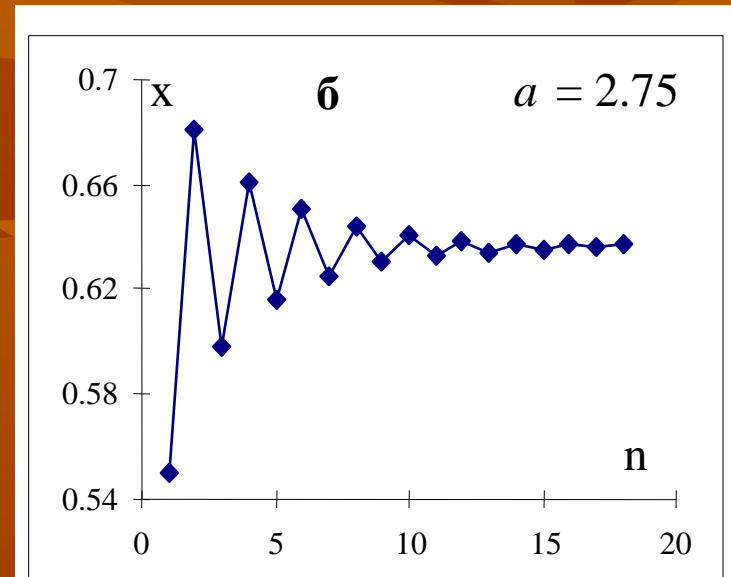
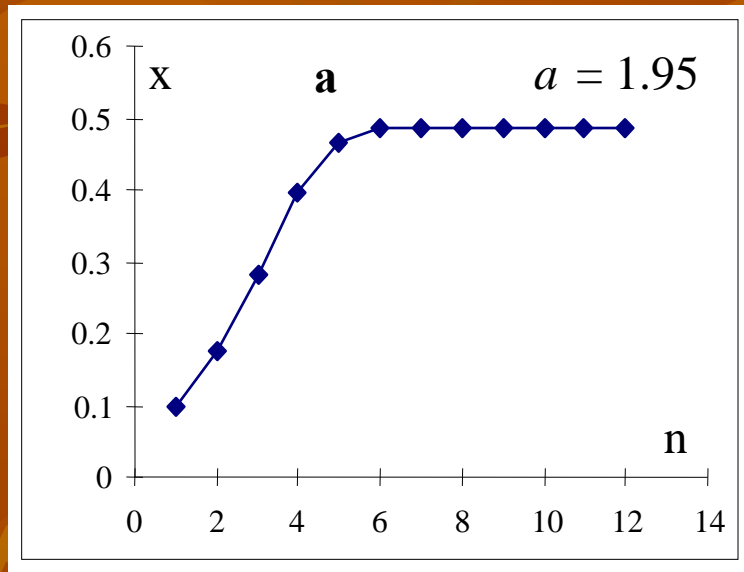
$a$  – репродуктивный потенциал популяции  
выбирается так, чтобы выполнялось  $f(0) = 1$

- Аналог модели Ферхюльста  $f(x) = 1 - kx$
- Модель Риккера  $f(x) = \exp(-bx)$
- Трехпараметрическая модель Хасселла

$$x_{n+1} = \frac{ax_n}{(1 + \gamma x_n)^\beta}$$



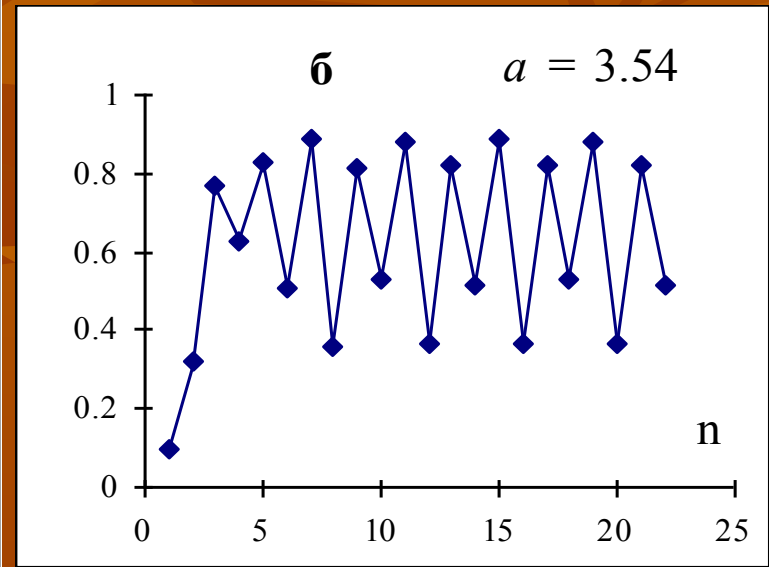
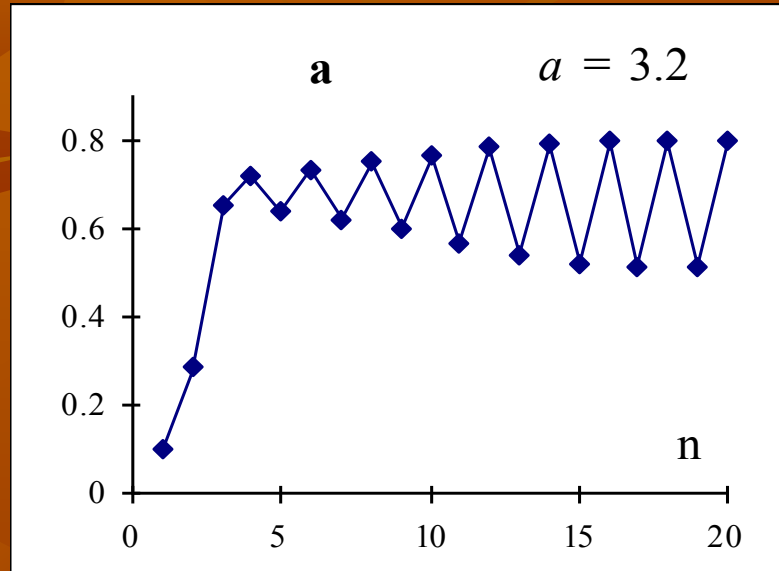
# Графики решений уравнения $x_{n+1} = ax_n(1-x_n)$ при значениях параметра $a < 3$



- а) монотонное стремление к равновесию
- б) затухающие колебания

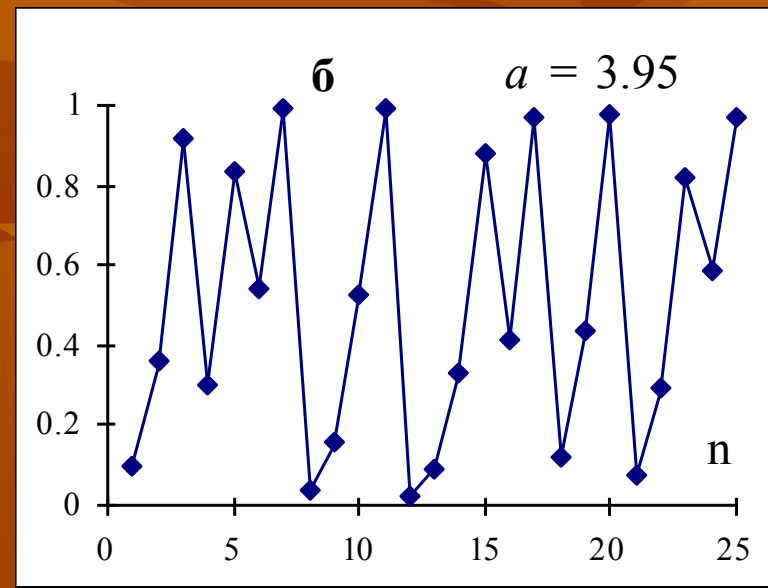
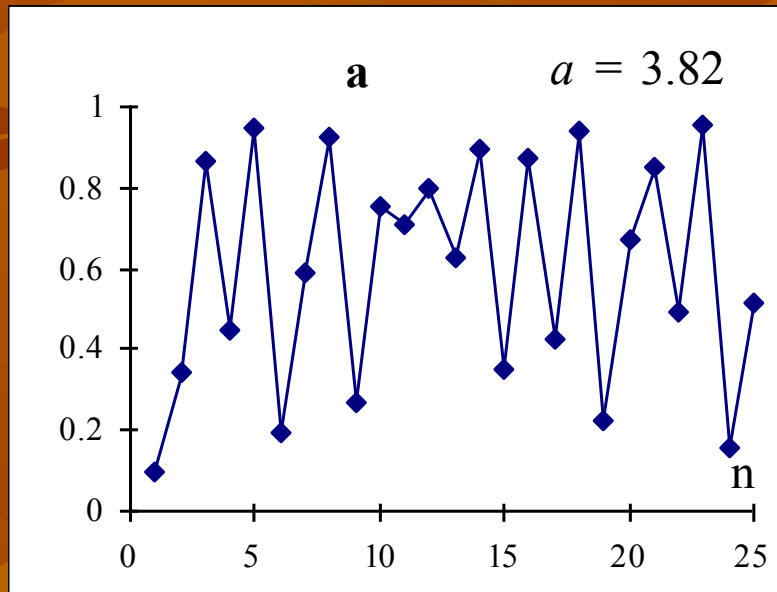


# Графики решений уравнения $x_{n+1} = ax_n(1-x_n)$ , соответствующие предельным циклам



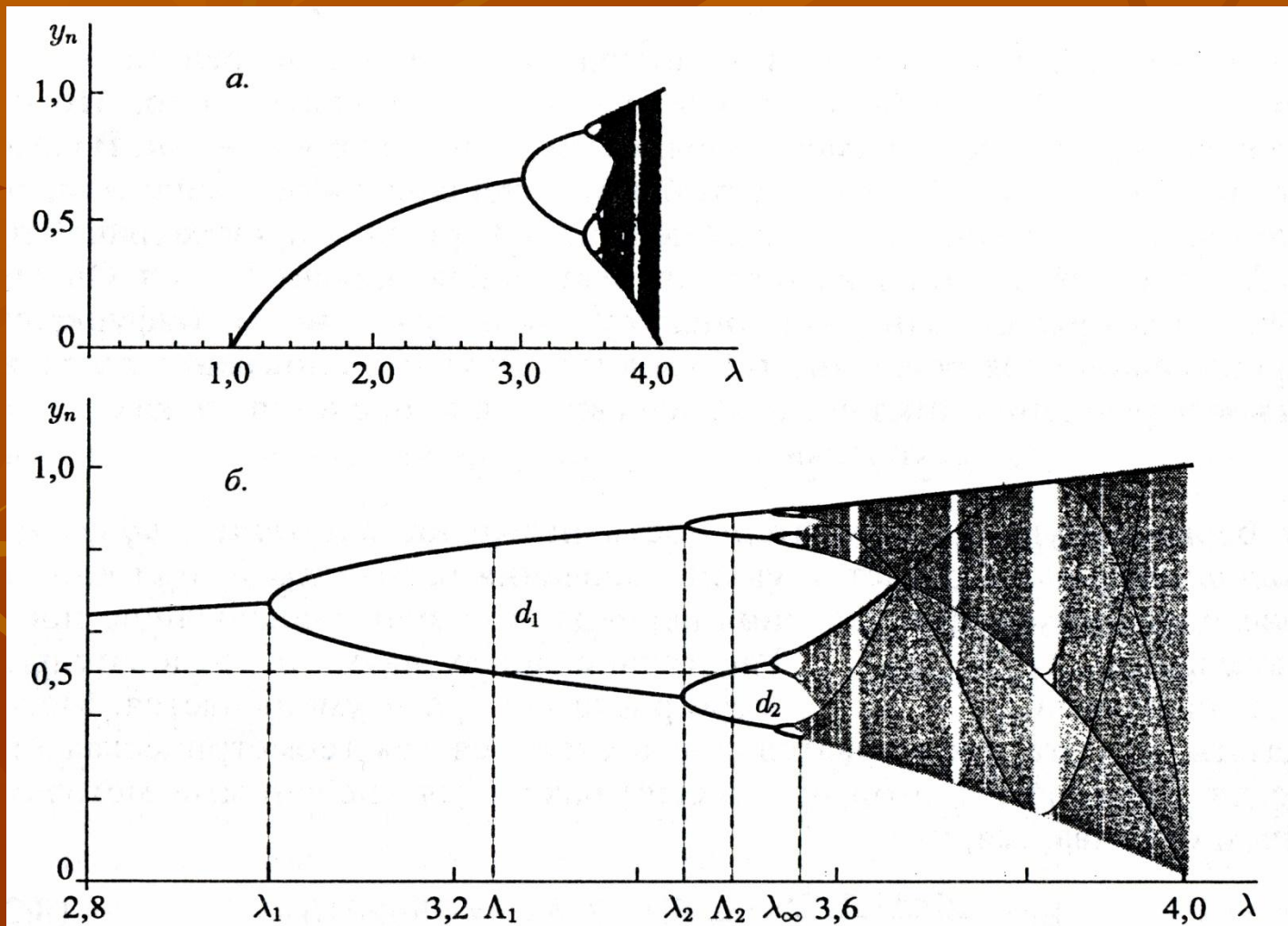
- а) 2-циклу,
- б) 4-циклу

# Графики решений уравнения $x_{n+1} = ax_n(1-x_n)$ , соответствующие хаотической динамике



# Бифуркационная диаграмма модели

$$x_{n+1} = \lambda x_n f(x_n) \quad f = 1-x$$



# Математическая генетика и экология

## Изменение характера динамики численности в процессе эволюции лимитированной популяции

$$\begin{cases} q_{n+1} = q_n (W_{AA}(x_n)q_n + W_{Aa}(x_n)(1 - q_n)) / \bar{W}_n(x_n) \\ x_{n+1} = \bar{W}_n(x_n)x_n, \end{cases}$$

$$\bar{W}_n = W_{AA}(x)q_n^2 + 2W_{Aa}(x)q_n(1 - q_n) + W_{aa}(1 - q_n)^2$$

$q_n$  - частоты аллеля  $A$ ,  $x_n$  - численность популяции  
 $W_{AA}$   $W_{aa}$   $W_{Aa}$  - приспособленности генотипов  $AA$ ,  $Aa$ ,  $aa$

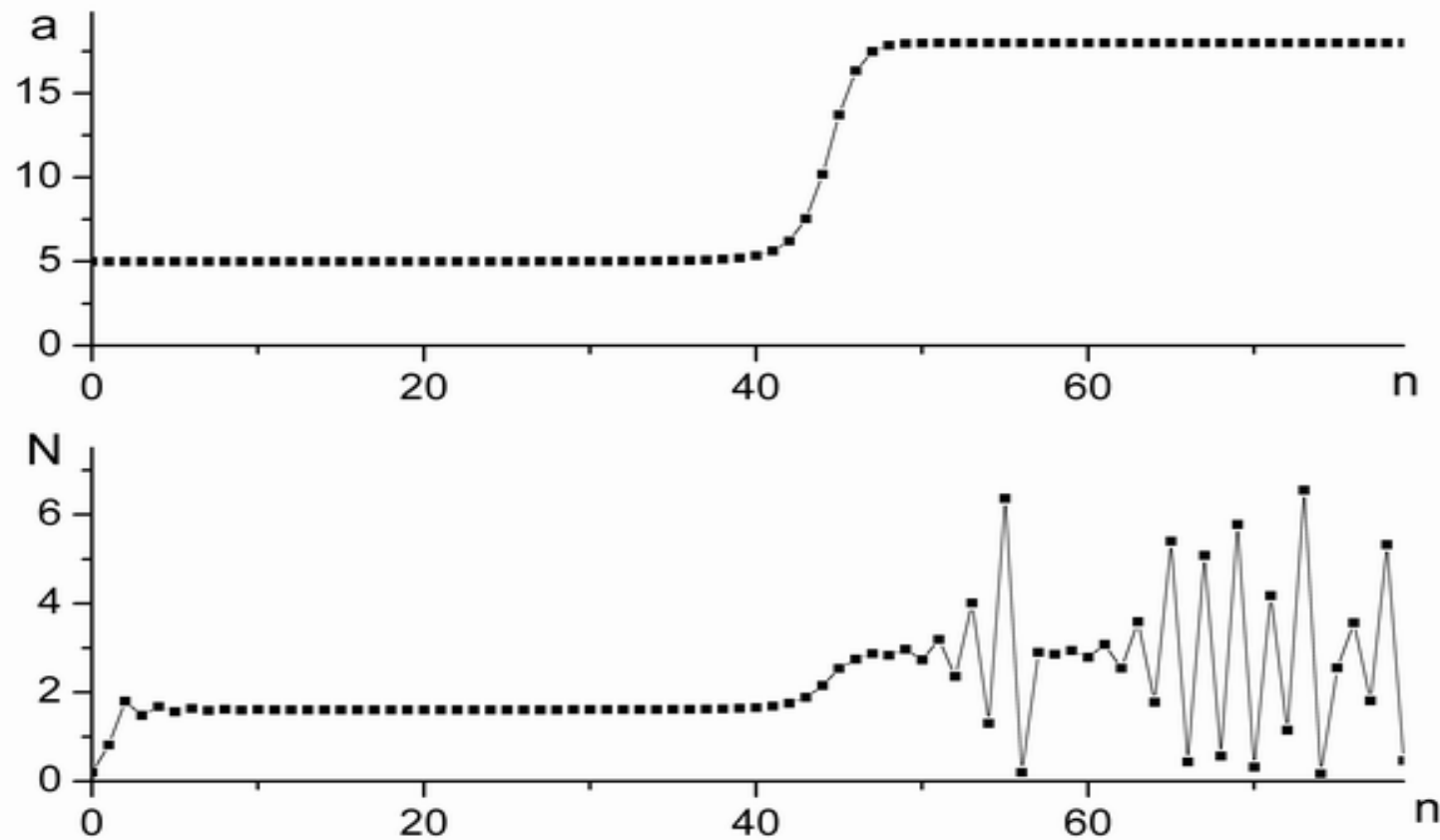
### F-отбор

$$W_i(x) = a_i f(x) \quad x_{n+1} = a_n x_n f(x_n)$$

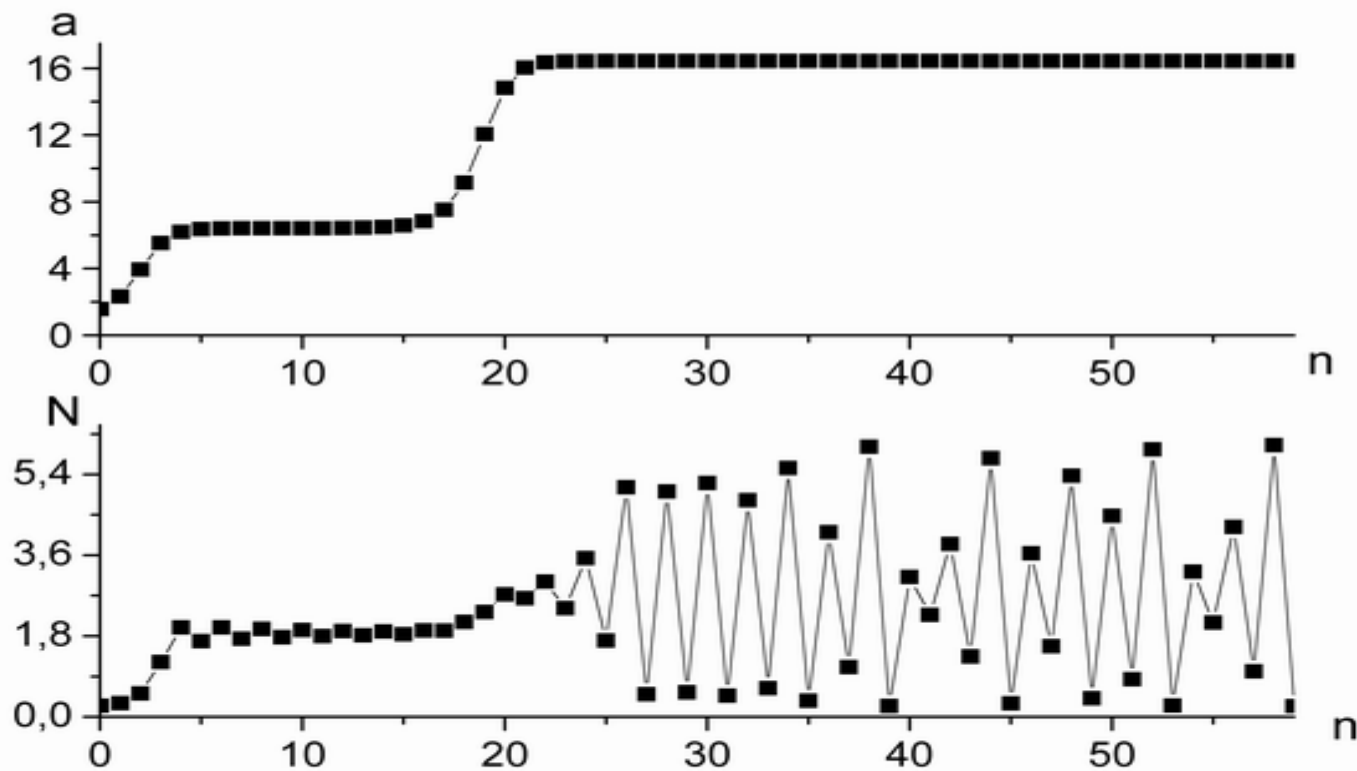
### Теорема Фишера

$$a_{n+1} \geq a_n$$

*Динамика средней приспособленности и численности популяции при  $f(N)=\exp(-N)$  (диаллельная модель)*



*Динамика средней приспособленности и численности популяции при  $f(N)=\exp(-N)$   
(трехаллельная модель)*



# Концепция *r*- *K*-отбора

$$W_i(x) = \exp(r_i(1 - x / K_i))$$

$r_i$  – мальтузианский параметр  $i$ -го генотипа

$K_i$  – ресурсный параметр  $i$ -го генотипа

## Аттрактор модели при

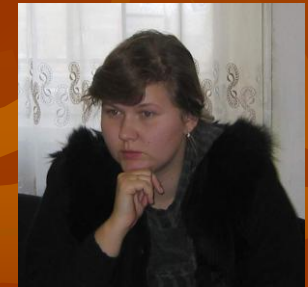
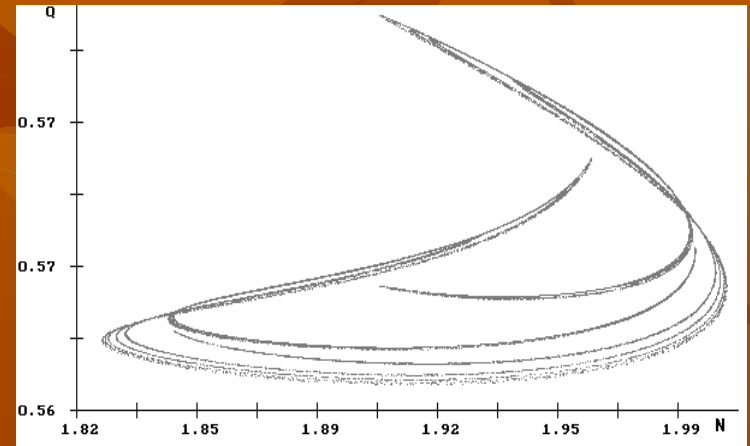
$$K_{Aa} = 0.86, r_{Aa} = 1.18, K_{aa} = 0.95,$$

$$r_{Aa} = 3.8, K_{aa} = 0.57, r_{aa} = 2.8$$

Генетика, 2005. Том 41, № 11. С.1575-1584

Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика, 2006, т. 14, №1. С. 98-112

Это направление развивалось совместно с  
О.Л.Ждановой, Е.А Павловой (Колбиной)



# Уравнения динамики двухвозрастной популяции

$$\begin{cases} x_{n+1} = a(x_n, y_n)y_n \\ y_{n+1} = s(x_n, y_n)x_n + v(x_n, y_n)y_n \end{cases}$$

$x$  - численность младшего возрастного класса

$y$  - численность старшего возрастного класса,

составляющего репродуктивную часть популяции

$n$  – номер периода размножения

$a(x, y)$  – рождаемость

$s(x, y), v(x, y)$  – выживаемости неполовозрелых

и половозрелых особей, соответственно



# *Плотностное лимитирование рождаемости*

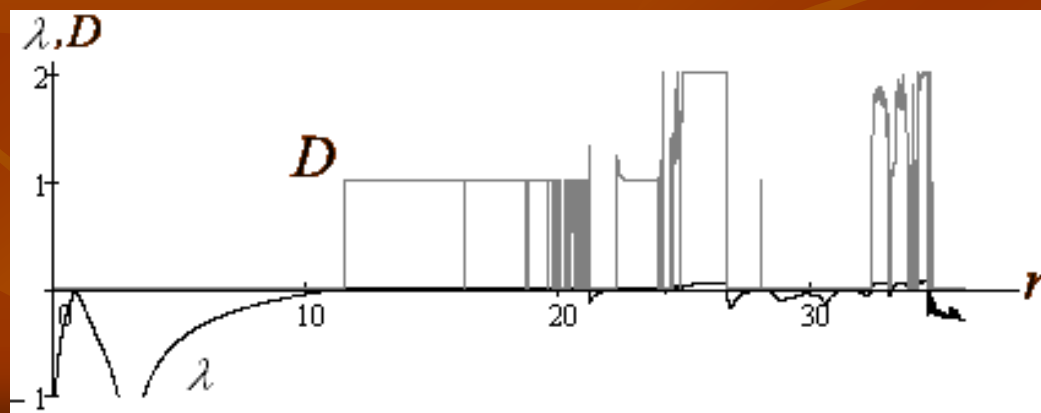
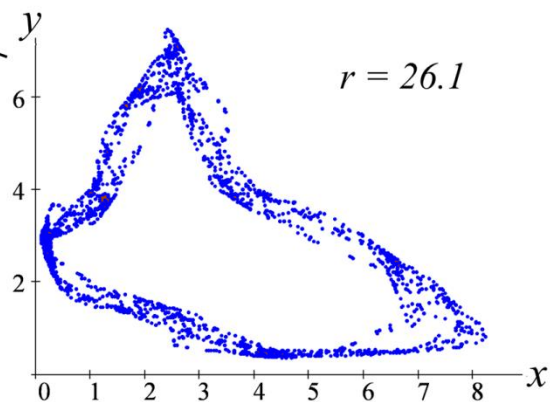
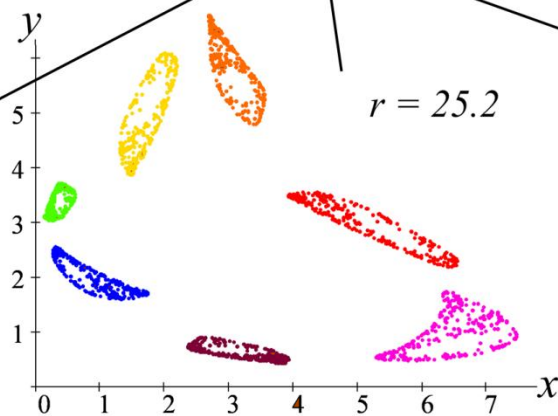
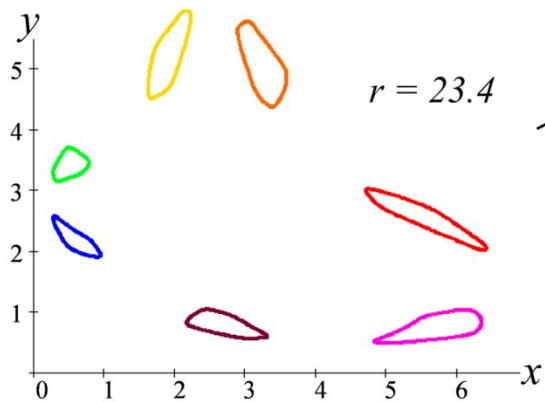
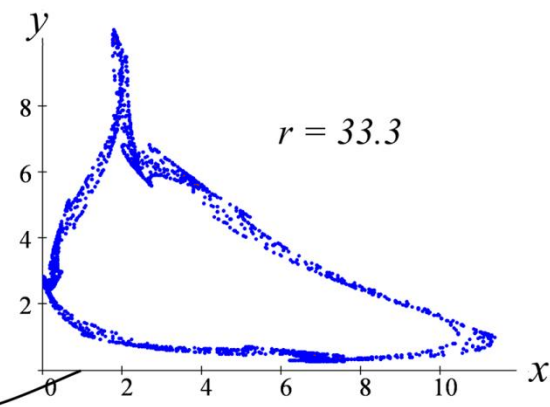
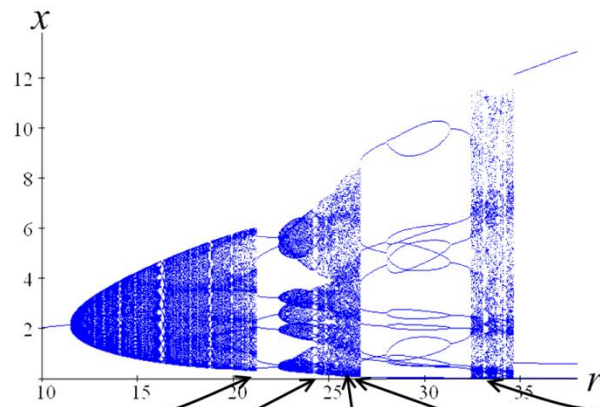
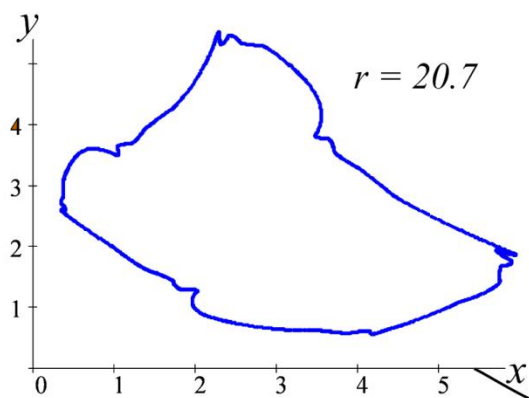
$$\begin{cases} x_{n+1} = a \cdot y_n \cdot \exp(-\alpha \cdot x_n - \beta \cdot y_n) \\ y_{n+1} = s \cdot x_n + v \cdot y_n \end{cases}$$

$a$  - репродуктивный потенциал популяции,  
 $\alpha, \beta$  - коэффициенты, характеризующие уменьшение рождаемости с ростом численностей младшего и старшего возрастного класса, соответственно

Удобными параметрами для исследования последовательности наблюдаемых бифуркаций в данной модели являются величины

$$b = \alpha/(\beta s) \text{ и } r = as$$

# Динамические режимы при $b = 0.2$ и $\nu = 0.1$ ( $0 < b < 3/4$ )



## *Предварительные выводы*

- Наиболее эффективными механизмами регуляции роста численности являются: уменьшение рождаемости с ростом числа взрослых особей и падение выживаемости приплода с увеличением его численности.
- Вместе с тем, именно такая регуляция роста численности при увеличении репродуктивного потенциала приводит к возникновению колебаний численности, имеющих весьма сложную временную организацию.
- Зона параметрической устойчивости популяции может существенно увеличиться, если коэффициент выживаемости младшей возрастной группы будет уменьшаться не только с ростом численности приплода, но еще и с ростом численности половозрелых особей. Однако, такой регуляторный механизм оказывает положительное влияние только при сравнительно слабом воздействии взрослых, не превосходящим авторегуляторную роль молодежи.
- Регуляция выживаемости молодежи преимущественно взрослыми особями оказывается малоэффективна: область устойчивости сильно сужается и при выходе из нее популяция испытывает колебания, подобные биениям.

- Уменьшение выживаемости половозрелых особей с ростом численности популяции не может служить эффективным механизмом сдерживания популяционного роста, однако этот тип регуляции способен существенно ослабить интенсивность и размах популяционных колебаний.

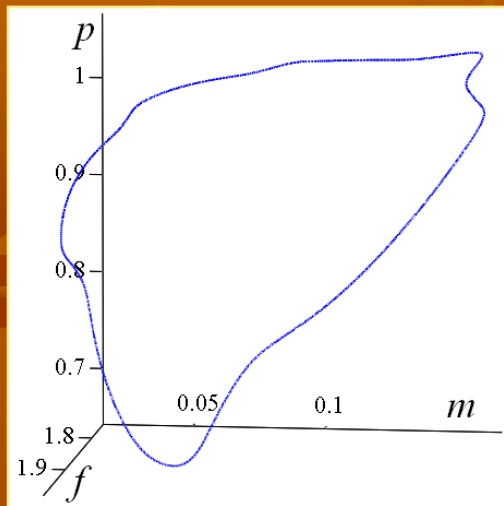
Доклады академии наук (раздел «Общая биология») 1994. Т. 338, № 2. С. 282-286;  
2010. Т. 431, № 6. С. 844–848.

Известия вузов «Прикладная нелинейная динамика», 2010. Т. 18, № 2, с.113-130.  
Ecological Modelling, 2011, Vol. 222. P. 1943-1950.

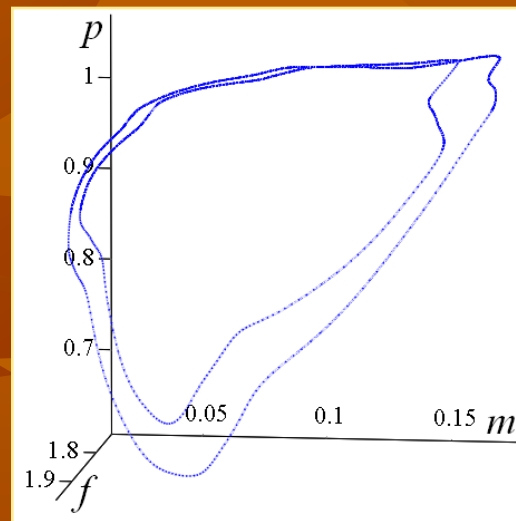
Совместно с Г.П. Неверовой,  
О.Л. Ревуцкой



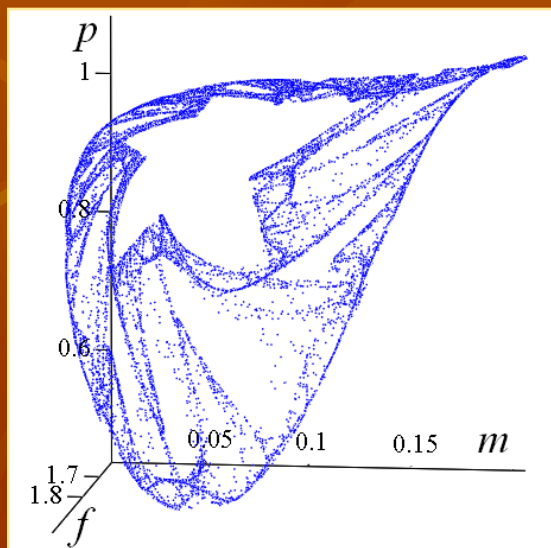
# Эволюция предельные траектории двухвозрастной популяции с половой структурой



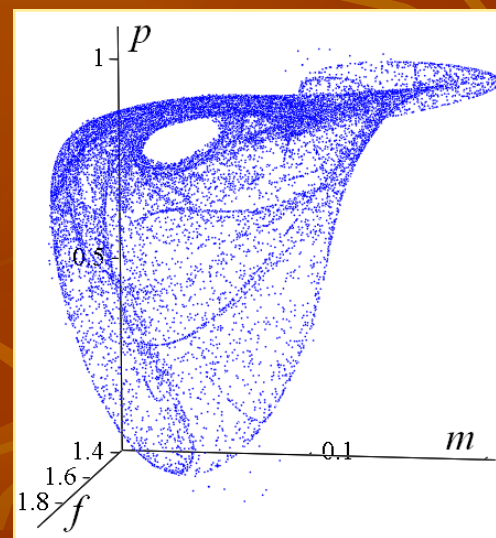
$$a = 0,6555$$



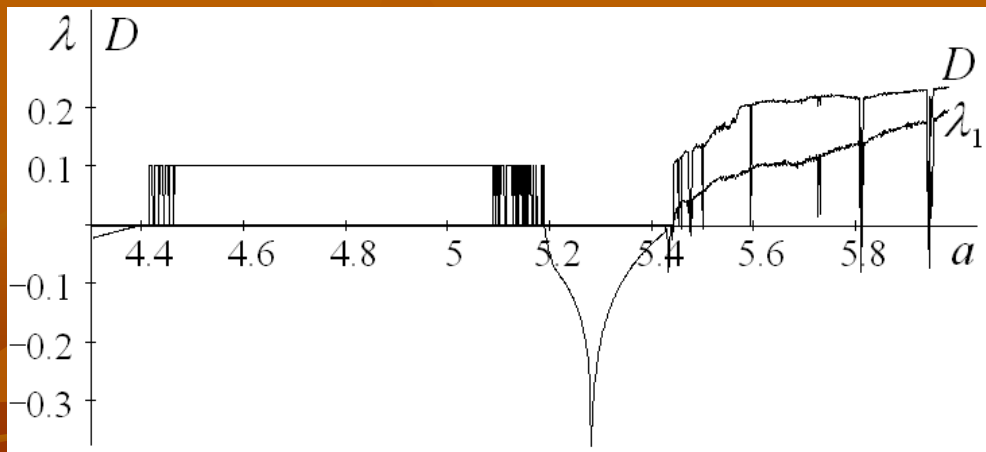
$$a = 0,656$$



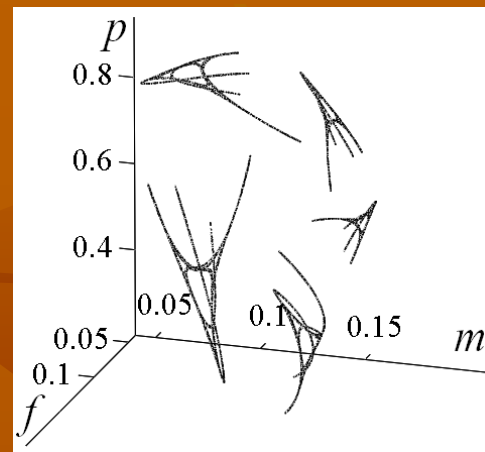
$$a = 0,662$$



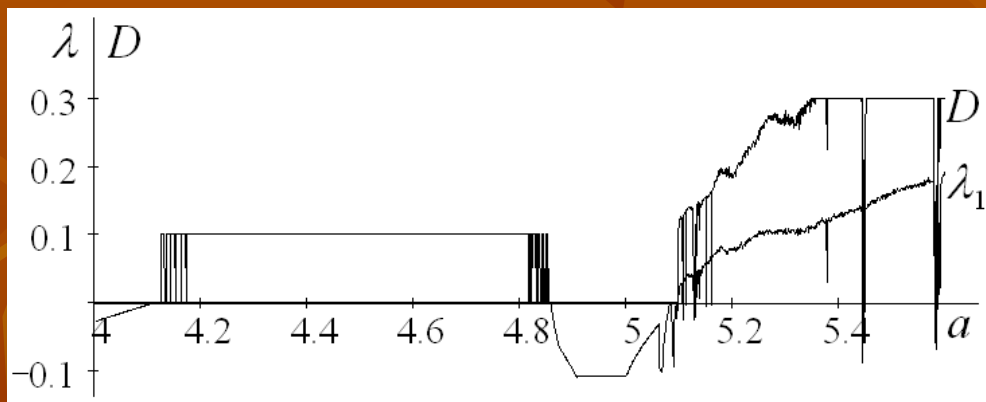
$$a = 0,669$$



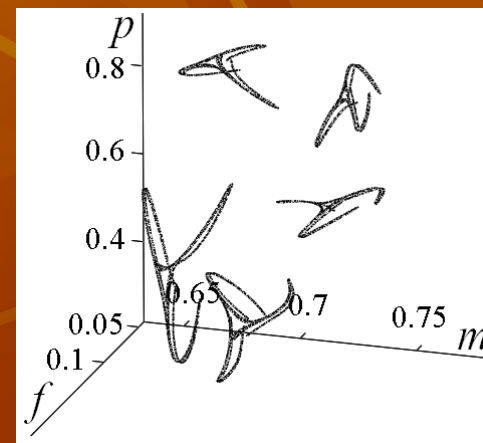
$$s = v = 0.5$$



$$a = 5.503$$



$$s = 0.5 \quad v = 0.9$$



$$a = 5.12$$

# Модель эволюции двухвозрастной популяции

$x_n$  - численность молодежи

$y_n$  - численность  
взрослых

$p_n, q_n$  - частоты аллеля А  
в старшем и младшем  
возрастном классе

$W_{aa}, W_{Aa}, W_{AA}$  -  
приспособленности  
генотипов

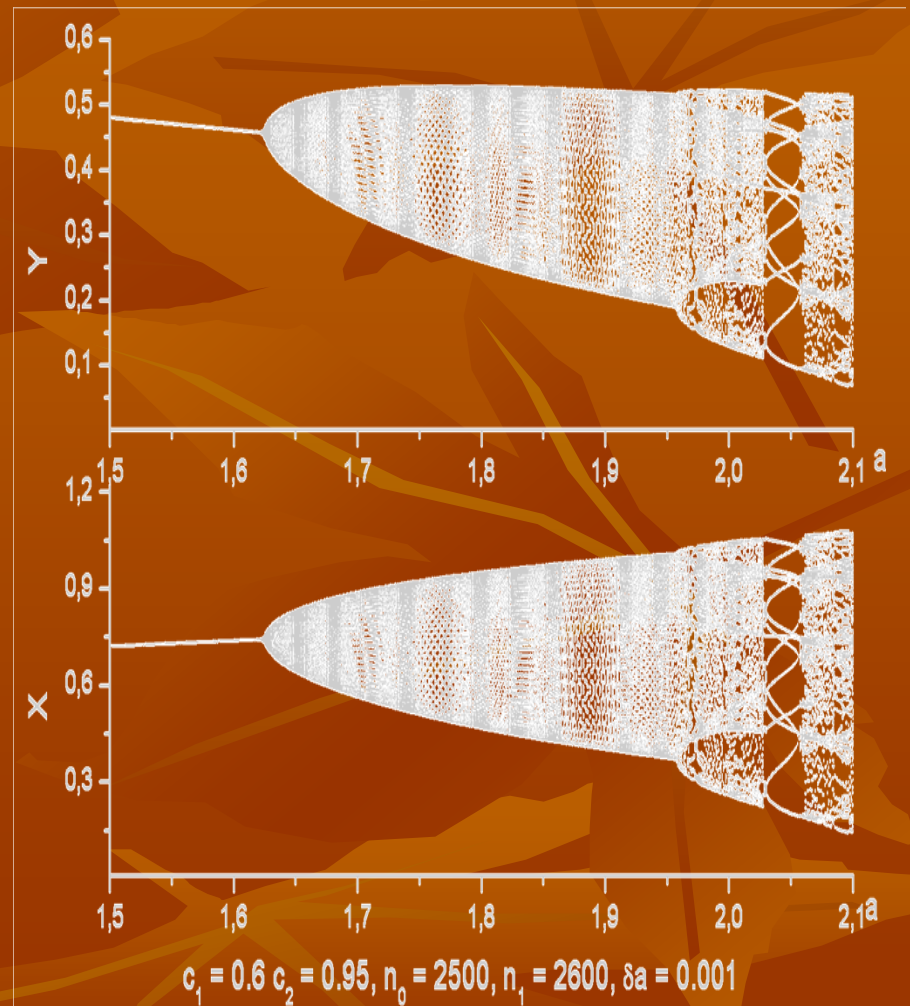
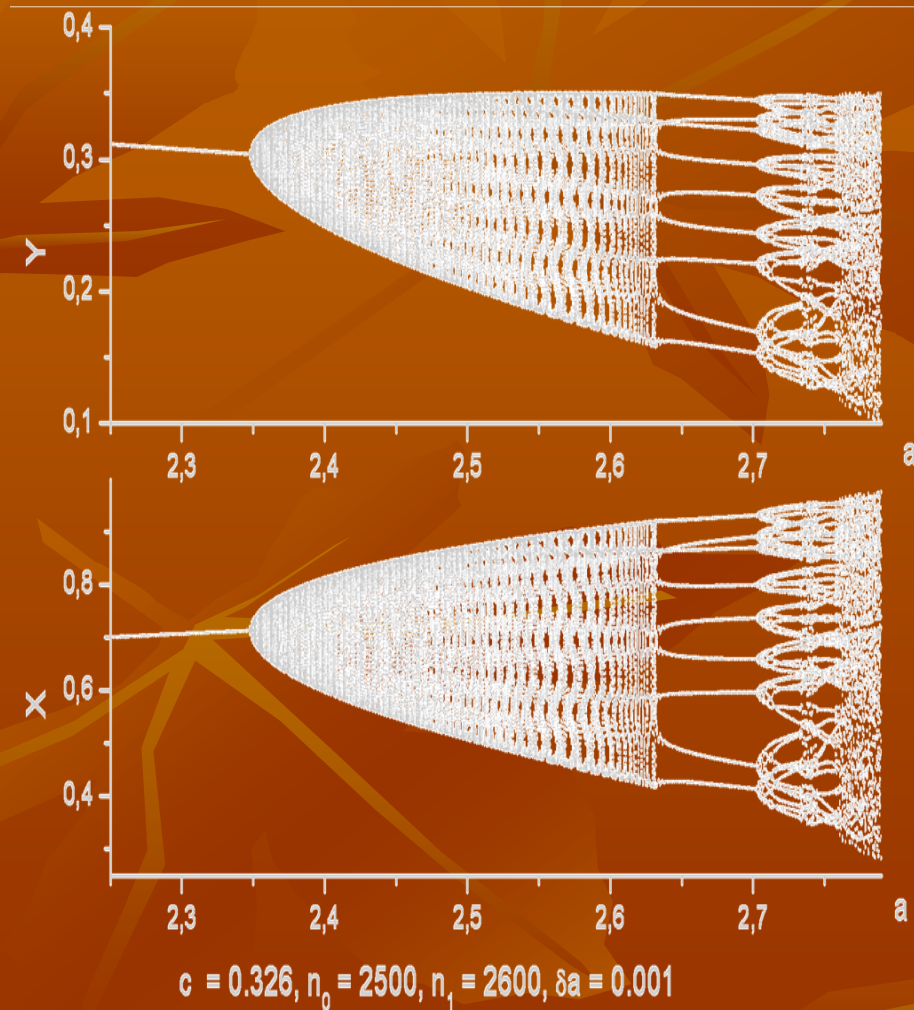
$$\left\{ \begin{array}{l} x_{n+1} = a_n y_n \\ y_{n+1} = x_n (1 - x_n) + v y_n \\ q_{n+1} = \frac{p_n (W_{AA} p_n + W_{Aa} (1 - p_n))}{a_n} \\ p_{n+1} = \frac{x_n (1 - x_n) q_n + v y_n p_n}{x_n (1 - x_n) + v y_n} \end{array} \right.$$

$a_n = W_{AA} p_n^2 + W_{Aa} p_n (1 - p_n) + W_{aa} (1 - p_n)^2$  -  
средняя приспособленность

Совместно с О.Л. Ждановой



**Распределение численности младшей ( $x$ ) и старшей ( $y$ ) возрастной группы в предельных траекториях модели двух возрастной популяции (слева) и трех возрастной (справа) в зависимости от величины коэффициента  $a$ .**





## *Основной вывод*

**Увеличение средней индивидуальной приспособленности особей (т.е. увеличение коэффициентов плодовитости и выживаемости) в экологически лимитированных популяциях может приводить к потере устойчивости равновесного состояния численности и возникновению хаотических аттракторов, структура и размерность которых меняются при изменении популяционных параметров**

- Увеличение продолжительности и сложности онтогенеза не увеличивает «в среднем» степень хаотизации популяционной динамики. В пользу большей динамической устойчивости говорит обнаруженное в моделях многовозрастных популяций расширение области значений репродуктивного потенциала, соответствующей стационарной динамике, сужение размаха флуктуаций численностей возрастных групп, а также преобладание областей, в которых аттракторы имеют очень небольшую степень хаотизации.
- Можно сказать, что удлинение и усложнение онтогенеза, создавая потенциальные возможности для увеличения хаотизации «в среднем», в конечном итоге оказывается способным обеспечить «обратный» переход «от хаоса к порядку» и даже привести к устойчивым динамическим режимам.
- Этот результат дает удивительно простое объяснение тому факту, что при достаточно широком спектре динамических режимов, теоретически возможных для популяций с возрастной структурой, реально найденные периоды исключительно узкие и многие «дикие» популяции демонстрируют очевидно стабильную либо около-циклическую динамику.

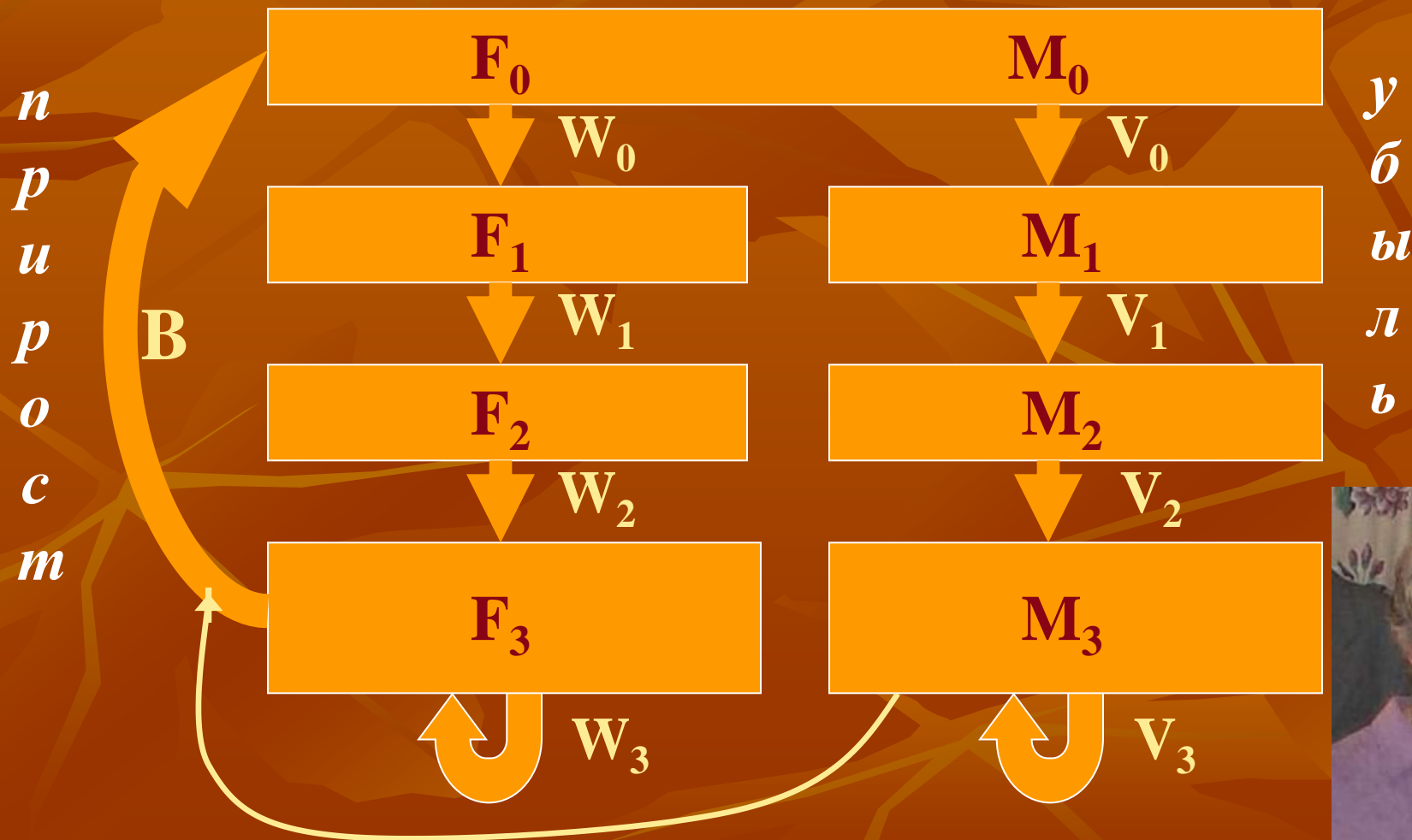
Генетика, 2009. Т. 45, № 9, с. 1277–1286

Журнал общей биологии, 2011. Т. 72, № 3, с.214-228.

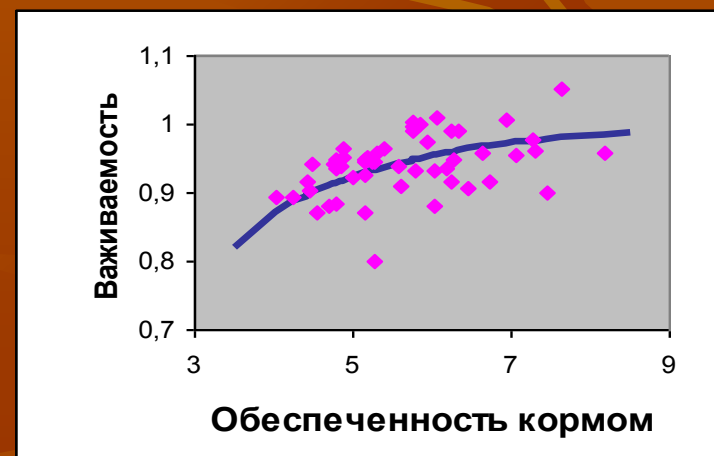
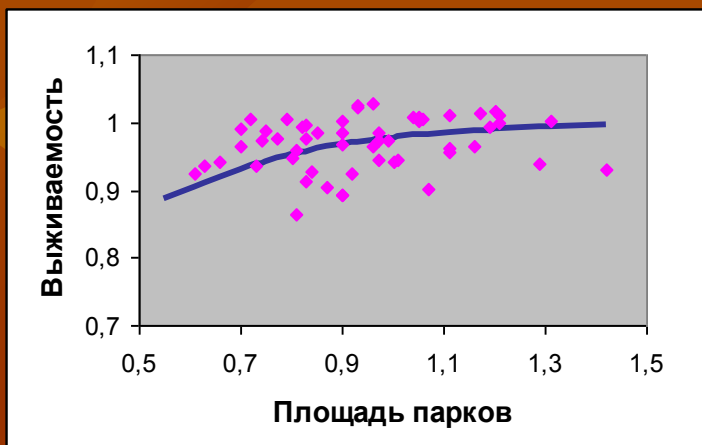
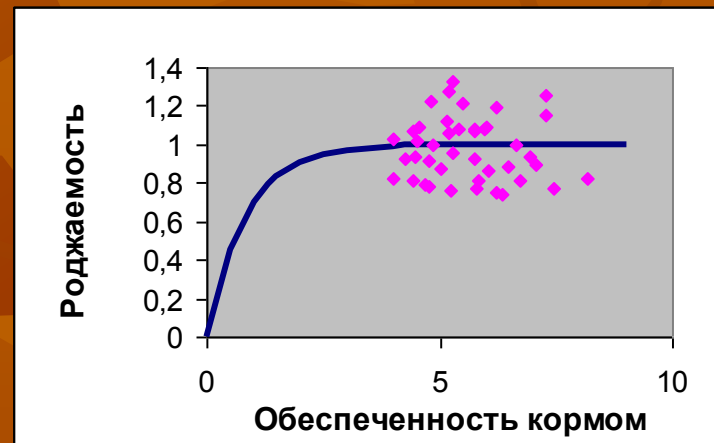
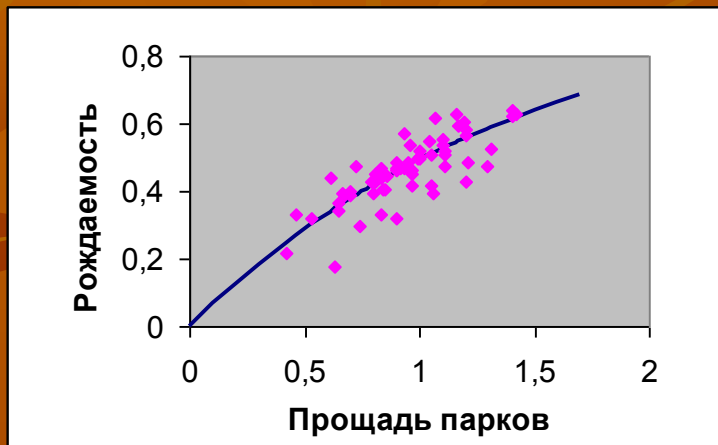


# Модели динамики реальных популяций

# Блок схема модели динамики популяции пятнистого оленя

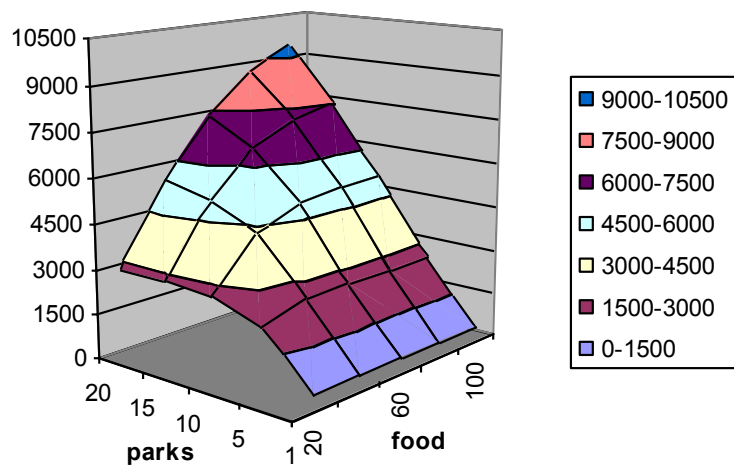


# Зависимость рождаемости и выживаемости самок от площади парков и запасов корма

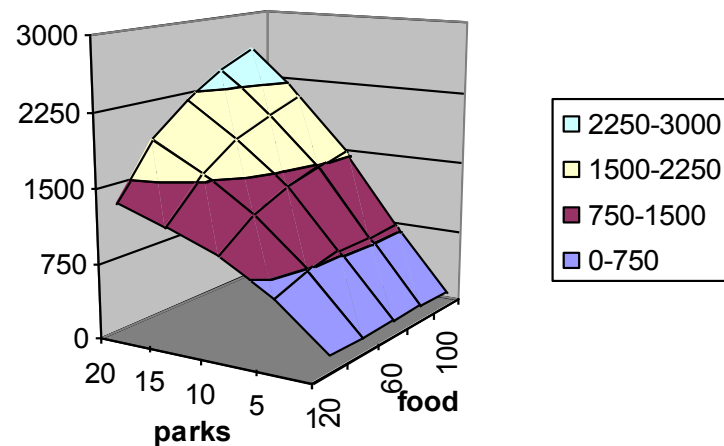


# Стационарные численности возрастных групп пятнистого оленя

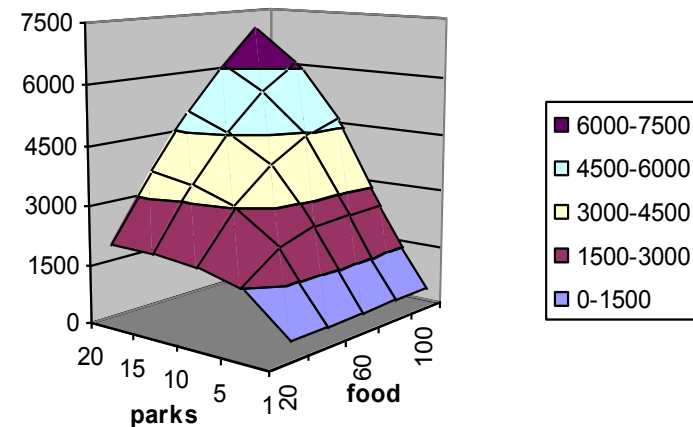
## Самки



## Телята



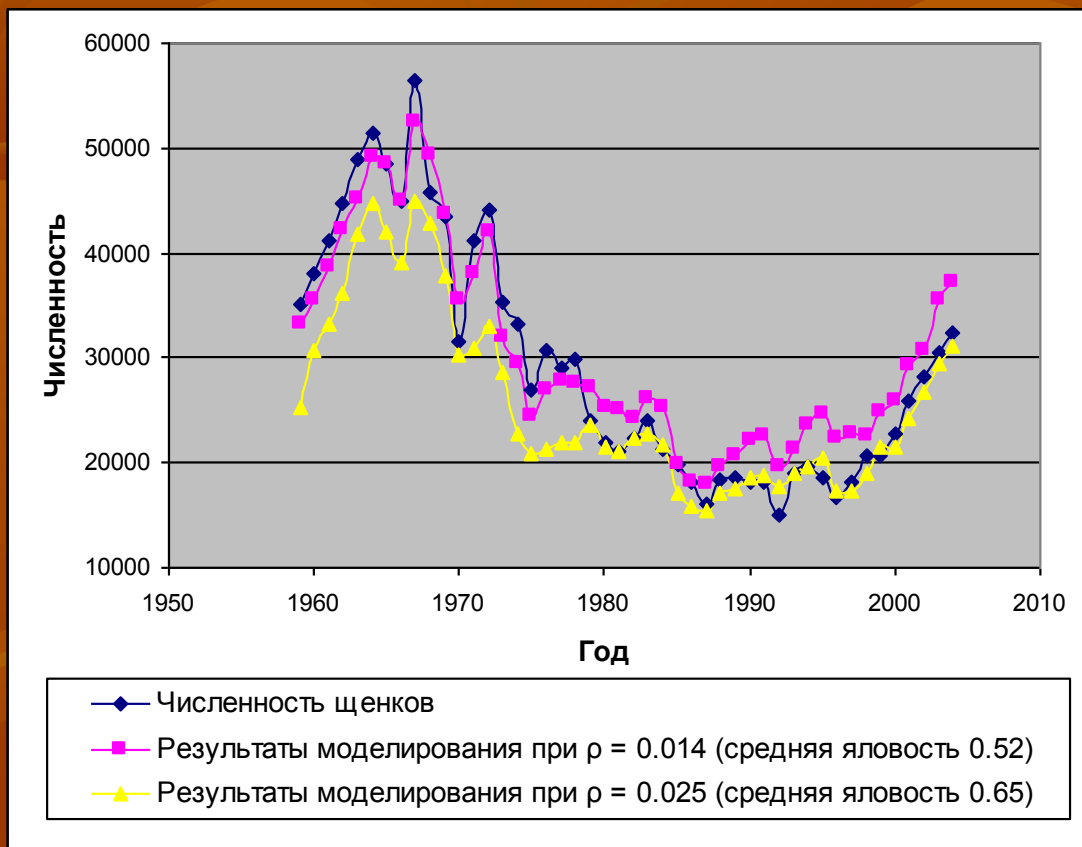
## Самцы



Зоологический журнал, 1988, № 2. С. 156-164.

Ecological Modelling, 1994. Vol. 26. P. 41-44.

# Анализ и моделирование популяционной динамики северного морского котика

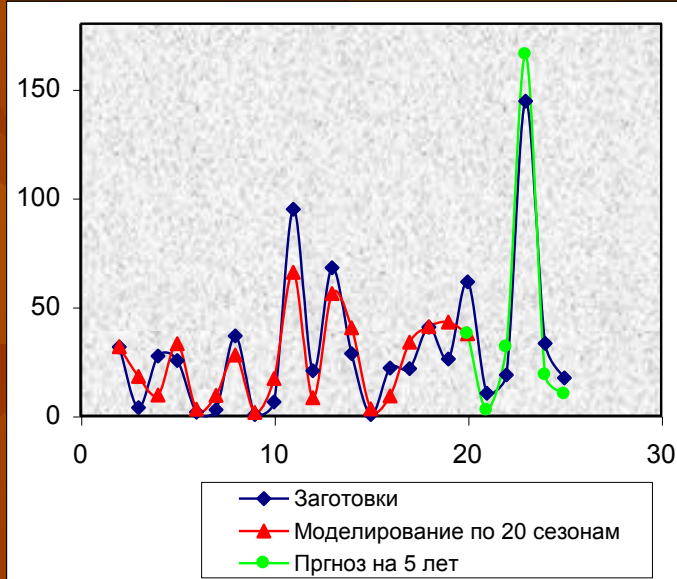
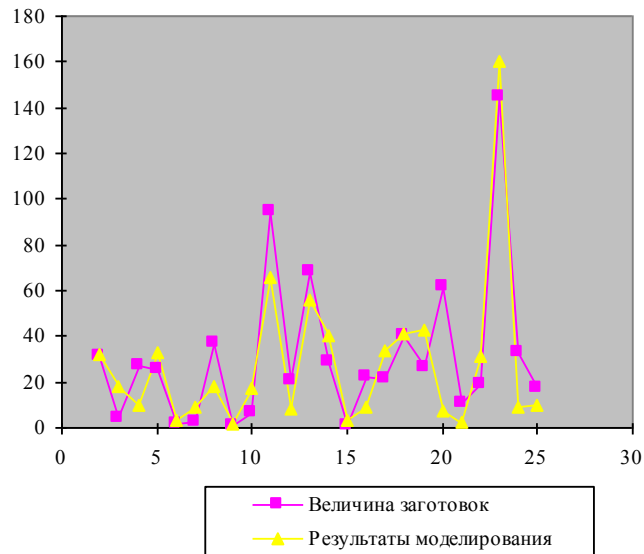


Совместно с  
Е.И. Скалецкой  
А.Е. Кузиным,

Журнал общей биологии, 1990.  
Т.41, №2. С. 270-278.

Ecological Modelling, 1992.  
Vol. 16. P. 151-172.

# Анализ динамики промысла и результаты моделирования величины заготовок маньчжурской белки

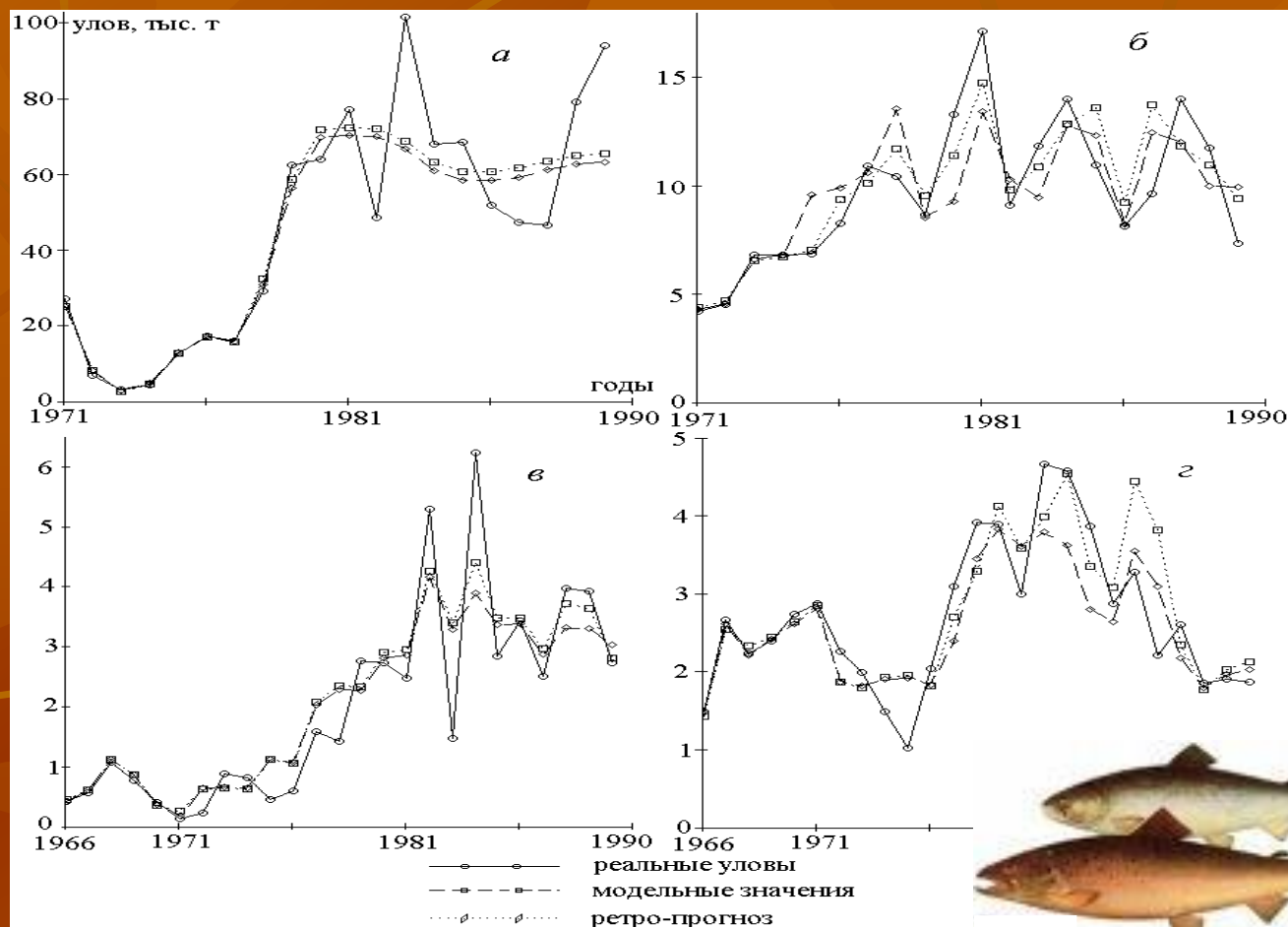


Совместно с Е.В.Ашихминой

Журнал общей биологии, 1992. Т.43, №5. С. 705-711  
Ecological Modelling, 1995. Vol. 30. P. 145-156.



# Моделирование динамики уловов лососевых рыб: нерки (а), кеты (б), кижуча (в) и чавычи (г)

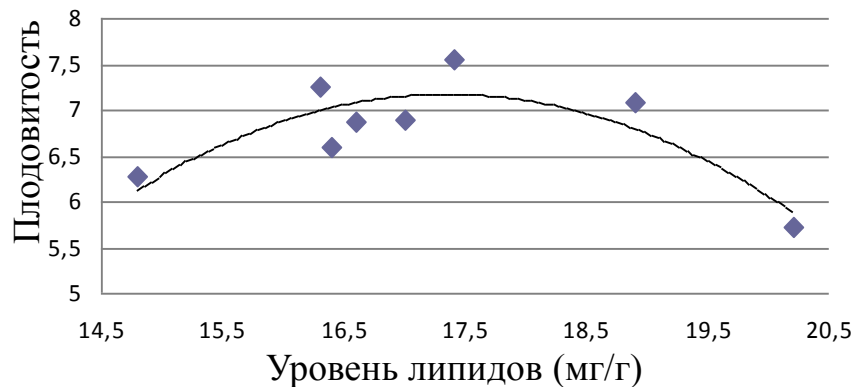


Совместно с  
Э.В. Сычевой,  
Е.В. Ласт

Доклады академии наук, 2004. Т. 394, № 4. С. 569-573  
Известия Академии наук. Серия биологическая. 2005, № 5. С. 425-437  
Ecological Modelling, 2006, v. 198. P. 463-472.

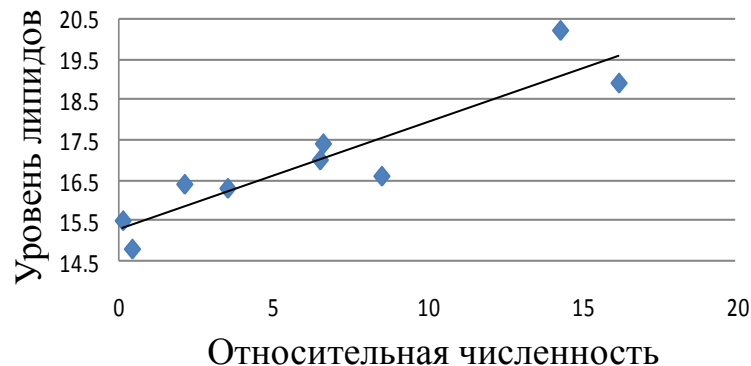
# Анализ и моделирование динамики численности красно-серой и красной полевки

Зависимость между уровнем липидов печени и плодовитостью



$$a = -32.24 + 4.5L - 0.13L^2$$
$$R^2 = 0.73$$

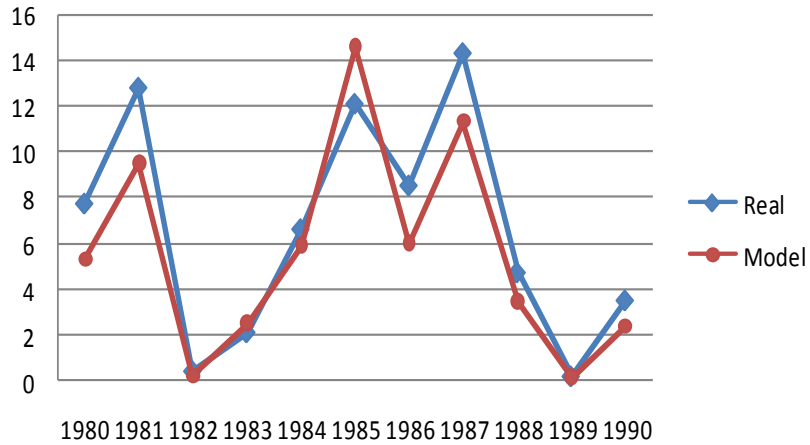
Зависимость между численностью и уровнем липидов печени



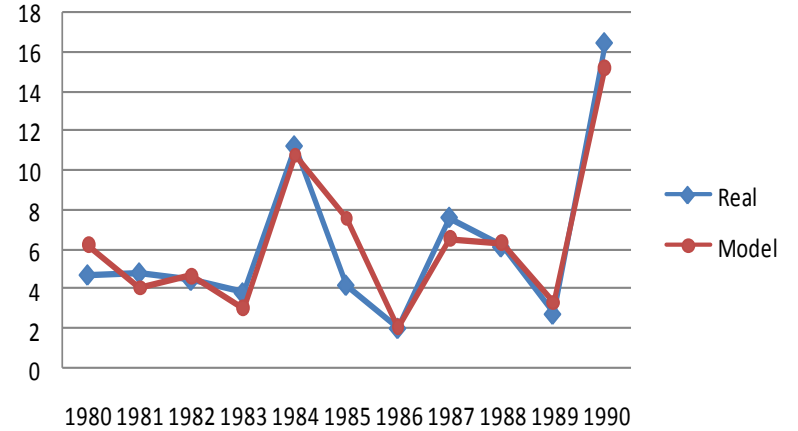
$$L = 15.30 + 0.27y$$
$$R^2 = 0.84$$

Совместно с Е.В. Ласт, А.Н. Лазуткиным

### Численность красно-серой полевки



### Численность красной полевки

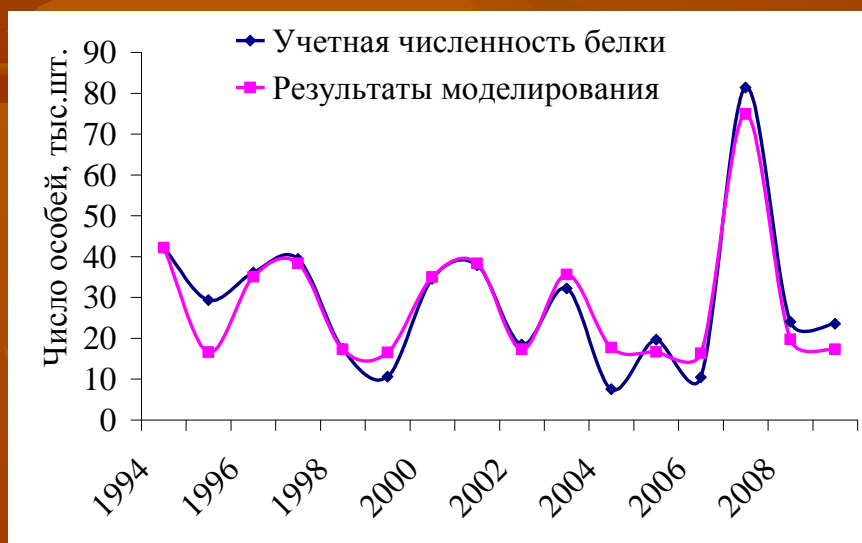


$R^2=0.88$

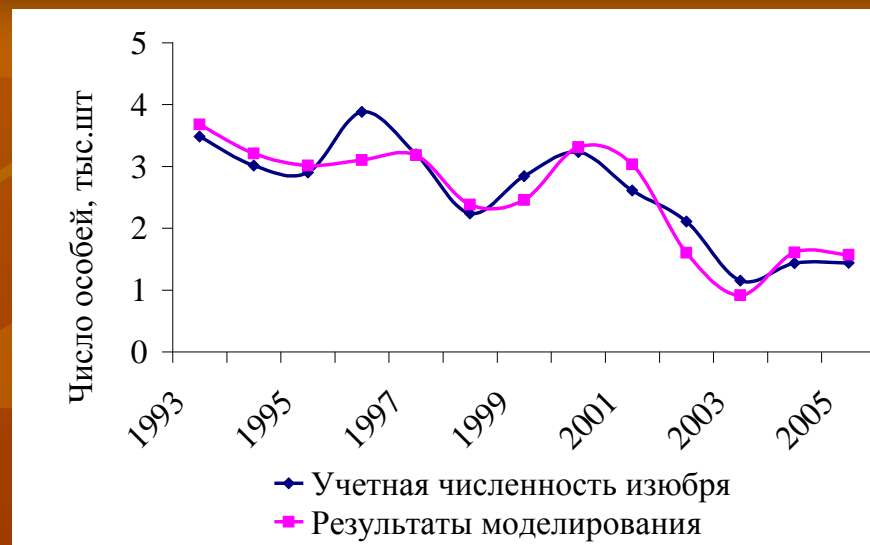


$R^2=0.9$

# Моделирование динамики промысловых популяций, обитающих на территории ЕАО



Биологические ресурсы Дальнего Востока: комплексный региональный проект ДВО РАН. – М.: КМК, 2007. С.184–202.



Совместно с О.Л. Ревуцкой  
Г.П. Неверовой,

## *Результаты анализа моделей динамики популяций промысловых видов*

- В отсутствии промысла характер динамики численности популяции определяется величиной репродуктивного потенциала и наличием ресурсов жизнедеятельности (прежде всего кормовых запасов).
- При небольшом и среднем репродуктивном потенциале колебания численности фактически отражают (с некоторым запаздыванием) колебания пищевых запасов. Такую динамику мы наблюдаем у кабана, изюбря и некоторых других копытных.

- При большом репродуктивном потенциале колебания численности становятся резче и определяются, в основном, плотностно-зависимыми факторами, а колебания запасов корма играют фоновую роль. Типичный пример белка и колонок.
- Ведение промысла снижает остроту колебаний, связанную с повышенной плотностью, но сохраняет колебания, связанные с изменением в кормовой базе.
- Поскольку интенсивность промысла зависит от уровня численности, промысел может как «раскачивать» вынужденные колебания, так и приводить к резкому падению численности популяции вплоть до ее полного вырождения.

- В ходе эволюции свободной от эксплуатации популяции происходит оптимизация ее генетического состава по ресурсному параметру и преимущество имеют генотипы, обеспечивающие большие равновесные численности в условиях ограниченности жизненных ресурсов.
- В эксплуатируемой популяции оптимизируется скорость ее прироста и наиболее приспособленными оказываются генотипы, дающие большее потомство, т.е. обладающие большим репродуктивным потенциалом, а процесс оптимизации жизненных ресурсов отступает на второй план.
- Таким образом, промысел способен изменить условия естественного отбора и привести не только к изменению характера динамики численности эксплуатируемой популяции, но и поменять направление генетической эволюции.

# Благодарю за внимание!

