

ЭКОМАТМОД-2013



**Математическое моделирование при
анализе и решении некоторых
фундаментальных и прикладных
задач общей биологии**

**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:

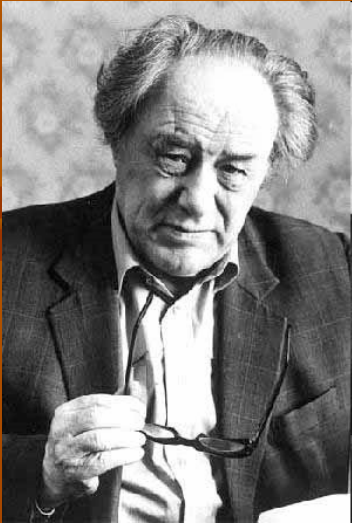
Р. Фишер, С. Райт,
Дж. Холдейн,
С.С.Четвериков

Динамика
экосистем

Модель Пьера
Ферхюльста

Модели
Вито Вольтерра

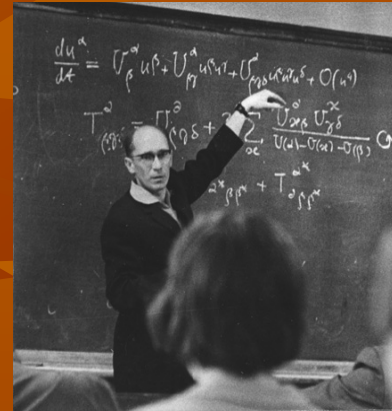
Математическое моделирование в биологии: «столичные» школы



Никита
Николаевич
Моисеев
Москва



Юрий
Михайлович
Свирижев
Москва -
Потсдам



Альберт
Макарьевич
Молчанов
Москва –
Пушино



Ратмир
Александрович
Полуэктов
Ленинград

Математическое моделирование в биологии: Новосибирская школа



Алексей
Андреевич
Ляпунов



Вадим
Александрович
Ратнер



Игорь Андреевич
Полетаев



Николай
Александрович
Колчанов



Андрей
Георгиевич
Дегерменджи

Новосибирская школа

Математическая популяционная генетика

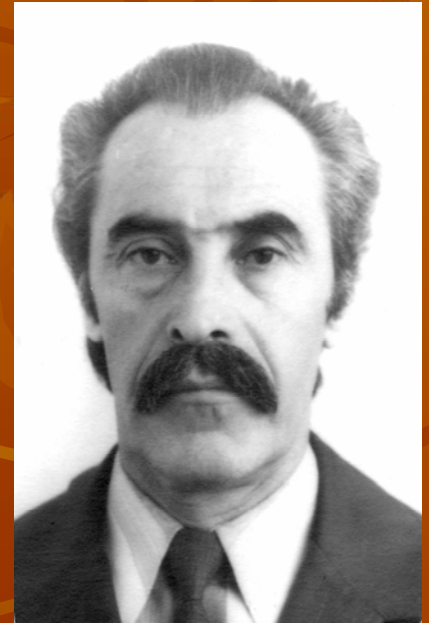


Александр
Дмитриевич
Базыкин



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

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

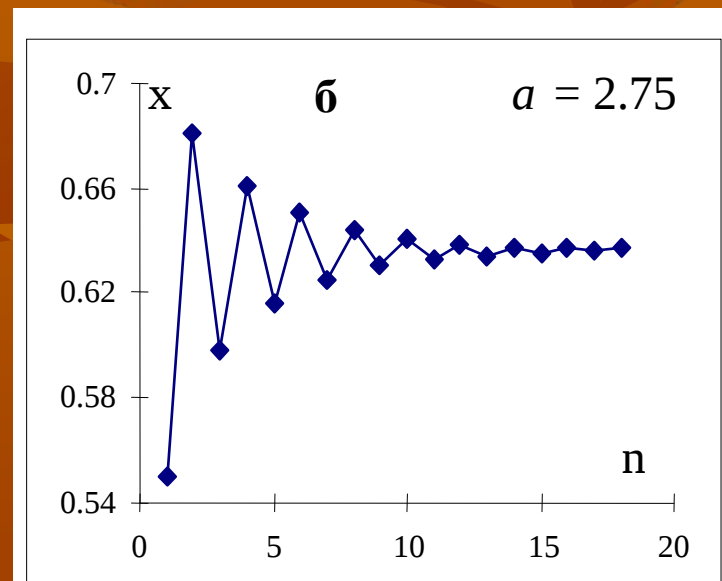
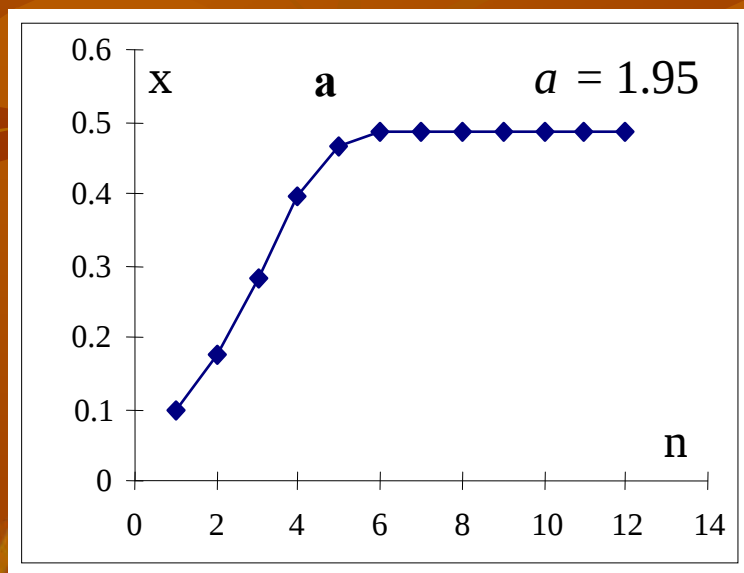
$f(x)$ выбирается так, чтобы выполнялось $f(0) = 1$
 a – репродуктивный потенциал популяции

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

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

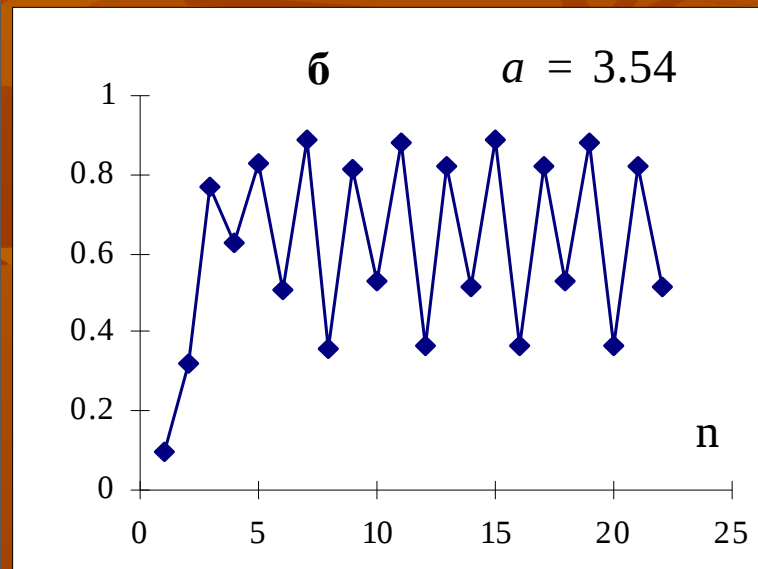
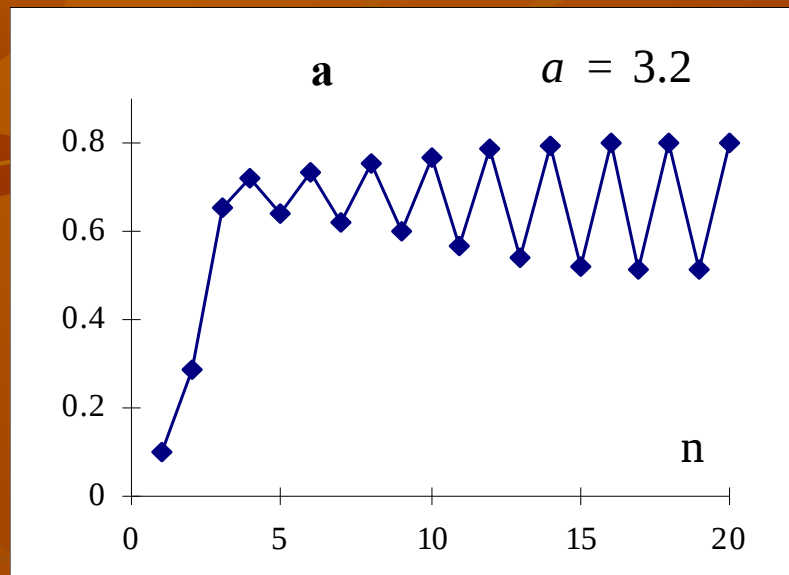


Графики решений уравнения $x_{n+1} = ax_n(1-x_n)$ при значениях параметра $a < 3$



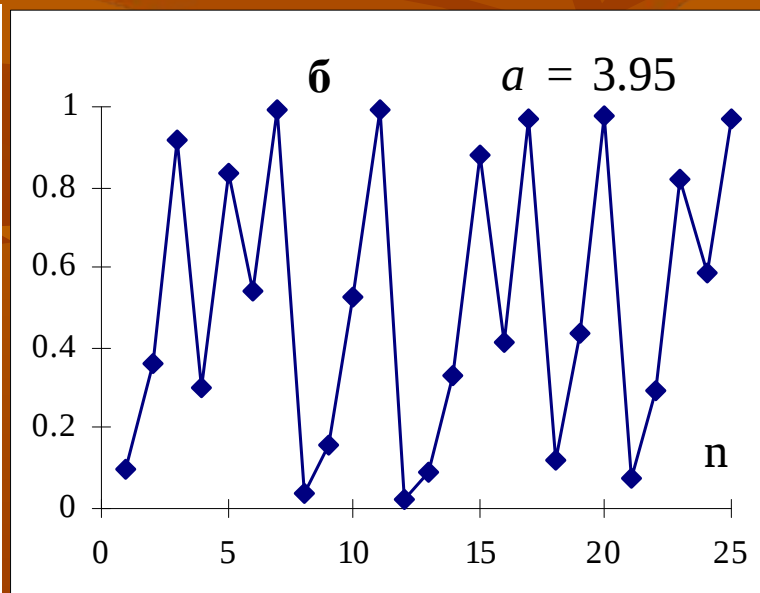
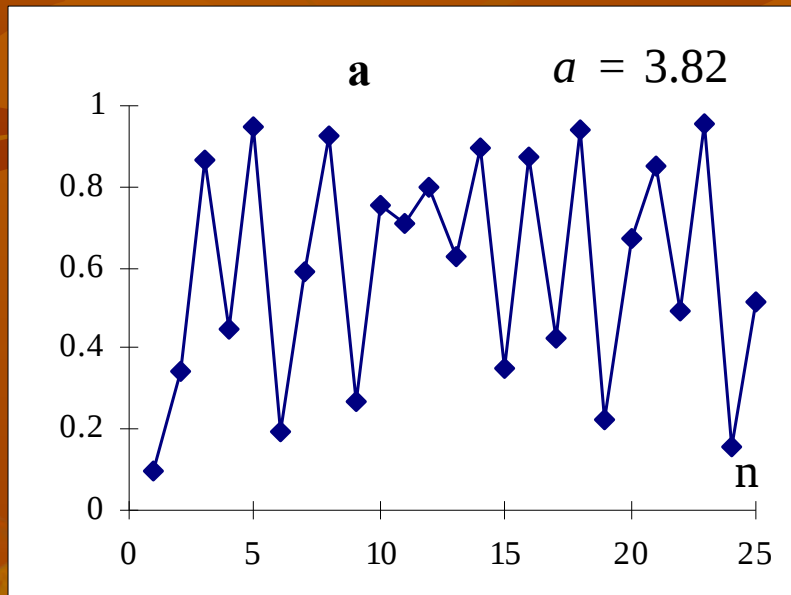
- а) монотонное стремление к равновесию
- б) затухающие колебания

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



- а) 2-циклу,
- б) 4-циклу

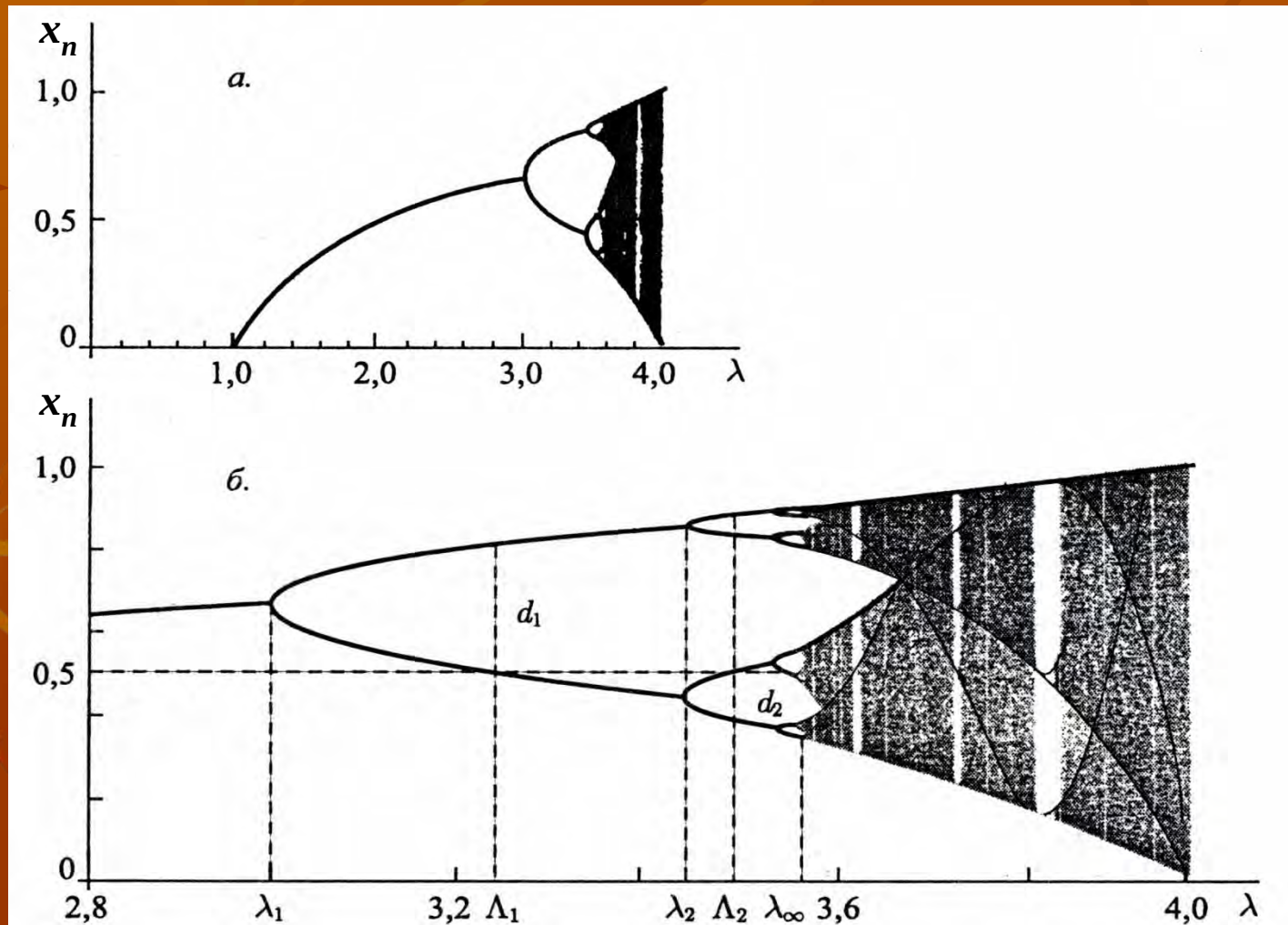
Графики решений уравнения $x_{n+1} = ax_n(1-x_n)$, соответствующие хаотической динамике



Бифуркационная диаграмма модели

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

$$f = 1 - x$$



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

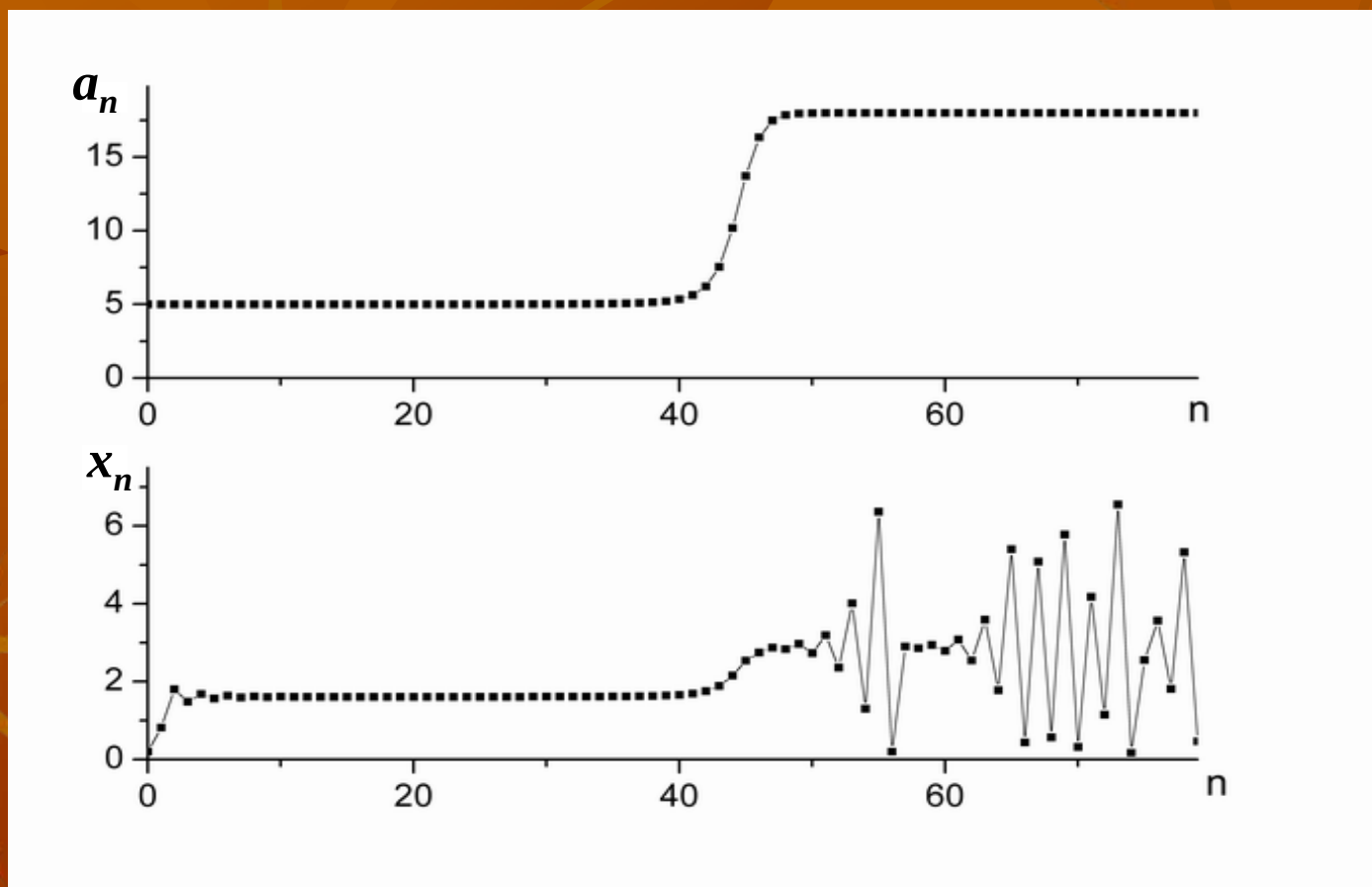
F-отбор

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

Теорема Фишера

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

*Динамика средней относительной приспособленности (a_n)
и численности популяции (x_n) при $f(x)=\exp(-x)$*



Biometrical Journal, 1992. Vol. 24, no. 6. P. 531-542

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

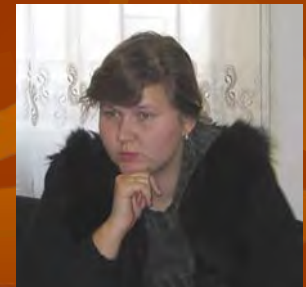
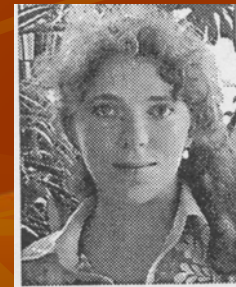
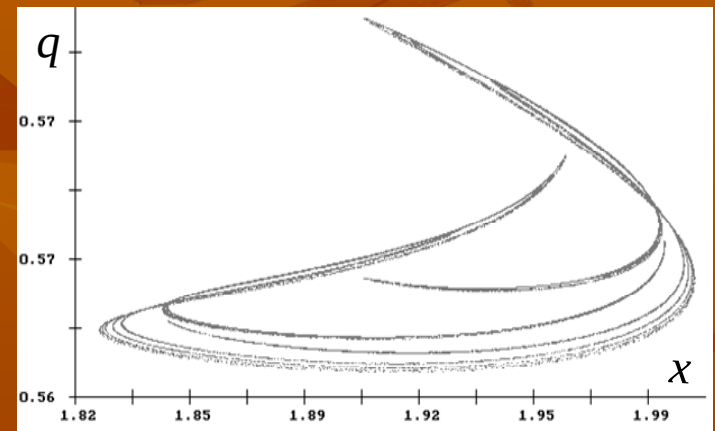
$$K_{Aa} = 0.86, r_{Aa} = 1.18, K_{aa} = 0.95,$$

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

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)



Динамика 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

При $a = s = v = 1$ и $x_1 = y_1 = 1$ эта система уравнений задает две смежные последовательности чисел Фибоначчи, которые стремятся к бесконечности и аппроксимируются геометрической последовательностью со знаменателем $\varphi = (1 + \sqrt{5})/2 \approx 1,618$

Плотностное лимитирование рождаемости

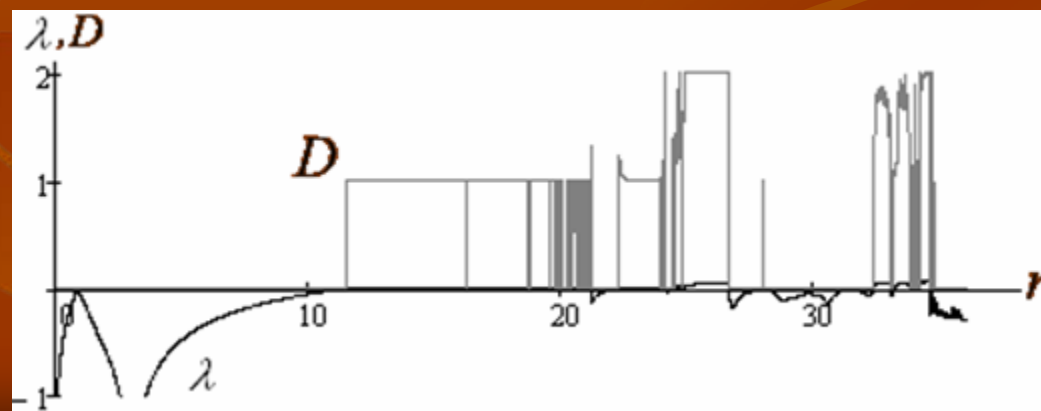
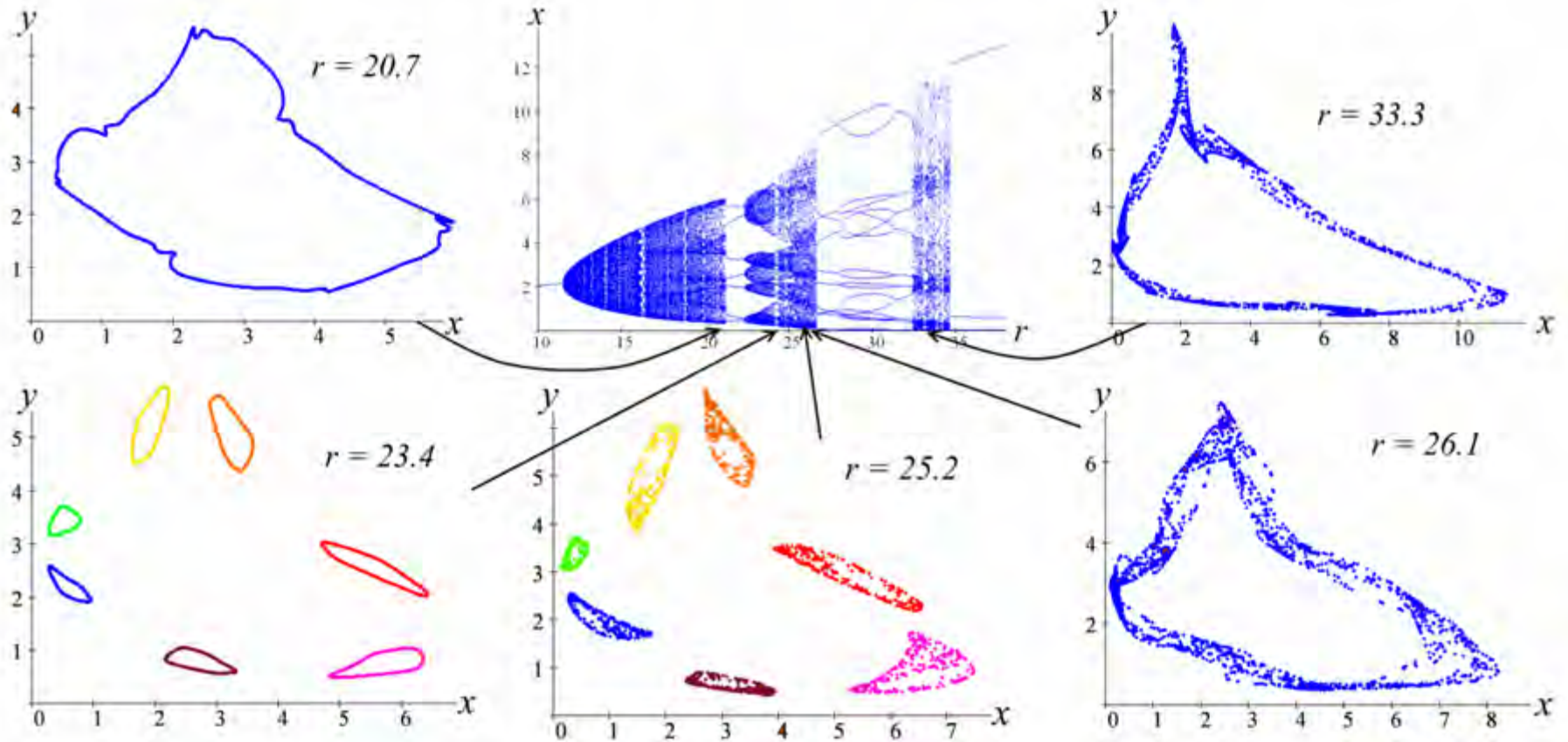
$$\begin{cases} x_{n+1} = a \cdot y_n \cdot \exp(-\alpha \cdot x_n - \beta \cdot y_n) \\ y_{n+1} = s \cdot x_n + v \cdot y_n \end{cases}$$

a - репродуктивный потенциал популяции,
 α, β - 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 $v = 0.1$



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.

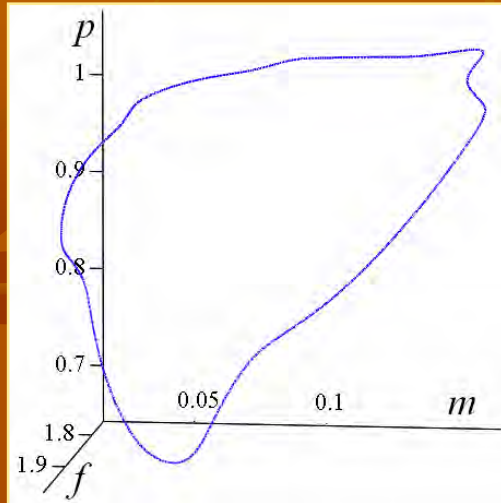
Доклады академии наук (раздел «Общая биология») 1994. Т. 338, № 2. С. 282-286; 2010. Т. 431, № 6. С. 844–848.

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

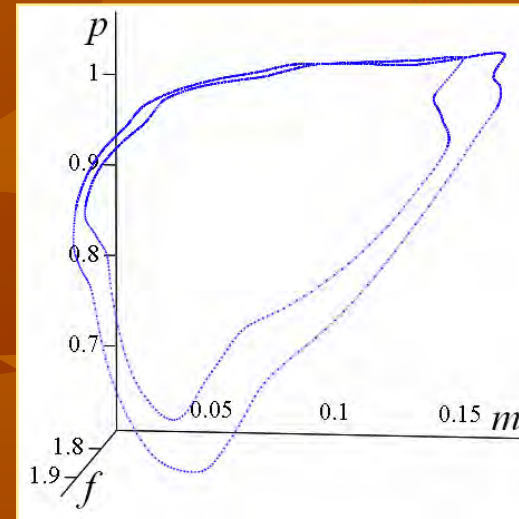
Совместно с Г.П. Неверовой,
О.Л. Ревуцкой



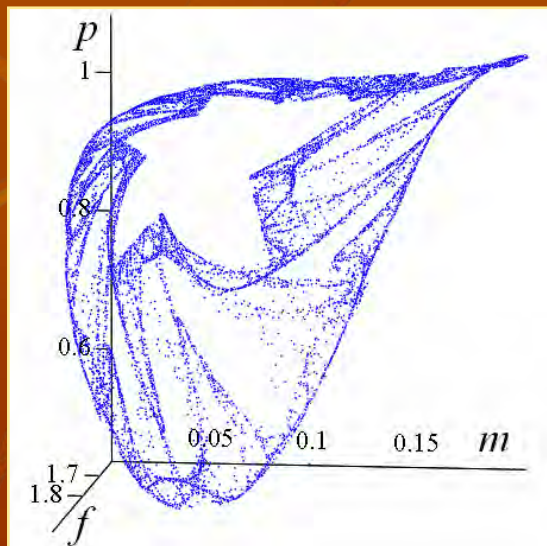
Эволюция предельные траекторий двухвозрастной популяции с половой структурой



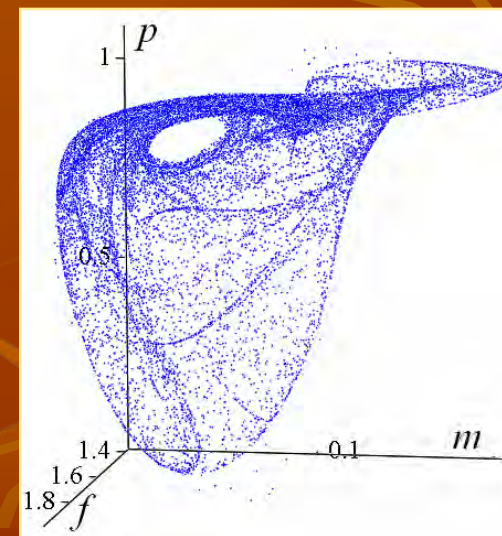
$a = 0,6555$



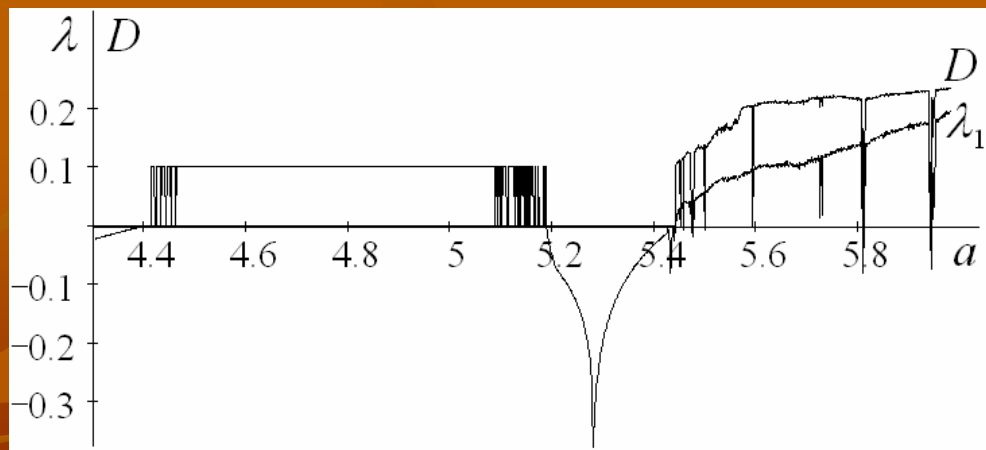
$a = 0,656$



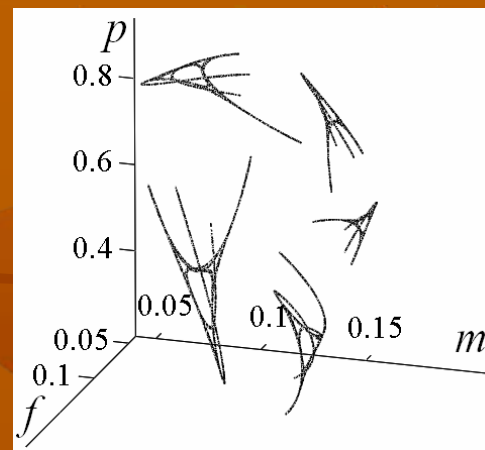
$a = 0,662$



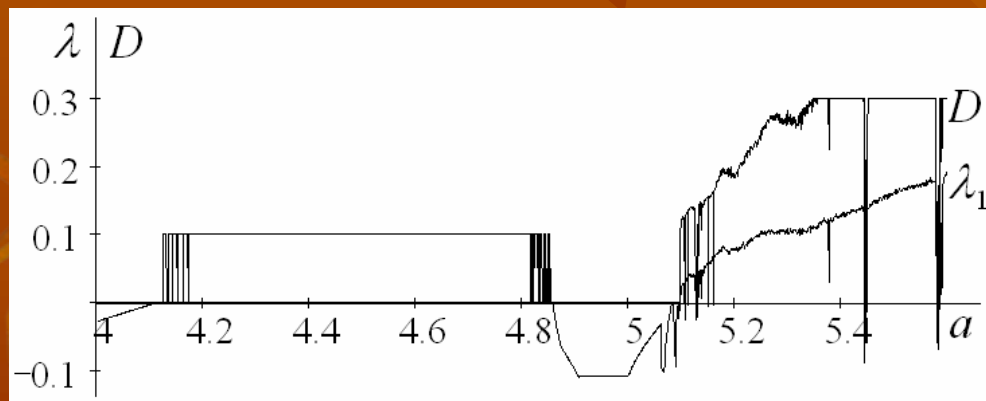
$a = 0,669$



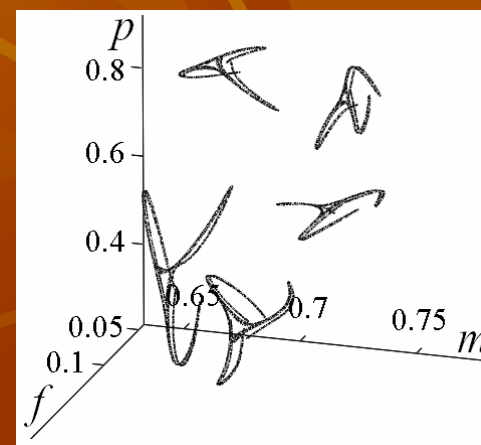
$$s = \nu = 0.5$$



$$a = 5.503$$



$$s = 0.5 \quad \nu = 0.9$$



$$a = 5.12$$

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

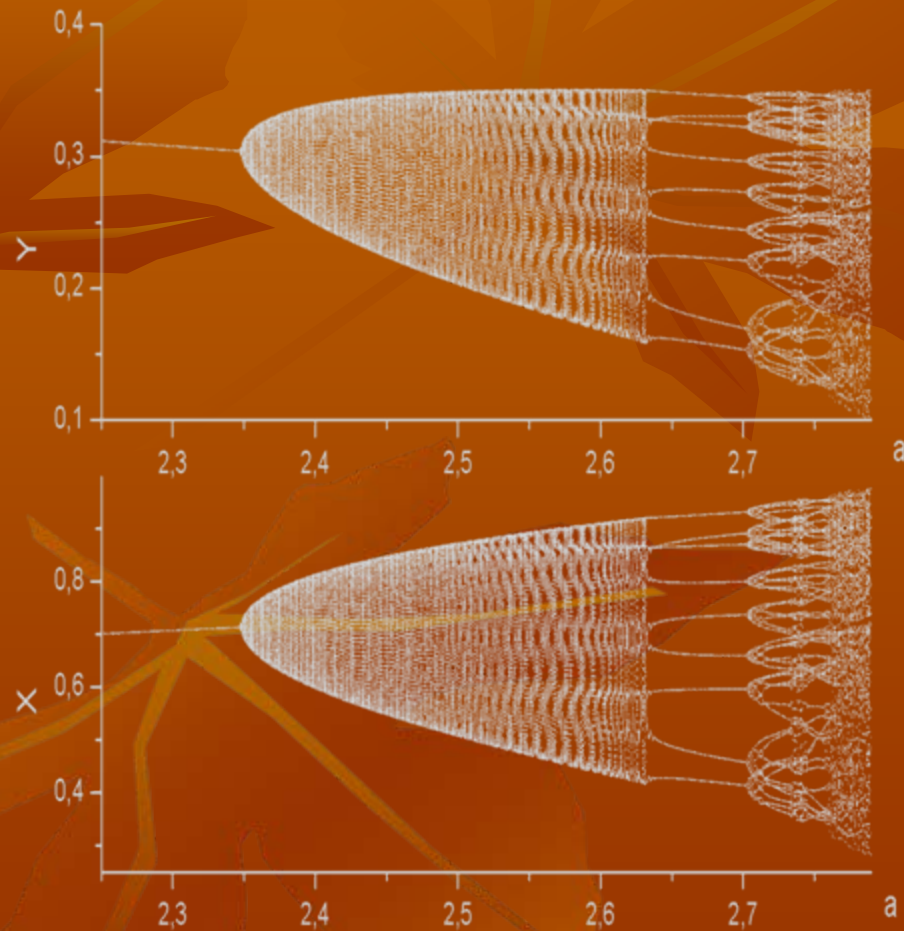
$$\left\{ \begin{array}{l} x_{n+1} = a_n y_n \\ y_{n+1} = x_n (1 - x_n) + v y_n \\ q_{n+1} = \frac{p_n (W_{AA} p_n + W_{Aa} (1 - p_n))}{a_n} \\ p_{n+1} = \frac{x_n (1 - x_n) q_n + v y_n p_n}{x_n (1 - x_n) + v y_n} \end{array} \right.$$

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

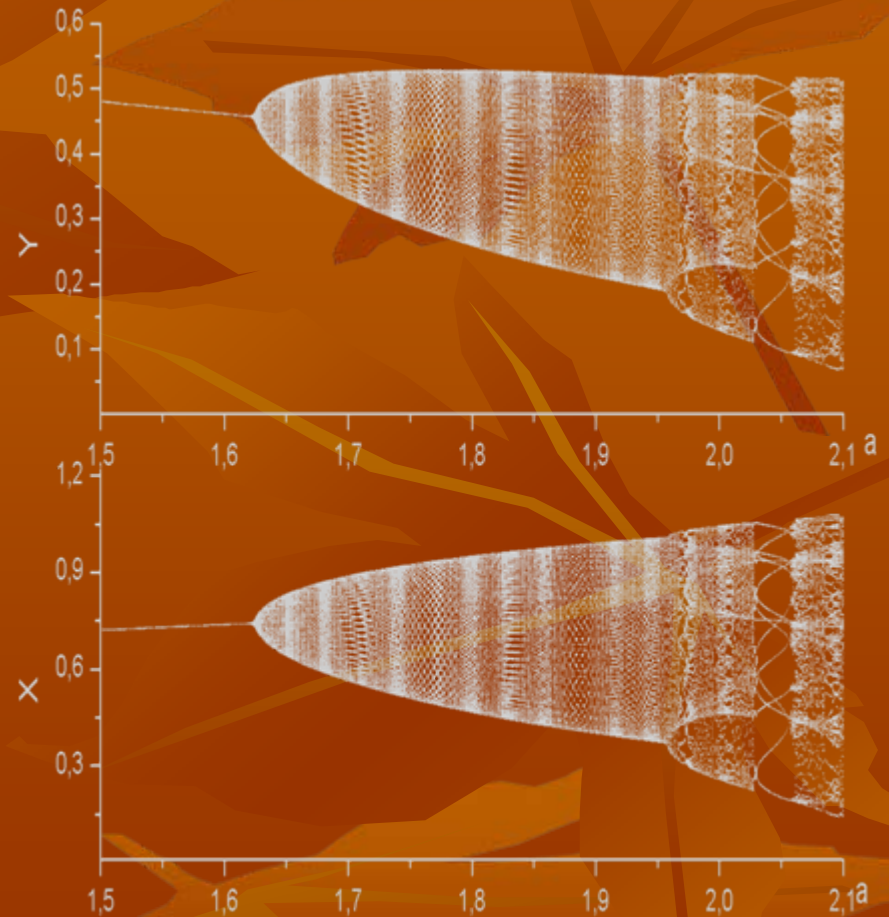
Совместно с О.Л. Ждановой



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 .



$c = 0.326, n_0 = 2500, n_1 = 2600, \delta a = 0.001$



$c_1 = 0.6, c_2 = 0.95, n_0 = 2500, n_1 = 2600, \delta a = 0.001$

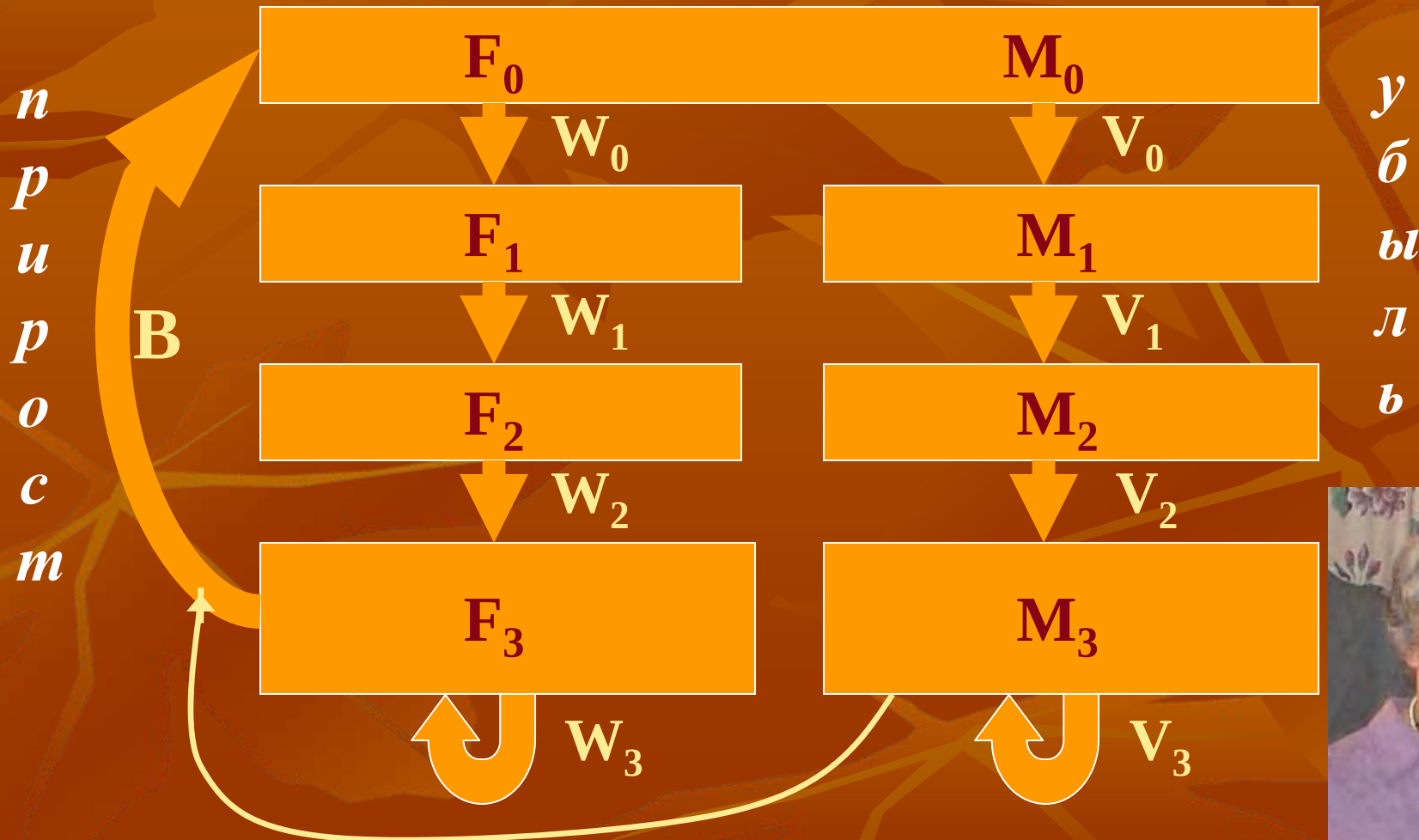
- Увеличение продолжительности и сложности онтогенеза не увеличивает «в среднем» степень хаотизации популяционной динамики. В пользу большей динамической устойчивости говорит обнаруженное в моделях многовозрастных популяций расширение области значений репродуктивного потенциала, соответствующей стационарной 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.

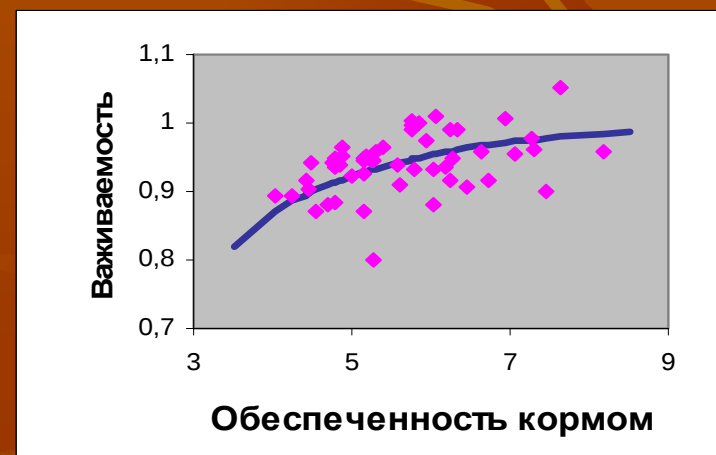
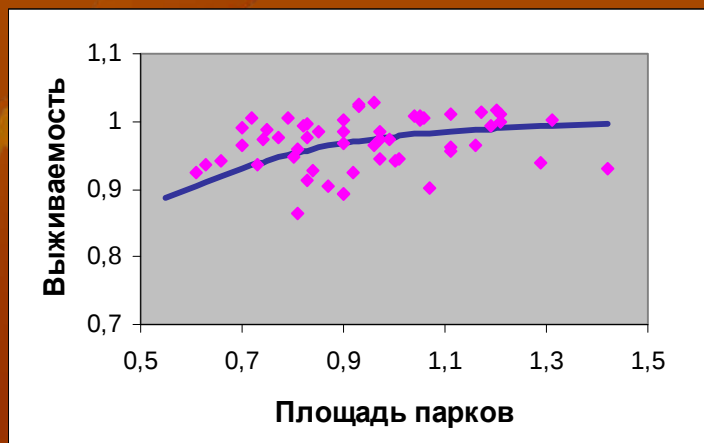
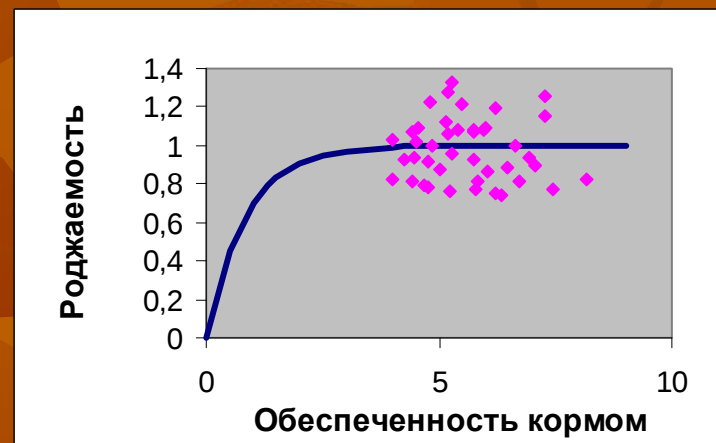
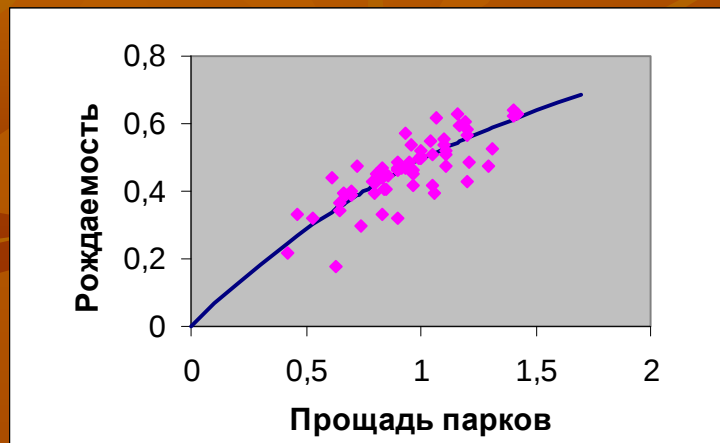
Модели динамики реальных популяций

Блок схема модели динамики популяции пятнистого оленя



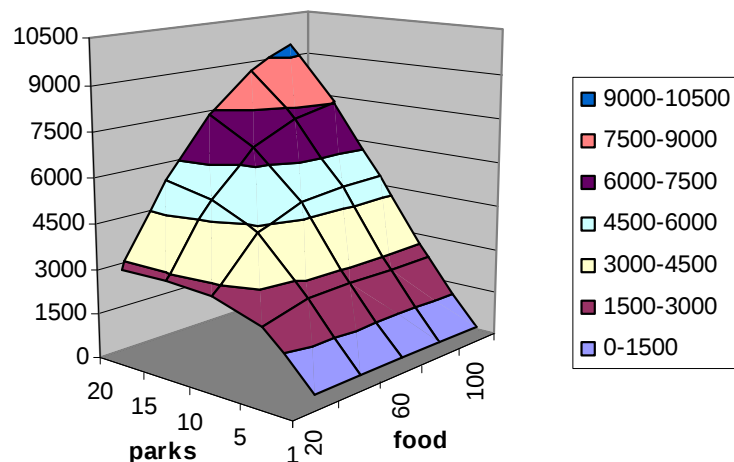
Совместно с Е.И. Скалецкой, З.В Климовой, В.В.Храмцовым

Зависимость рождаемости и выживаемости самок от площади парков и запасов корма

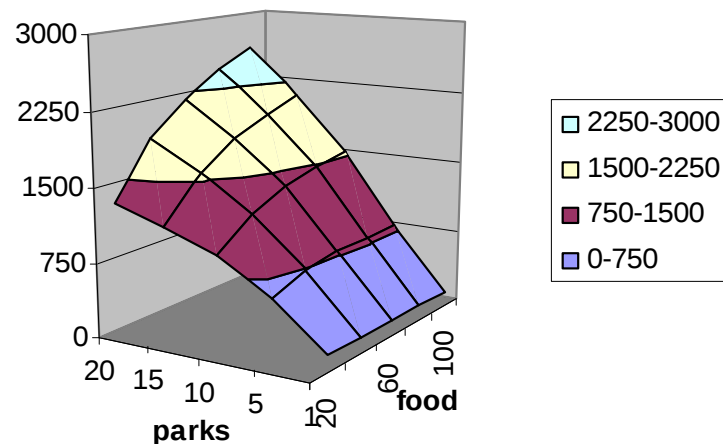


Стационарные численности возрастных групп пятнистого оленя

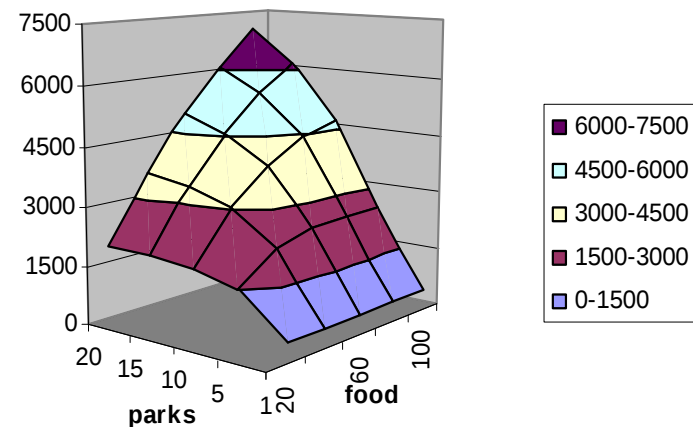
Самки



Телята

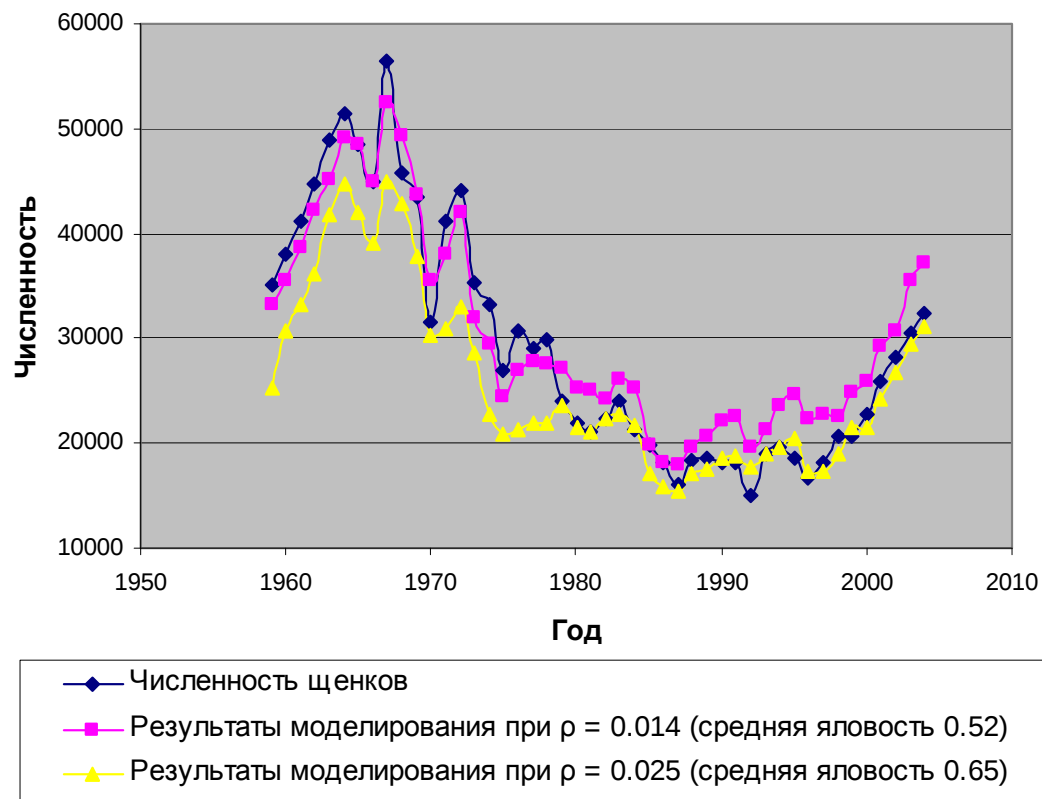


Самцы



Зоологический журнал, 1988, № 2. С. 156-164.
Ecological Modelling, 1994. Vol. 26. P. 41-44.

Анализ и моделирование популяционной динамики северного морского котика

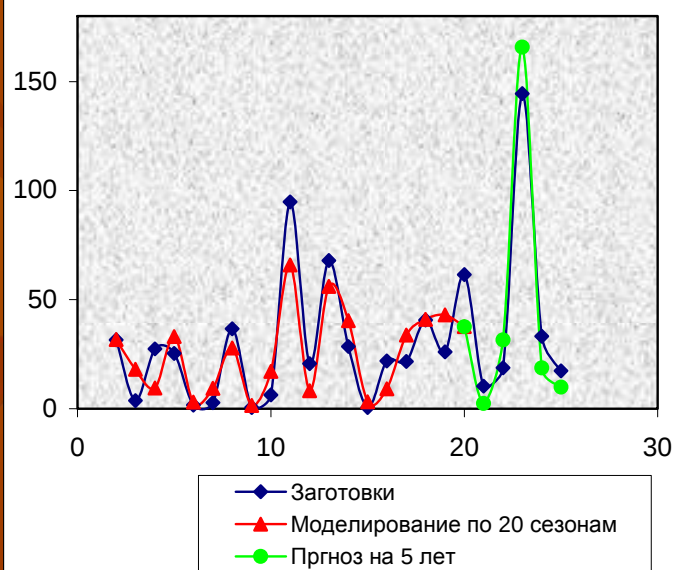
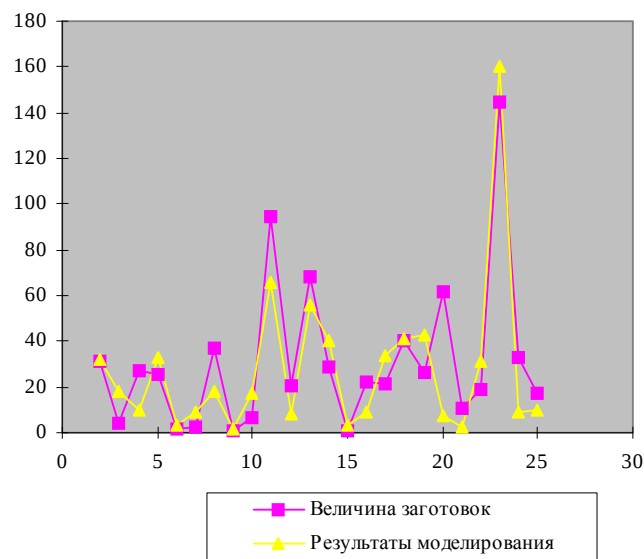


Совместно с
Е.И. Скалецкой
А.Е. Кузиным,

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.

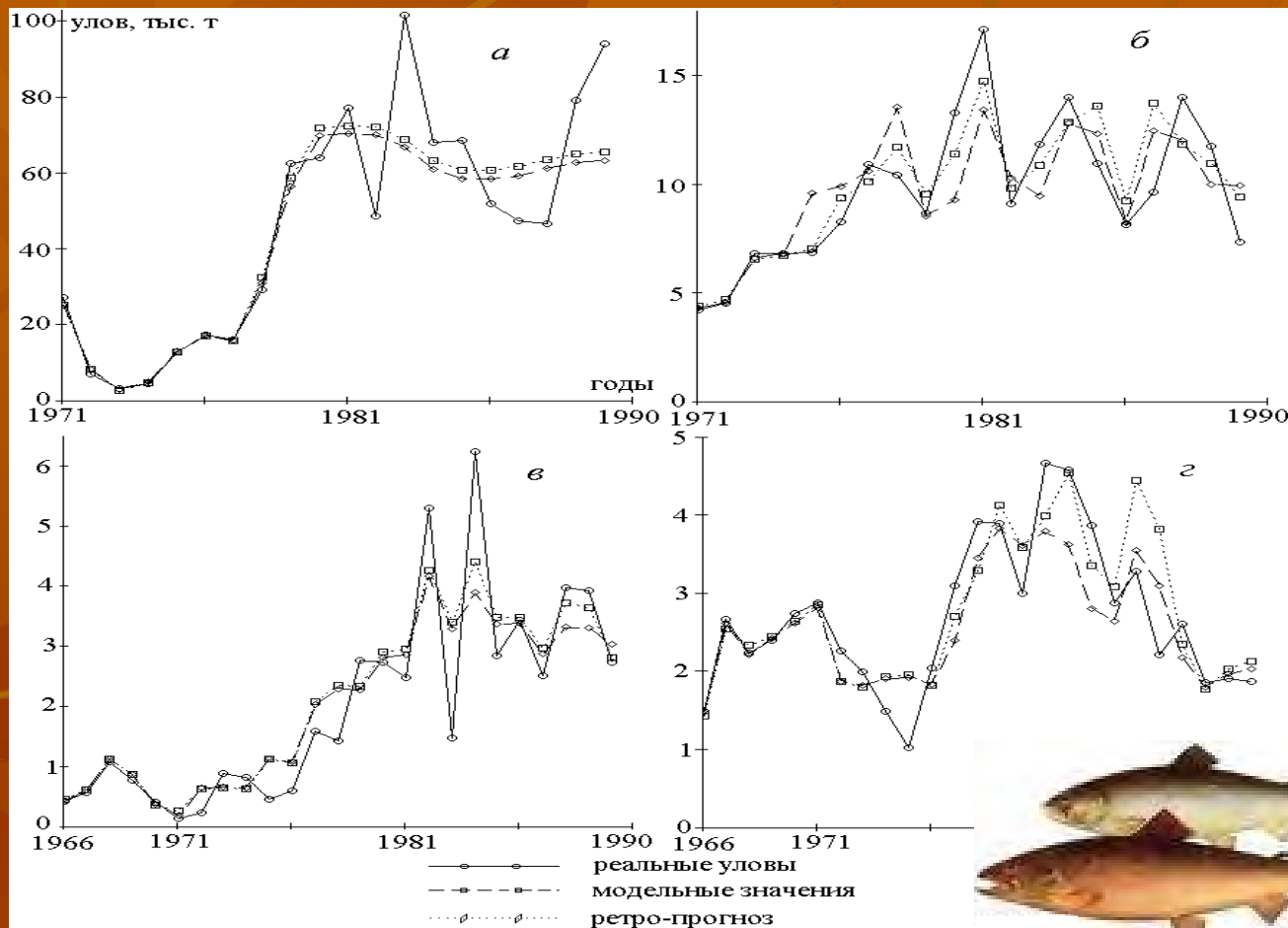
Моделирование динамики популяций лососевых рыб

$$x_{n+k} = a \sum_{i=0}^{k-1} \gamma_{k-i} x_{n+i} e^{-x_{n+i}}$$

Возрастная структура Камчатских популяций лососевых

Вид	γ_1	γ_2	γ_3	γ_4	γ_5	γ_6	γ_7
Кета	0	0	0.649	0.333	0.018	-	-
Нерка	0	0	0.044	0.487	0.469	-	-
Кижуч	0	0	0.413	0.01	0.553	0.013	0.011
Чавыча	0	0	0	0.126	0.368	0.465	0.041

Реальная, модельная динамика и ретро-прогноз уловов нерки (а), кеты (б), кижуча (в) и чавычи (г)

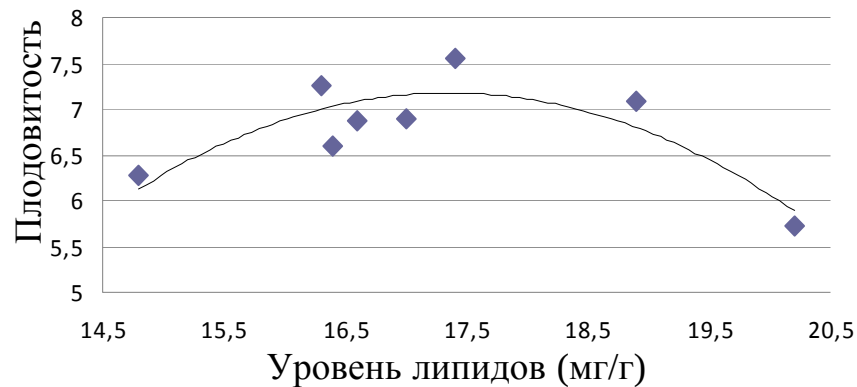


Совместно с
Э.В. Сычевой,
Е.В. Ласт

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.

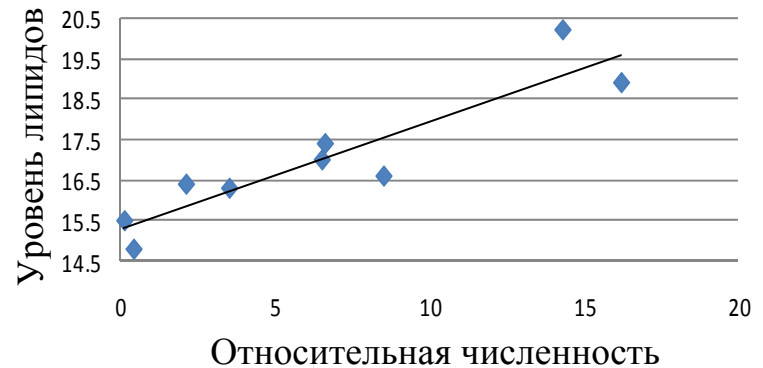
Анализ и моделирование динамики численности красно-серой и красной полевки

Зависимость между уровнем липидов печени и плодовитостью



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

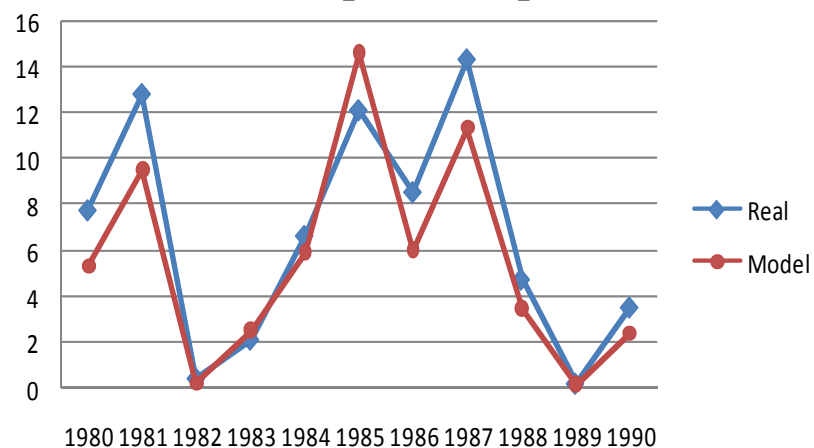
Зависимость между численностью и уровнем липидов печени



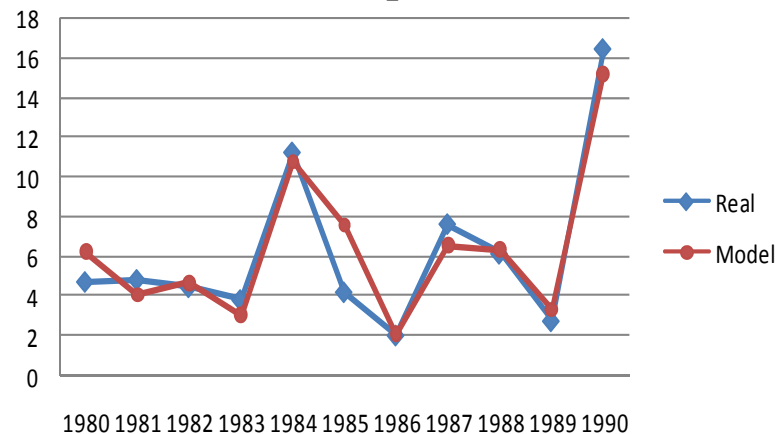
$$L = 15.30 + 0.27y$$
$$R^2 = 0.84$$

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

Численность красно-серой полевки



Численность красной полевки



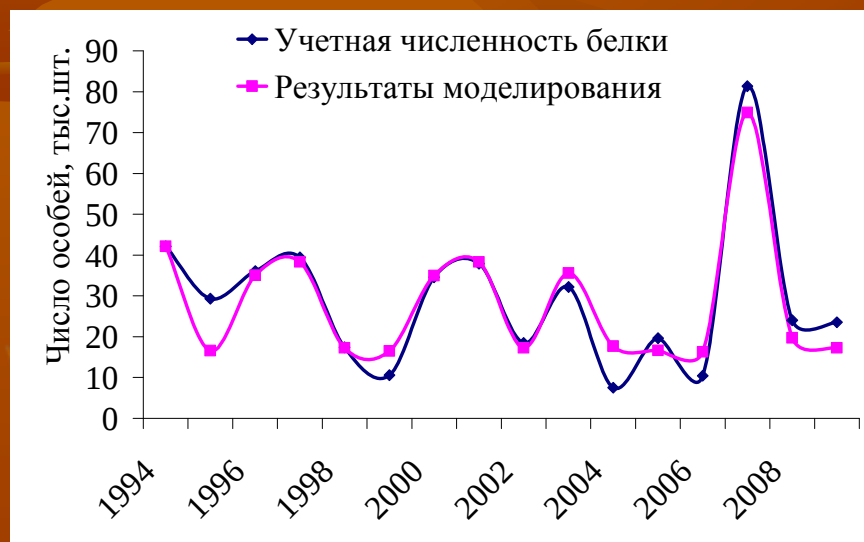
$R^2=0.88$

$R^2=0.9$

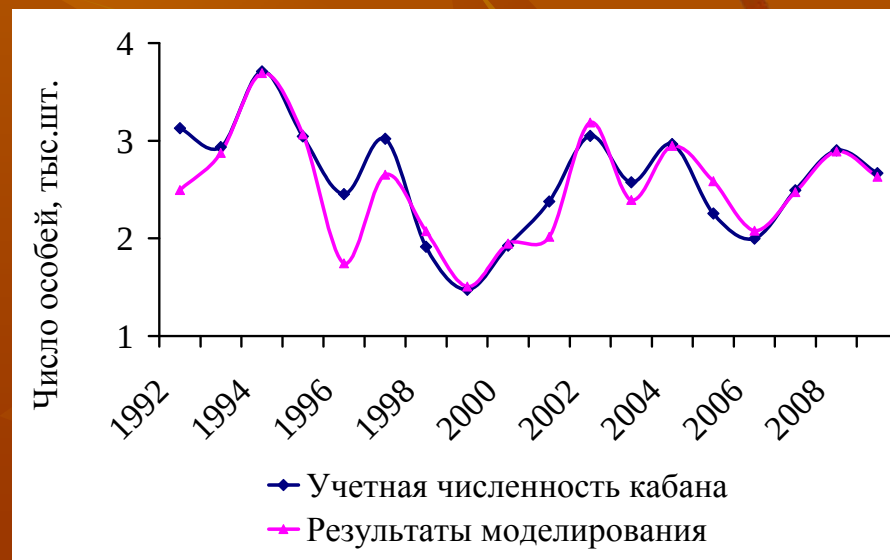
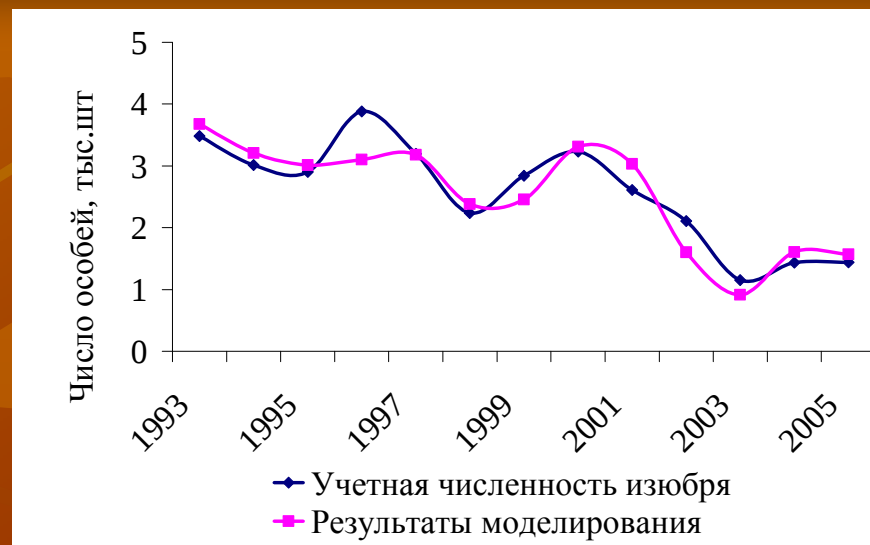


Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН, 2010, №2, с. 43-47

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.

Модели динамической пространственной самоорганизации

$$\dot{u}_i(x, t) = \int_M \alpha_i(x, y) f(u_i(y, t)) dy - \varphi(u_i(x, t)) \sum_j \int_M \beta_{ij}(x, y) g(u_j(y, t)) dy$$

$u_i(x, t)$ - плотность биомассы i -го вида
в точке x в момент времени t
 M - ареал обитания сообщества

Это направление создавалось
А.В. Тузинкевичем, Н.П. Громовой

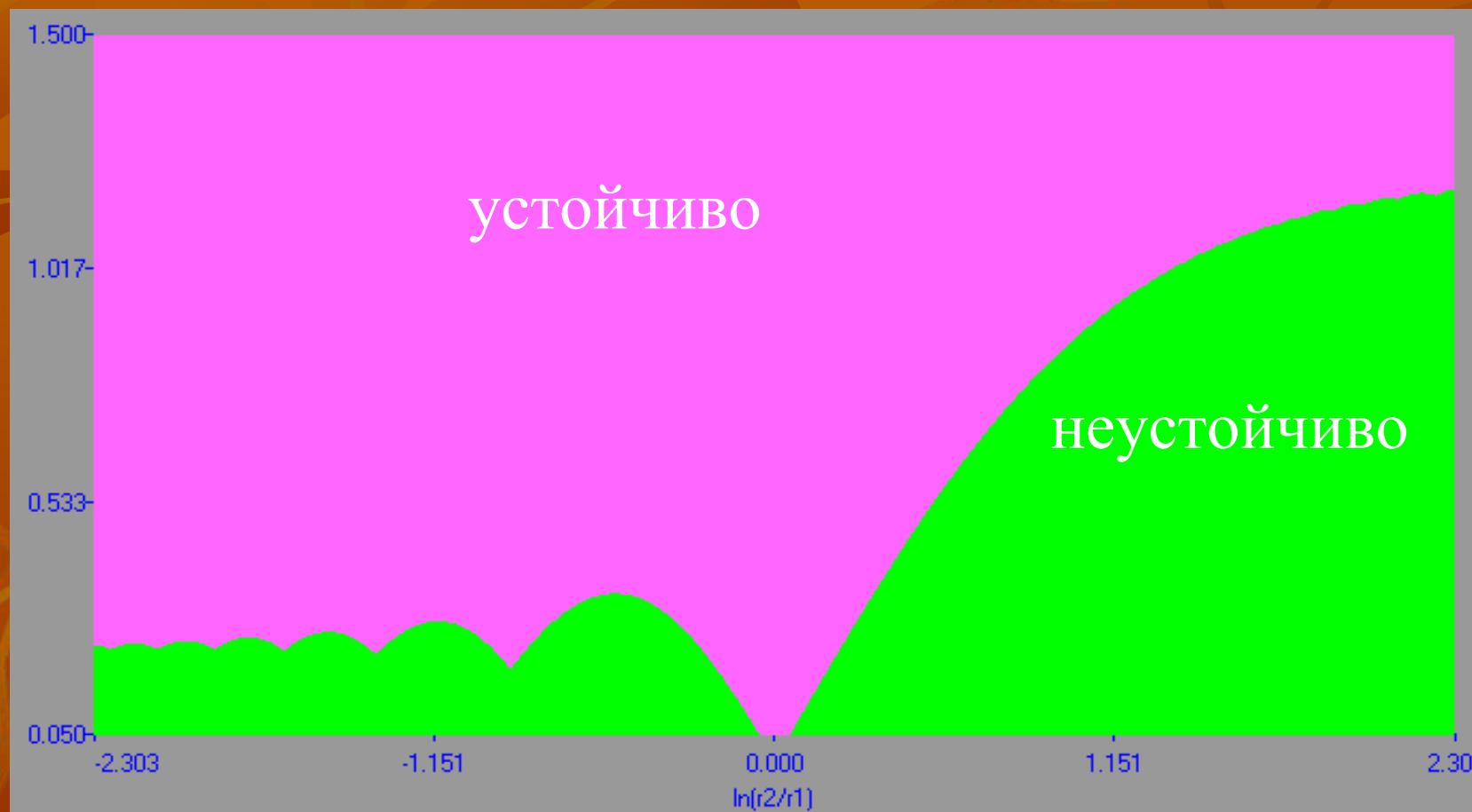


Конкретизация

$$\dot{u}_i(x, t) = \int_M \alpha_i(x, y) u_i(y, t) dy -$$
$$u_i^{\gamma_i}(x, t) \sum_j \int_M \beta_{ij}(x, y) u_j^{\rho_j}(y, t) dy$$

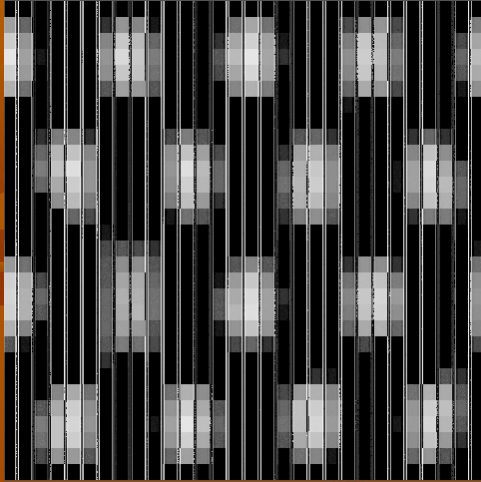
$$\alpha(x, y) = \begin{cases} S_\alpha \exp\left(-\frac{2\|x - y\|^2}{r_\alpha}\right), & \|x - y\| \leq r_\alpha \\ 0, & \|x - y\| \geq r_\alpha \end{cases}$$

*Диаграмма потери устойчивости однородного
решения в координатах $\gamma - \ln r_\alpha / r_\beta$*

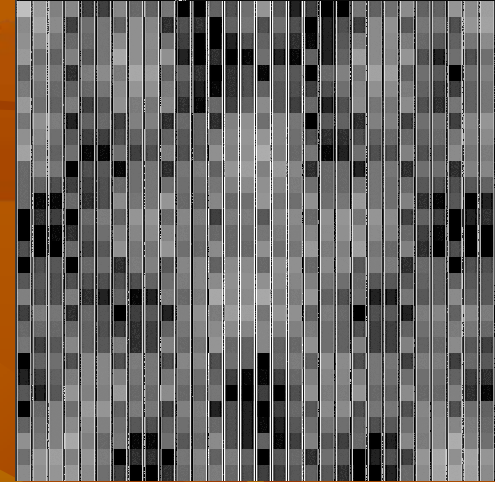
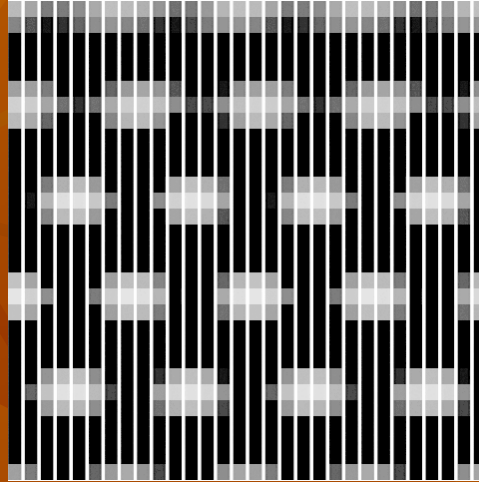


Пространственное распределение на двумерном однородном ареале

a

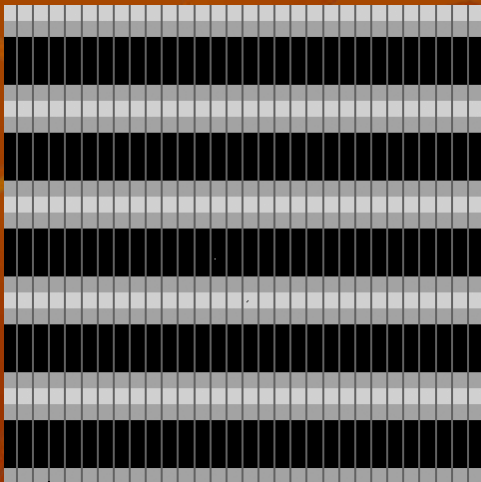


b

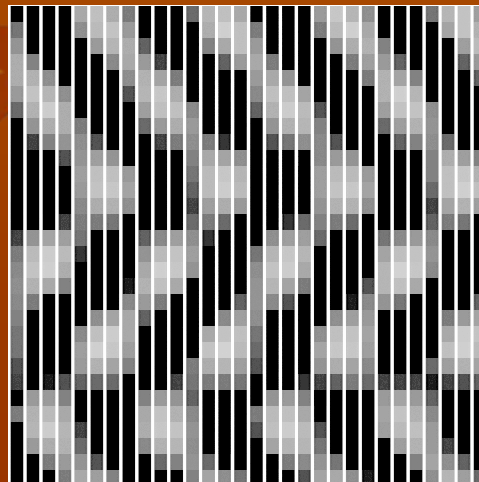


Исходное
распределение

c



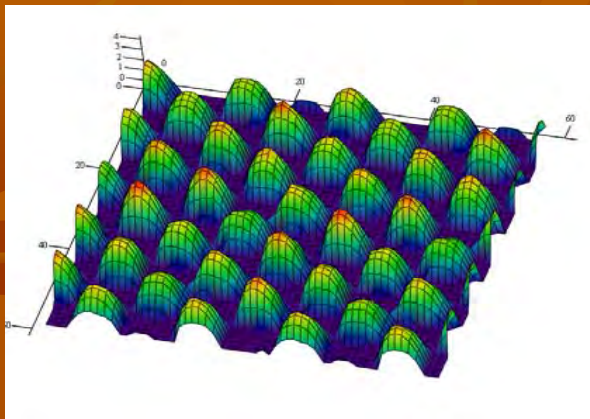
d



	r_α	r_β	γ
a	6	6,0	0,950
b	5	5,2	0,900
c	5	5,0	0,900
d	5	5,0	0,875

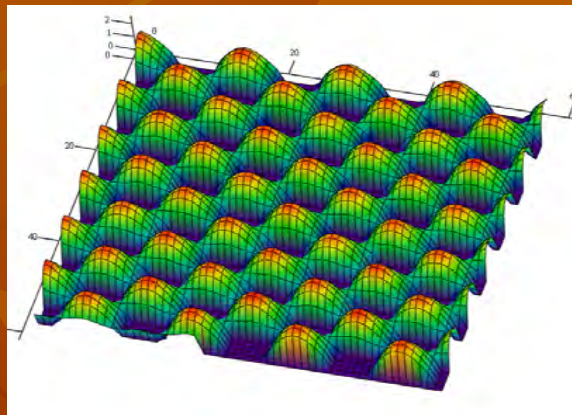
Пространственное распределение на двумерном однородном ареале

a



D2

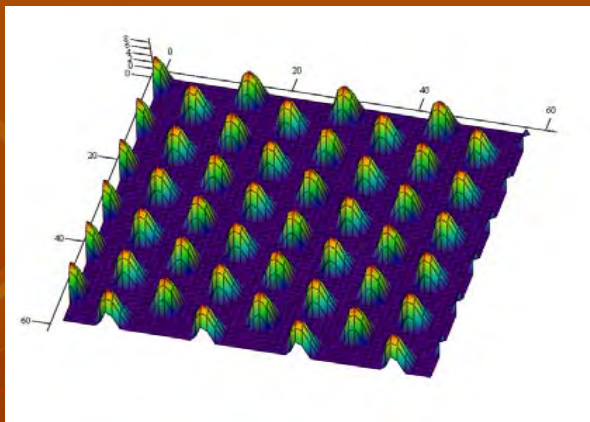
b



D3

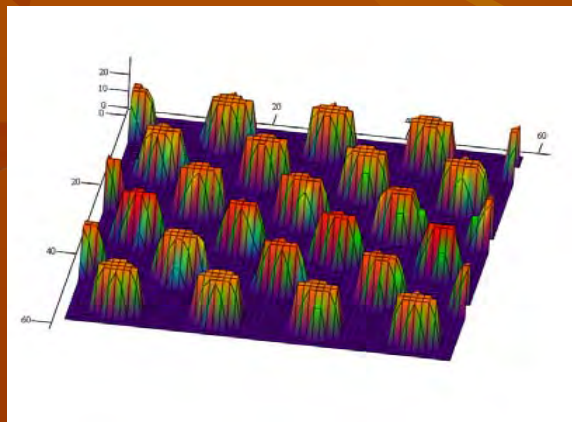
	r_a	r_β	γ
a	7	7,5	0,9
b	7	10,0	0,9

c



D4

d



D1

	r_a	r_β	γ
c	7	9,0	0,98
d	8	8,2	0,90

Пространственное распределение пойменной растительности



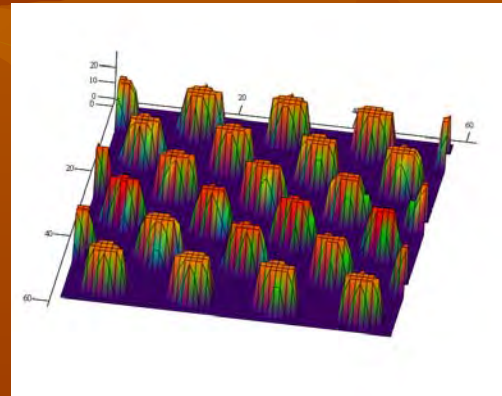
Результаты анализа модели пространственно-временной динамики

Показано, что интенсивная пространственная конкуренция за ресурсы (прежде всего за свет) вызывает процессы хаотической самоорганизации и возникновение сложно структурированных неоднородных (пятнистых) пространственных распределений

Вестник ДВО РАН, 1996, № 6. С. 120-129.

Ecological Modelling, 1990.V.52. P. 207-223;

2008, Vol. 212. P. 536-544.



*Благодарю
за внимание!*

