

УДК: 574.34:575.174.4

## Математическое моделирование механизма дифференциации репродуктивных стратегий в естественных популяциях (на примере песцов, *Alopex lagopus*)

О. Л. Жданова<sup>1,2,a</sup>, Е. Я. Фрисман<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН,  
Россия, 690041, г. Владивосток, ул. Радио, д. 5

<sup>2</sup> Дальневосточный федеральный университет,  
Россия, 690950, г. Владивосток, ул. Суханова, д. 8

<sup>3</sup> Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,  
Россия, 679016, г. Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, д. 4

E-mail: <sup>a</sup>axanka@iacp.dvo.ru

Получено 26 января 2016 г.,  
после доработки 1 марта 2016 г.

В работе рассматривается комплексный подход к моделированию динамики генетической структуры и численности естественной популяции. Набор динамических моделей с различными типами естественного отбора применен для описания возможного механизма закрепления наблюдаемого в настоящее время генетического разнообразия по размеру помета в прибрежных, континентальных и искусственных популяциях песцов (*Alopex lagopus*, семейство Canidae, порядок Carnivora). Наиболее интересные результаты удалось получить на основе модели популяции, включающей две стадии развития; при этом анализировалась динамика генетической структуры популяции по генотипам, соответствующим различным репродуктивным способностям и выживаемостям детенышей на ранней стадии жизненного цикла, определяемым одним диаллельным геном. Эта модель позволяет получить мономорфизм по рассматриваемому признаку в популяциях прибрежных песцов, где пищевые ресурсы практически постоянны, и установление полиморфизма с циклическими колебаниями численности и частот аллелей рассматриваемого гена в континентальных популяциях, где происходят регулярные всплески численности грызунов — основного компонента пищи. В искусственных популяциях в результате селективного отбора, осуществляемого фермерами с целью увеличения репродуктивного успеха производителей, рассматриваемый ген оказывается плейотропным (т. е. определяющим выживаемость особей как на ранней, так и на поздней стадии жизненного цикла); применение соответствующей модели (с отбором по плейотропному гену) позволяет получить адекватную скорость вытеснения аллеля, обуславливающего производство пометов малого размера.

Ключевые слова: эволюция, возрастная структура, естественный отбор, полиморфизм, мономорфизм

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2016, vol. 8, no. 2, pp. 213–228 (Russian).

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ, проект № 15-29-02658.

## Mathematical modeling of the mechanism of a reproductive strategies differentiation in natural populations (on the example of arctic fox, *Alopex lagopus*)

O. L. Zhdanova<sup>1,2</sup>, E. Ya. Frisman<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Institute for Automation and Control Processes FEB RAS, 5 Radio st., Vladivostok, 690041, Russia

<sup>2</sup> Far Eastern Federal University, 8 Sukhanova st., Vladivostok, 690950, Russia

<sup>3</sup> Complex Analysis and Regional Problems Institute FEB RAS, 4 Sholom-Aleykhema st., Birobidzhan, 679016, Russia

**Abstract.** — This paper considers the integrated approach to modeling the dynamics of genetic structure and the number of natural population. A set of dynamic models with different types of natural selection is used to describe a possible mechanism for the fixing of a genetic diversity in size of the litter in coastal, continental and farmed populations of arctic fox (*Alopex lagopus*, Canidae, Carnivora) observed now. The most interesting results have been obtained with the model of population consisting of two stages of development. At that with the frame of this model a dynamics of population genetic structure on genotypes was analyzed to consider different reproductive abilities and fitnesses of pups on the early stage of lifecycle which defined by the single diallelic gene. This model allows to receive a monomorphism for coastal populations of arctic fox, where food resources are practically constant. As well the model allows polymorphism with cyclical fluctuations in the number and frequency of the gene in the continental populations due to regular fluctuating of rodent number, the major component of its food. In farmed populations by selective selection carried out by farmers to increase the reproductive success, this gene is a pleiotropic one (i. e., determining the survival rate of individuals both early and late stages of their life cycle); so an application of appropriate model (with the selection of pleiotropic gene) allows to get an adequate rate of elimination for small litters allele.

Keywords: evolution, age structure, natural selection, polymorphism, monomorphism

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2016, vol. 8, no. 2, pp. 213–228 (Russian).

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ, проект № 15-29-02658.

## Введение

Основная проблема, вокруг которой формируется динамическая теория популяций, стоящая на стыке популяционной экологии и популяционной биофизики [Базыкин, 1985; Волькенштейн, 1988; Романовский, Степанова, Чернавский, 2004; Чернавский, 2004], — это описание характера и объяснение механизмов флуктуирующего (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»).

С 30-х годов XX века бурно развивалась другая ветвь динамической популяционной теории — математическая популяционная генетика, в рамках которой строились и исследовались модели эволюционного преобразования генетической структуры популяции [Haldane, 1924; Fisher, 1930; Патнер, 1973; Crow, Kimura, 1970], причем особенности динамики численности при этом, как правило, не анализировались.

Объединение популяционно-генетического и популяционно-экологического подходов высветило два типа задач, которые можно решать в рамках новой эколого-генетической теории.

Во-первых, здесь получило естественное развитие изучение эффектов эволюционных факторов, в первую очередь естественного отбора, на изменение генетической структуры, а соответственно, и изменений характера динамики популяций, развивающихся в условиях ограниченности экологических ресурсов [Hanski, 1999]. Так появилась концепция *r-K-отбора*, которая рассматривает борьбу за существование, по различным *стратегиям* выживания, закрепленным на генетическом уровне. Согласно этой концепции одни генотипические группы быстрее размножаются и, соответственно, имеют больший репродуктивный потенциал *r* (*r-стратегия*), другие более приспособлены к условиям ограниченности жизненных ресурсов и обеспечивают большую равновесную численность при заданной емкости, *K*, экологической ниши (*K-стратегия*). Изучение эволюции популяции в рамках концепции *r-K-отбора* [MacArthur and Wilson, 1967; Charlesworth, 1971; Rougharden, 1971; Pianka, 1978] дает новый взгляд на природу колебаний популяционной численности. Оказывается, возможно огромное разнообразие динамических режимов даже в одновозрастной популяции: от стабильной динамики до колебаний численности при постоянном генетическом составе и совместных колебаний численности и генетического состава популяции. Дальнейшее развитие моделей видится в добавлении возрастной структуры популяции, что могло бы выявить особенности эволюции структурированных популяций.

Во-вторых, в рамках эволюционно-экологических моделей оказался возможен подробный анализ эволюционно-генетических последствий промысла. Концепция *максимального уравновешенного изъятия* [Скалецкая, Фрисман, Шапиро, 1979; Абакумов, 1993], или *maximal sustainable yield* [Hauser, Cooch, Lebreton, 2006; Cooch et al., 2014] предполагает поддержание численности промысловой популяции на уровне, обеспечивающем максимальное воспроизводство. Таким образом, популяции, подверженные промыслу, оказываются в иных экологических условиях по сравнению с неэксплуатируемыми популяциями, численность которых определяется естественными процессами. В результате в промысловых популяциях могут меняться условия отбора, а соответственно, и приспособленности генотипических групп особей.

Эколого-генетический подход открывает большие перспективы для изучения эволюции естественных популяций, а также прогнозирования изменений, связанных с антропогенным воздействием. При этом возникают серьезные сложности, связанные с верификацией предлагаемых моделей, так как для оценки их экологических и генетических параметров необходимы данные эколого-генетического мониторинга за естественными биологическими популяциями на длительном временном промежутке. Получить такие данные удовлетворительного объема и содержания практически невозможно. Поэтому выявление у реальных популяций даже качественных закономерностей эволюции и динамики, аналогичных модельным эффектам, является необходимым шагом на пути становления объединенной эколого-генетической теории.

В представленной работе предложен пример применения эколого-генетических моделей для объяснения полиморфизма в популяциях песцов, демонстрирующих кардинально различающиеся репродуктивные стратегии, закрепленные на генетическом уровне. Результаты моделирования в рамках данного подхода приведены в комплексе, необходимом для понимания и детального рассмотрения эколого-генетических процессов, протекающих в исследуемых популяциях песцов. Набор разработанных ранее моделей дополнен моделями с циклически изменяющимися параметрами для того, чтобы учесть циклически меняющуюся доступность пищевых ресурсов в континентальных популяциях песцов. Классификация динамики модифицированных моделей получена с помощью численного исследования, проведенного в области параметров, куда попадают характеристики рассматриваемого генетического признака.

## Эволюционная модель однородной популяции

Начнем с краткой аннотации результатов предыдущих теоретических работ, которые будут использованы в данном исследовании. Так, нами была рассмотрена весьма простая модельная ситуация, в которой уже заметно проявляются закономерности взаимосвязанных изменений динамики генетической структуры и численности популяции, вызванные взаимодействием эволюционных (в основном селективных) и экологических (ограничивающих популяционный рост) факторов [Жданова, Фрисман, 2005]. Предполагалось, что генетическое разнообразие контролируется одним диаллельным локусом (с аллеломорфами  $A$  и  $a$ ), причем фенотип особи жестко определяется ее генотипом; популяция панмиктична, в ней действуют менделевские правила наследования, а смежные поколения особей не перекрываются. В этом случае действие отбора можно описать количественно, поставив в соответствие каждому из генотипических классов особей  $ij$  ( $i, j = A, a$ ) по одному коэффициенту  $w_{ij}$ , называемому *приспособленностью* (*fitness*);  $w_{ij}$  равно среднему числу потомков, произведенных одной особью данного генотипического класса, доживших до репродуктивного возраста и давших вклад в следующее поколение [Fisher, 1930].

Исследовалась модель динамики однородной менделевской популяции диплоидных организмов:

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

где  $x_n$  — это численность популяции в  $n$ -ом поколении,  $q_n$  — частота аллеля  $A$  в  $n$ -ом поколении,  $\bar{w}_n = w_{AA}(x_n)q_n^2 + 2w_{Aa}(x_n)q_n(1-q_n) + w_{aa}(x_n)(1-q_n)^2$  — средняя приспособленность популяции в  $n$ -ом поколении.

Экологическое лимитирование описывалось убывающей зависимостью приспособленностей генотипов ( $w_{ij}$ ) от численности популяции:

$$w_{ij} = \exp\left(R_{ij}\left(1 - x_n / K_{ij}\right)\right), \quad (2)$$

где  $R_{ij}$  — мальтузианский параметр, а  $K_{ij}$  — ресурсный параметр соответствующего генотипа;  $R_{ij}$  характеризует репродуктивный потенциал генотипа, а  $K_{ij}$  — емкость экологической ниши: если вся популяция будет состоять только из особей с  $ij$ -м генотипом, ее равновесная численность составит величину  $K_{ij}$ . Рассматривалась ситуация, когда при больших и малых численностях преимущества по приспособленностям оказываются у разных генотипов, причем если одни генотипы являются более плодовитыми, то другие более приспособлены к ограниченности жизненных ресурсов.

Исследование модели (1) показало, что ресурсный параметр ( $K_{ij}$ ) определяет направление естественного отбора, т. е. генотипы с большим ресурсным параметром выживают в ходе эволюции; а мальтузианский параметр ( $R_{ij}$ ) определяет тип динамического режима (стационарная динамика или флуктуации).

### Роль $r$ - $K$ -отбора в дифференциации репродуктивных стратегий у прибрежных и континентальных песцов

Применим результаты предыдущего моделирования для описания эволюции естественной популяции. Песцы (*Alopex lagopus*, семейство Canidae, порядок Carnivora) представляют собой объект, интересный с точки зрения эволюции и генетического контроля характеристик жизненного цикла животных. Естественные популяции *A. lagopus*, населяющие прибрежные и континентальные территории, имеют различные по доступности пищевые ресурсы и радикально различаются по своей репродуктивной стратегии. Прибрежные песцы питаются морской птицей, рыбой, тюленями и морскими беспозвоночными [Hersteinsson, Macdonald, 1996]; доступность этих ресурсов практически не изменяется от года к году. Прибрежные песцы дают приплод небольшого размера каждый год. Континентальные же песцы питаются мелкими грызунами, главным образом полевками, для численности которых характерны циклические колебания [Angerbjörn, Tannerfeldt, Erlinge, 1999]. В годы, когда пищи мало, популяции континентальных песцов имеют очень низкий репродуктивный уровень; при этом в годы с обильной пищей (когда в популяциях жертвы наблюдается подъем численности) самка континентального песца может произвести до 16–18 детенышей. Средний размер помета и его дисперсия в 1.5 раза больше в континентальных популяциях, чем в прибрежных [Tannerfeldt, Angerbjörn, 1998a, 1998b; Elmhagen et al., 2000]. Это позволяет предположить, что прибрежные песцы однородны по размеру помета, а континентальные неоднородны и представлены особями с разной потенциальной плодовитостью.

Для выявления генетической основы репродуктивной стратегии этого вида Т. И. Аксенович с соавт. [Axenovich et al., 2007] провели комплексный сегрегационный анализ типа наследования размера приплода в расширенной генеалогии фермерских песцов. В результате было убедительно показано, что наследование данного признака можно описать в рамках модели с основным геном и контролем малого размера приплода по рецессивному типу. При этом, по статистике, среднее количество детенышей в помете самки с доминантным (гомозиготным или гетерозиготным генотипом) составляет 12.33, у самки с рецессивным генотипом — 8.61. Предполагается, что система сбалансированного полиморфизма по размеру приплода в фермерской популяции могла быть установлена еще в естественных популяциях песцов в результате адаптации к резким колебаниям доступности пищевых ресурсов.

Динамику частоты аллеля  $A$  в естественной популяции песцов можно описать с помощью модели  $r$ - $K$ -отбора (1). Здесь не рассматривается возрастная структура популяции, но учитывается различный успех в размножении и выживаемости генотипов в условиях ограниченности жизненных ресурсов. Зная характер наследования размера помета [Axenovich et al., 2007], будем считать, что генотипы  $AA$  и  $Aa$  (доминантный признак) производят большие пометы, а генотип  $aa$  (рецессивный признак) — малые. Предположим, что  $q_n$  — частота аллеля  $A$  в  $n$ -ом поколении и  $x_n$  — численность популяции. Поскольку аллель  $A$  является доминантным, приспособленности двух генотипов совпадают:  $w_{AA} = w_{Aa}$ ; кроме того, выполняются следующие условия для мальтузианских параметров:  $R_{aa} < R_{AA}$ ,  $R_{AA} = R_{Aa}$ . Чтобы определить взаимное расположение ресурсных параметров, рассмотрим следующие случаи:

- в условиях постоянно ограниченных пищевых ресурсов (характерных для прибрежных популяций песцов) максимальный ресурсный параметр имеет генотип  $aa$  ( $K_{aa} > K_{AA}$ ,  $K_{aa} > K_{Aa}$ );
- в искусственном разведении (или в фермерских популяциях) ограничения по пищевым ресурсам принципиального значения не имеют; поэтому ресурсные параметры всех трех генотипов равны:  $K_{AA} = K_{aa} = K_{Aa}$ .

Используя результаты исследования модели (1) в первом случае (при  $K_{aa} > K_{AA}$ ,  $K_{aa} > K_{Aa}$ ), можно ожидать, что произойдет фиксация гомозиготного генотипа с максимальным ресурсным параметром  $aa$ . На рис. 1 (слева) приведен пример вытеснения неоптимального генотипа. Можно увидеть длительный период почти без изменений, а затем резкий скачок; такая форма кривой отражает естественный процесс накопления гена, когда он изначально присутствует в небольшом количестве (т. к. ген может быть результатом мутации). Требуется длительное время для накопления

критического количества, и в течение этого периода присутствие данного аллеля почти незаметно в популяции; затем процесс ускоряется и происходит быстрое вытеснение другого аллеля.

Параметры модели выбраны согласно данным, приведенным в статье [Axenovich et al., 2007]: количество детенышей в помете самки с генотипом  $AA$  или  $Aa$  составляет 12.33, у самки с генотипом  $aa$  — 8.61, и, соответственно, репродуктивные параметры генотипов:  $R_{AA} = R_{Aa} = \ln(12.33/2) = 1.82$  и  $R_{aa} = \ln(8.61/2) = 1.46$ . Соотношения ресурсных параметров 1:1.7 выбрано условно, т. к. нет убедительных данных о том, насколько больше выживаемость детенышей в малых пометах в условиях недостатка пищи. Но ясно, что при большей разнице в ресурсных параметрах (1:2 и т. д.) вытеснение неоптимального аллеля будет происходить быстрее. Меньшая разница в репродуктивных потенциалах замедлит темп элиминации; тем не менее даже небольшое преимущество приведет к закреплению оптимального генотипа и вытеснению менее приспособленного (рис. 1, справа). Начальная частота аллеля  $a$  выбрана очень малой, т. к. рецессивные аллели часто появляются в результате мутаций и, соответственно, в малых количествах. В результате через несколько поколений популяция оказывается мономорфной, все особи демонстрируют малую плодовитость, что и наблюдается в популяциях прибрежных песцов.

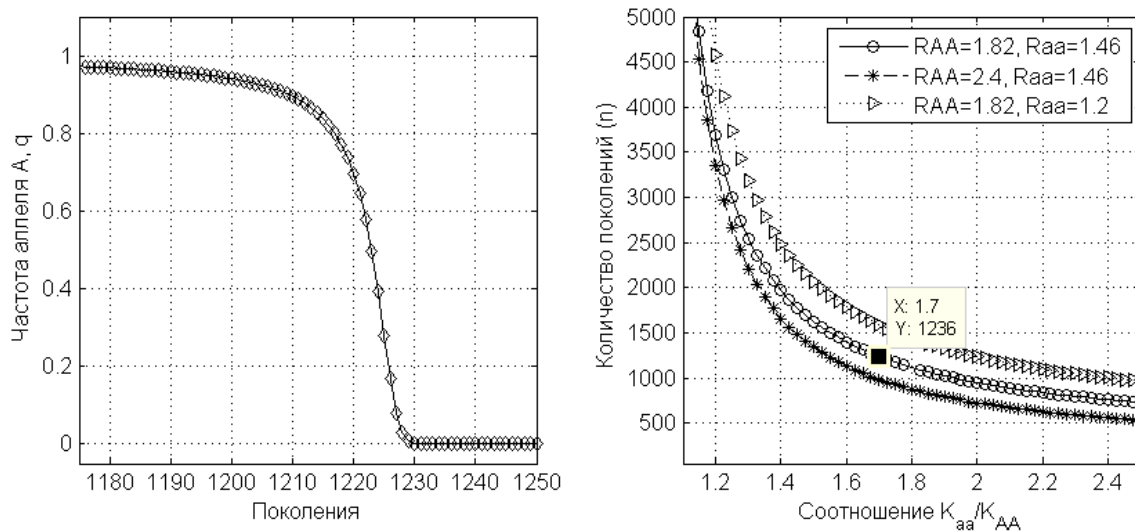


Рис. 1. Слева: установление мономорфизма  $aa$  (параметры модели:  $R_{AA} = R_{Aa} = 1.82$ ,  $R_{aa} = 1.46$ ,  $K_{AA} = K_{Aa} = 1$ ,  $K_{aa} = 1.7$ ,  $q_0 = 0.999$ ,  $x_0 = 1$ ). Справа: количество поколений эволюции до установления мономорфизма  $aa$  в зависимости от соотношения ресурсных параметров  $K_{aa}/K_{AA}$

В условиях искусственного разведения пищи достаточно, в результате в больших и малых пометах выживаемость детенышей не отличается, и, следовательно, нет оснований считать, что ресурсные параметры генотипов различаются. В этом случае естественного отбора по рассматриваемому признаку в популяции нет и исходный уровень полиморфизма сохраняется (рис. 2). Хотя некоторое снижение частоты рецессивного аллеля  $a$  и происходит в фермерских популяциях в результате подбора производителей с высокой плодовитостью.

С другой стороны, в естественных популяциях континентальных песцов в голодные годы отбор направлен против плодовитых генотипов  $AA$  и  $Aa$ ; однако постепенному вытеснению аллеля  $A$  препятствуют регулярные всплески популяции жертвы, во время которых за счет успешной репродукции высокоплодовитых генотипов популяционная частота аллеля  $A$  увеличивается. Формально для описания данной ситуации модель (1) нуждается в модификации, т. к. ресурсный параметр генотипов  $AA$  и  $Aa$  не является постоянным, а флуктуирует:

$$\begin{cases} K_{AA} & \text{— в обычные годы,} \\ K_{AA} \cdot k, K_{AA} \cdot k > K_{aa} & \text{— в годы с обильной пищей.} \end{cases} \quad (3)$$

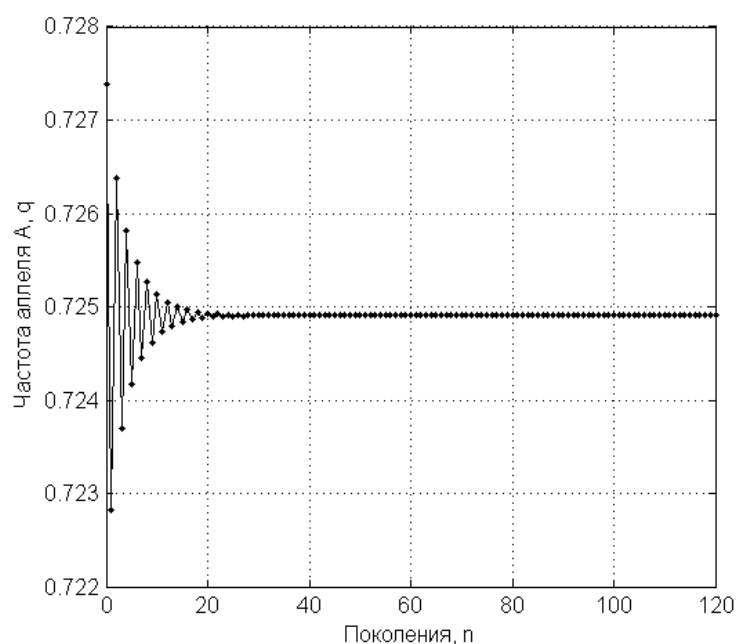


Рис. 2. Поддержание полиморфизма в случае равенства ресурсных параметров всех генотипов (параметры модели:  $R_{AA} = R_{Aa} = 1.82$ ,  $R_{aa} = 1.46$ ,  $K_{AA} = K_{Aa} = K_{aa} = 1$ ,  $q_0 = 0.7$ ,  $x_0 = 0.1$ )

Очевидно, что на возможность установления полиморфизма в рассматриваемой ситуации влияют не только соотношения параметров исходной модели (1), но и новый параметр  $k$ , определяющий размер превосходства по выживаемости плодовых генотипов в годы с обильной пищей.

Численный эксперимент, проведенный в расширении параметрической области около значений параметров, определенных в исследовании Т. И. Аксенович с соавт. [Aksenovich et al., 2007] для популяций песцов, не выявил в модели (1) с модификацией (3) сбалансированного полиморфизма: доминантный ген вытесняется, несмотря на значительное преобладание ресурсного параметра в годы с обильной пищей (рис. 3). Следовательно, исходная модель нуждается в дальнейшей модификации, которая позволит объяснить существование полиморфизма в континентальных популяциях песцов.

## Моделирование естественного отбора в популяции с возрастной структурой

В исходной модели популяционной динамики (1) рассматривается лишь изменение общей численности популяции в предположении, что различные ее поколения не перекрываются. Однако это предположение несправедливо, если продолжительность жизни каждого поколения оказывается существенно больше времени, протекающего между сезонами размножения. В этом случае каждая локальная популяция во время размножения состоит из особей, принадлежащих разным возрастным группам, и численности каждой возрастной группы естественно рассматривать в качестве переменных модели. Способ разбиения популяции на возрастные группы обычно определяется биологическими особенностями рассматриваемого вида [Hastings, 1992; Lebreton, 1996; Kooi, Kooijman, 1999].

Рассмотрим модель популяции с возрастной структурой, которая может быть представлена совокупностью двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении.

Обозначим через  $X_n$  численность младшего возрастного класса в  $n$ -й сезон размножения, а через  $Y_n$  — численность репродуктивной части популяции. Период размножения заканчивает-

ся появлением новорожденных особей следующего поколения. Будем предполагать, что времени, протекающего между двумя последовательными периодами размножения, достаточно для развития особей младшего возраста до половозрелого состояния, а новорожденных (или личинок) — до состояния младшего возраста.

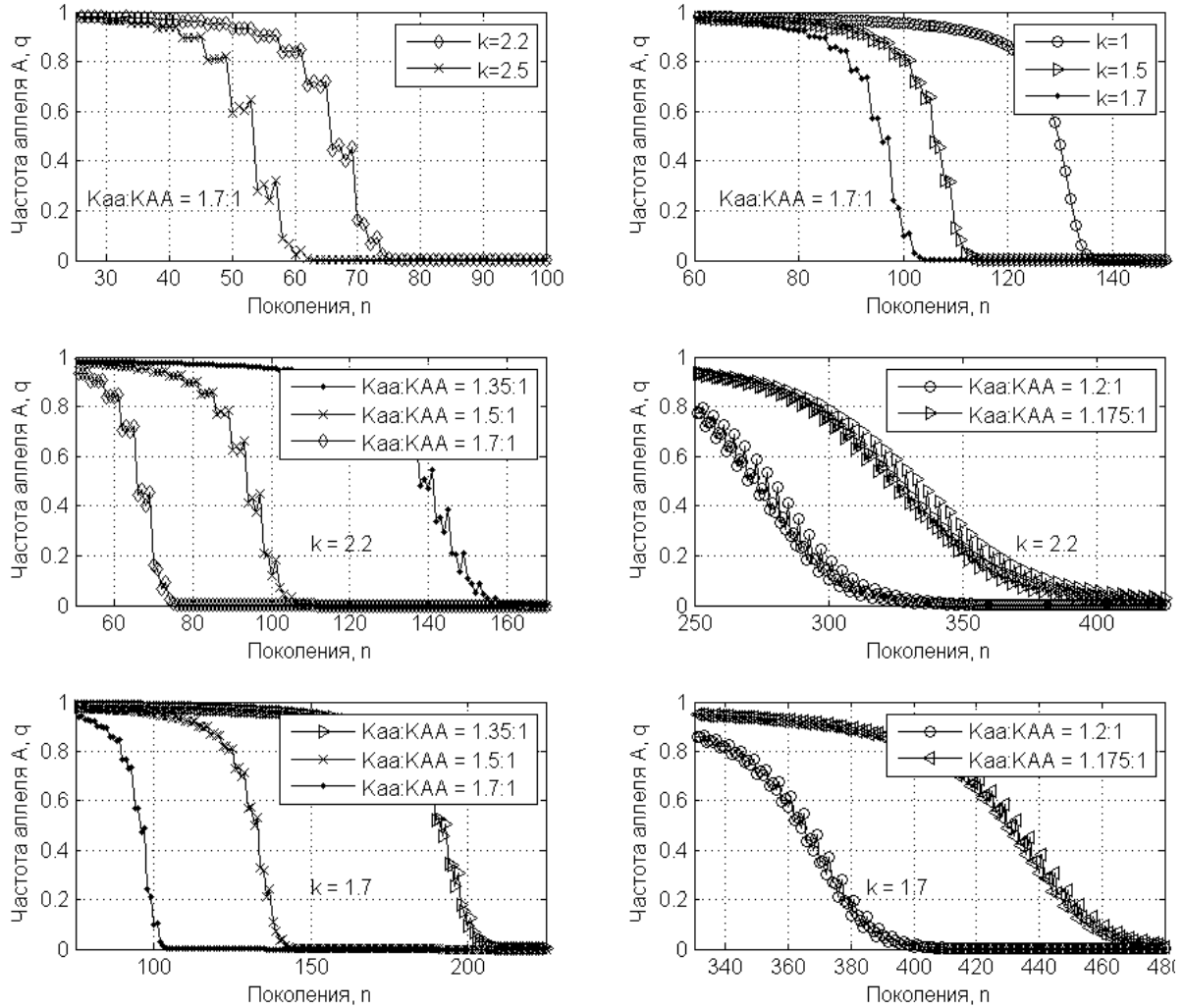


Рис. 3. Динамика частоты аллеля  $A$  в череде поколений в модели (1), (3) с периодически изменяющимся ресурсным параметром  $K_{Aa}$ ; фиксированы параметры  $R_{AA} = R_{Aa} = 1.82$ ,  $R_{aa} = 1.46$ ,  $q_0 = 0.99$ ,  $x_0 = 0.1$ . Вверху: влияние величины  $k$  при фиксированных параметрах  $K_{AA} = K_{Aa} = 1$ ,  $K_{aa} = 1.7$ . В среднем ряду ( $k = 2.2$ ) и в нижнем ( $k = 1.7$ ) соотношении параметров в обычные годы  $K_{Aa}/K_{aa}$  меняется

Лимитирование численности младшего возрастного класса осуществляется по линейному закону:  $f(X) = 1 - X/K$ , как в модели Ферхюльста. Здесь  $K$  — это емкость экологической ниши или максимально возможная численность младшего возрастного класса. В этом случае естественно перейти к относительным значениям численностей:  $x = x/K$ ,  $y = y/K$ . Тогда уравнения, описывающие динамику относительных численностей рассматриваемых возрастных групп в череде поколений, будут следующими:

$$\begin{cases} x_{n+1} = wy_n, \\ y_{n+1} = x_n f(x_n) + cy_n, \end{cases} \quad (4)$$

где  $w$  — это репродуктивный потенциал старшего возрастного класса,  $c$  — его выживаемость.



В случае когда репродуктивный потенциал ( $w$ ) определяется генетически одним адаптивным диаллельным локусом, динамику численности и генетического состава двухвозрастной популяции можно описать следующей системой уравнений [Фрисман, Жданова, 2009]:

$$\begin{cases} x_{n+1} = \bar{w}_n y_n, \\ y_{n+1} = x_n(1 - x_n) + cy_n, \\ q_{n+1} = p_n(w_{AA}p_n + w_{Aa}(1 - p_n)) / \bar{w}_n, \\ p_{n+1} = (x_n(1 - x_n)q_n + cy_n p_n) / y_{n+1}, \end{cases} \quad (5)$$

здесь  $p_n$  и  $q_n$  — частота аллеля  $A$  в половозрелой и неполовозрелой группе соответственно,  $\bar{w}_n = w_{AA}p_n^2 + 2w_{Aa}p_n(1 - p_n) + w_{aa}(1 - p_n)^2$  — репродуктивный потенциал (или средняя приспособленность ювенильной группы).

Модель (5) представляет собой обобщение модели  $F$ -отбора [Frisman, Shapiro, 1982] на популяцию с двумя возрастными классами.  $F$ -выбор отбор описывает моделирует ситуацию, когда действие отбора не зависит от популяционной численности (или от плотности) популяции; вместе с тем учитывается ограничивающее влияние плотностнозависимых факторов на рост общей численности популяции. Такой подход эквивалентен концепции естественного отбора, предложенной Р. А. Фишером [Fisher, 1930], полагавшим, что относительные приспособленности генотипов различны и не меняются при любой численности популяции. Эта концепция, как представляется, вполне соответствуют реальным эффектам отбора по признакам, естественная генотипическая изменчивость которых не коррелирует с изменениями популяционной плотности.

Динамическое поведение модели (5) можно описать, учитывая условия существования и устойчивости стационарных точек, в зависимости от значений популяционных параметров  $c$  и  $w_{ij}$  (таблице 1). Так, генетический состав популяции, а именно: будет ли она полиморфной или мономорфной, в большей степени определяется соотношением приспособленностей гомозиготы и гетерозиготы. В свою очередь, присутствующие в популяции генотипы определяют среднее значение приспособленности ювенильной группы ( $\bar{w}$ ), или репродуктивный потенциал, и уже эта величина вместе с выживаемостью репродуктивной группы ( $c$ ) определяют характер динамики численности популяции.

Таблица 1. Типы естественного отбора и динамика модели (5)

Мономорфизм: $w_{Aa} < \min(w_{AA}, w_{aa})$ или $\max(w_{AA}, w_{aa}) > w_{Aa} > \min(w_{AA}, w_{aa})$	Стабильная динамика численностей возрастных групп при выполнении условий на параметры: $c < w_{AA}$ (или $w_{aa}) < 3 - 2c$
	Колебания численностей возрастных групп: $w_{AA}$ (или $w_{aa}) > 3 - 2c$
Полиморфизм: $w_{Aa} > \max(w_{AA}, w_{aa})$	Стабильная динамика*
	Колебания численностей возрастных групп*
	Колебания численностей возрастных групп и генетического состава*

\* Границы устойчивости полиморфного равновесия исследованы численно Е. Я. Фрисманом и О. Л. Ждановой [2009]; условия на параметры ( $c$ ,  $w_{ij}$ ) в явном виде здесь опущены.

**Моделирование дифференциации репродуктивных стратегий у прибрежных и континентальных песцов с помощью  $F$ -отбора в двухвозрастной популяции**

Жизненный цикл песца в определенной степени соответствует модели двухвозрастной популяции, поскольку продолжительность жизни половозрелых особей составляет несколько лет, а особи нового поколения вступают в процесс размножения, как правило, на втором году жизни. Продолжим моделирование эволюции в различных популяциях песцов с помощью модели

двухвозрастной популяции (5). Для определения параметров модели рассмотрим различные условия внешней среды:

- для прибрежных песков, в условиях постоянного ограничения пищевых ресурсов, репродуктивный потенциал (т. е. произведение рождаемости и выживаемости детенышей на первом году жизни) генотипа  $aa$  максимален:  $w_{aa} > w_{AA}$ ,  $w_{AA} = w_{Aa}$ ;
- в условиях искусственного разведения, когда пищи достаточно, количество детенышей, выживших на первом году жизни, приближается к количеству рожденных, т. е. здесь уже наиболее плодовитые генотипы ( $AA$  и  $Aa$ ) имеют и наибольший репродуктивный потенциал:  $w_{aa} < w_{AA}$ ,  $w_{AA} = w_{Aa}$ ;
- в популяциях континентальных песков голодные годы, когда верно условие  $w_{aa} > w_{AA}$ ,  $w_{AA} = w_{Aa}$ , периодически сменяются годами с обильной пищей, и тогда преимущество по репродуктивным параметрам меняет знак ( $w_{aa} < w_{AA}$ ,  $w_{AA} = w_{Aa}$ ).

Как и в предыдущей модели, для прибрежных популяций песков естественный отбор направлен против аллеля  $A$  ( $w_{aa} > w_{AA}$ ,  $w_{AA} = w_{Aa}$ ), и популяция становится мономорфной (рис. 4). Скорость вытеснения аллеля  $A$  зависит от величин  $w_{ij}$ ,  $c$  и начальной частоты аллеля  $A$ . Таким образом, полученные результаты согласуются с наблюдениями, что прибрежные песцы производят пометы малого размера, т. е. их популяция мономорфна по рассматриваемому гену.

Моделируя динамику континентальных популяций, учтем циклы кормовой базы. Каждые 4 года мелкие грызуны демонстрируют всплеск численности [Frafjord, 1993; Kaikusalo, Angerbjörn, 1995; Angerbjörn et al., 1995; Angerbjörn, Tannerfeldt, Lundberg, 2001], и наиболее плодовитые генотипы песка ( $AA$  и  $Aa$ ) в эти годы имеют наибольший адаптивный успех. На рис. 5 (справа) представлен пример динамики генетической структуры, которую дает модель (5) с циклически изменяющимися параметрами, при этом имитируется ситуация, наблюдавшаяся в континентальных популяциях песков. Здесь по рассматриваемому гену поддерживается полиморфизм с устойчивыми колебаниями частот аллелей (цикл длины 4), по-видимому, инициированными колебаниями жертвы.

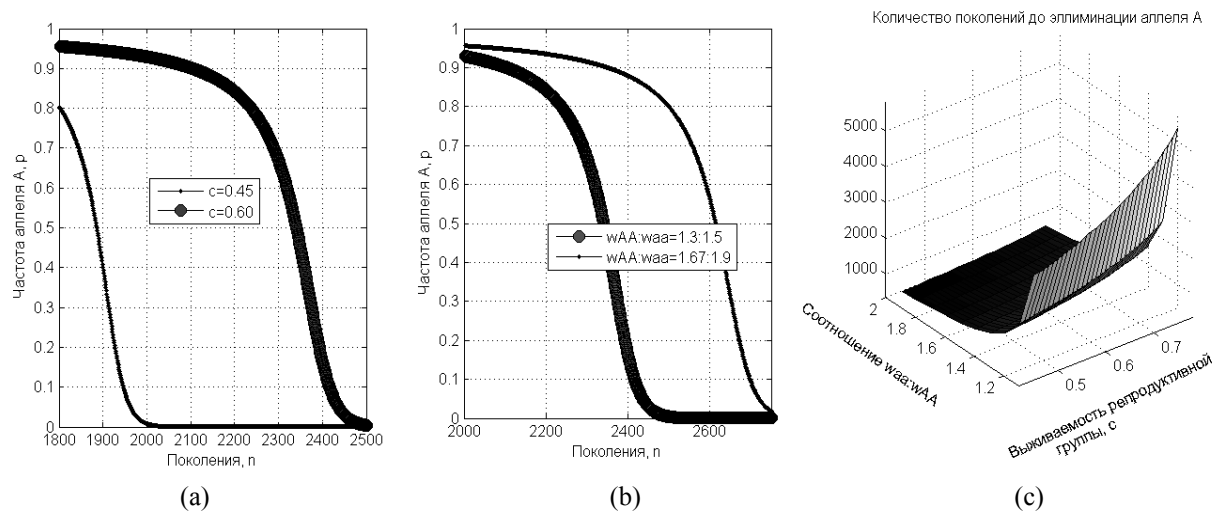


Рис. 4. Установление мономорфизма  $aa$ . Параметры модели:  $q_0 = p_0 = 0.99$ ,  $x_0 = 1.1$ ,  $y_0 = 0.2$ . (a)  $w_{AA} = w_{Aa} = 1.3$ ,  $w_{aa} = 1.5$ ; (b)  $c = 0.6$ ; (c)  $w_{AA} = 1.3$ ,  $w_{aa}$  изменяется от  $1.1w_{AA}$  до  $2w_{AA}$

Далее рассмотрим популяции песка в условиях искусственного разведения. Начальная частота аллеля  $A$  может сильно варьировать, в зависимости от того, из каких популяций — прибрежных или континентальных — были набраны производители при формировании фермерского хозяйства. Поскольку достаток пищи распределяет параметры  $w_{ij}$  модели (5) следующим образом:  $w_{aa} < w_{AA}$ ,  $w_{AA} = w_{Aa}$ , отбор идет в сторону вытеснения наименее

плодовитого генотипа  $aa$ , что отличается от естественных ситуаций, рассмотренных выше. На рис. 6 (кривая с треугольными маркерами) — пример вытеснения рецессивного аллеля  $a$  из популяции. В выборке [Ахенович et al., 2007] частота аллеля, контролирующего малый размер помета, составляет 0.27 (т. е. для нашей модели  $p = 1 - 0.27 = 0.73$ ); модельная популяция (из примера на рис. 6) достигает это значение через 40–50 поколений.

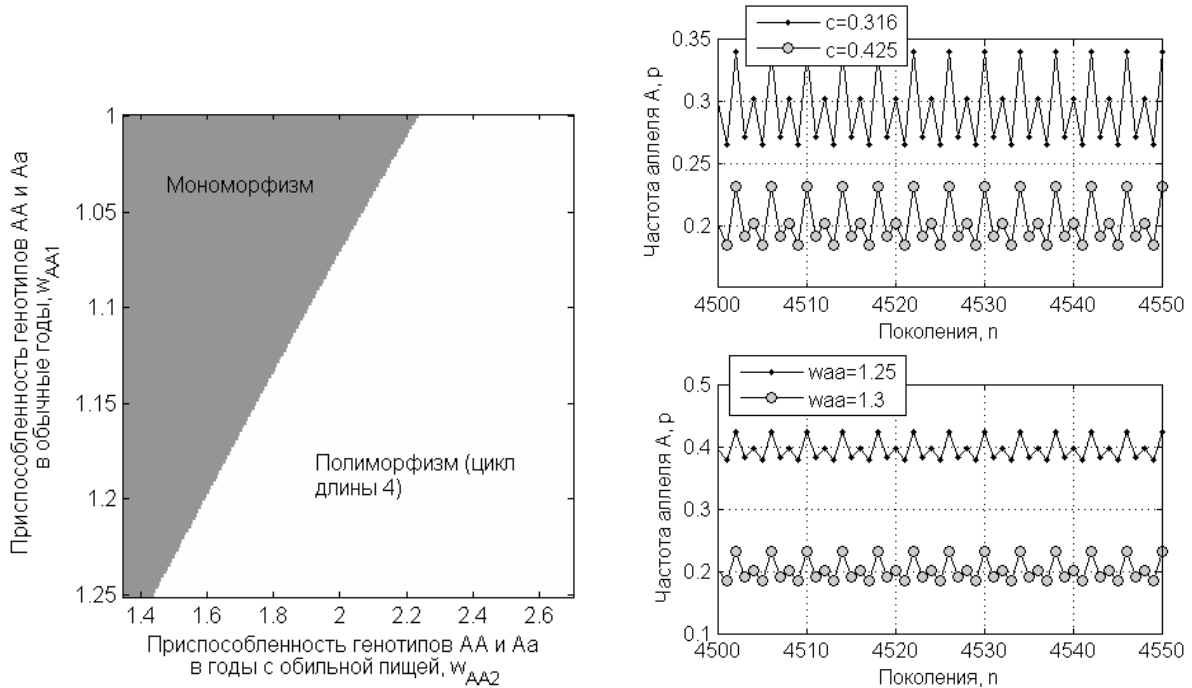


Рис. 5. Слева: характер динамики частоты аллеля  $A$ , в зависимости от соотношения приспособленностей генотипов ( $AA$  и  $Aa$ , контролирующих большой размер помета) в обычные годы и годы с обильной пищей ( $w_{aa} = 1.3$ ,  $c = 0.425$ ,  $q_0 = 0.9$ ,  $x_0 = 0.3$ ,  $p_0 = 0.9$ ,  $y_0 = 0.1$ ). Справа: примеры флуктуирующего полиморфизма ( $w_{AA} = w_{Aa} = 1.1$  — в обычные годы,  $w_{AA} = w_{Aa} = 2.2$  — каждый четвертый год; сверху:  $w_{aa} = 1.3$ , внизу:  $c = 0.425$ )

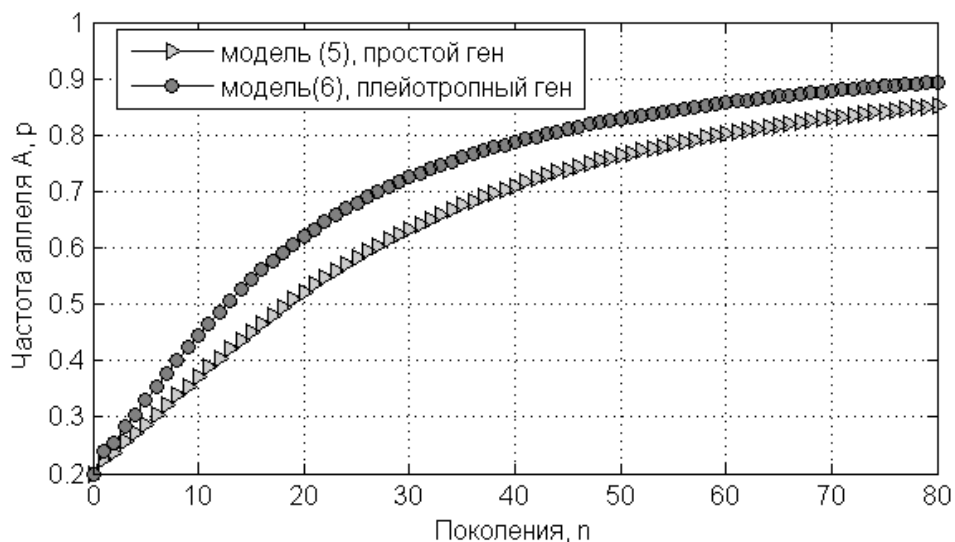


Рис. 6. Моделирование процесса вытеснения рецессивного аллеля  $a$  с помощью модели (5) с простым геном и модели (6) с плейотропным геном ( $w_{aa} = 1.6$ ,  $p_0 = 0.2$ ;  $w_{AA} = w_{Aa} = 2.2$ ,  $c = 0.425$  в модели (5),  $c_{AA} = c_{Aa} = 0.425$ ,  $c_{aa} = 0.31$  в модели (6))

На самом деле рассматриваемые фермерские песцы разводились в неволе с 1920-х годов, т. е. к настоящему моменту прошло порядка 30–40 поколений, и, следовательно, модель (5) дает несколько заниженный темп элиминации рецессивного аллеля из популяции по сравнению с реальными данными. Причиной ускорения вытеснения данного аллеля может быть не учтенный в модели (5) искусственный отбор, который проводится фермерами при выбраковке наименее плодовитых самок [Milovanov, 2001] наряду с основным отбором производителей по качеству меха. Можно предположить, что в фермерских популяциях отбор действует на обеих стадиях жизненного цикла: естественный отбор по приспособленностям — на ранней стадии развития, искусственный — на поздней. Следовательно, ген, контролирующий размер помета, можно рассматривать как плейотропный, поскольку он определяет два разных признака: репродуктивный потенциал генотипа ( $w_{ij}$ ) и выживаемость половозрелых особей между сезонами размножения ( $c_{ij}$ ). Следующая система уравнений описывает эволюцию двухвозрастной популяции с плейотропным геном [Жданова, Фрисман, 2014]:

$$\left\{ \begin{array}{l} x(n+1) = \bar{w}(n)y(n), \\ q_{AA}(n+1) = w_{AA}(p_{AA}(n) + p_{Aa}(n)/2)^2 / \bar{w}(n), \\ q_{Aa}(n+1) = 2w_{Aa}(p_{AA}(n) + p_{Aa}(n)/2)(1 - p_{AA}(n) - p_{Aa}(n)/2) / \bar{w}(n), \\ y(n+1) = (1 - x(n))x(n) + \bar{c}(n)y(n), \\ p_{AA}(n+1) = \frac{(1 - x(n))x(n)q_{AA}(n) + y(n)c_{AA}p_{AA}(n)}{(1 - x(n))x(n) + \bar{c}(n)y(n)}, \\ p_{Aa}(n+1) = \frac{(1 - x(n))x(n)q_{Aa}(n) + y(n)c_{Aa}p_{Aa}(n)}{(1 - x(n))x(n) + \bar{c}(n)y(n)}. \end{array} \right. \quad (6)$$

Здесь  $\bar{c}(n) = c_{AA}p_{AA}(n) + c_{Aa}p_{Aa}(n) + c_{aa}p_{aa}(n)$  — средняя выживаемость репродуктивной группы при переходе к следующему сезону размножения,  $\bar{w}(n) = w_{AA}p_A^2(n) + 2w_{Aa}p_A(n)p_a(n) + w_{aa}p_a^2(n)$  — репродуктивный потенциал (или приспособленность) ювенильной группы,  $p_{ij}$  и  $q_{ij}$  — частоты  $ij$ -ого генотипа в репродуктивной и ювенильной группе соответственно; частота  $i$ -ого аллеля может быть вычислена как  $p_A = p_{AA} + p_{Aa}/2$ ,  $p_a = 1 - p_A$ .

Модель (6) дает более реалистичную скорость вытеснения рецессивного аллеля  $a$  из популяции фермерских песцов (кривая с круглыми маркерами на рис. 6), т. к. она учитывает как естественный, так и искусственный отбор против гомозигот  $aa$ .

Модели популяции с двумя возрастными классами (с отбором по приспособленностям на ранней стадии жизненного цикла и с плейотропным геном) дают приемлемое объяснение существующего генетического разнообразия по локусу, контролирующему размер помета, в различных популяциях песцов. Для более детального обоснования и прогноза эволюции рассматриваемых популяций необходимы дополнительные данные, касающиеся жизненного цикла песца, характеристики промысла, и более детальные генетические данные о полиморфизме в континентальных популяциях.

## Обсуждение

Детальное понимание внутривидовых процессов, определяющих законы существования естественных популяций, необходимо для выработки стратегии оптимального управления промысловыми видами и решения задачи сохранения биоразнообразия.

Процесс развития теоретической базы популяционной биологии сталкивается с необходимостью объединения популяционно-экологического и популяционно-генетического подходов описания популяционной динамики, т. к. существует тесная взаимосвязь эволюционных и эко-

логических процессов, протекающих внутри одной популяции. Многие внутривидовые (традиционно-экологические) характеристики, такие как репродуктивный потенциал, емкость (точнее, «заполняемость») экологической ниши, определяются на генетическом уровне. В результате уже первоначальных попыток объединения этих подходов существенное развитие получило 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].

Проверка адекватности полученных теоретических результатов приводит к насущной необходимости верифицировать модели, и здесь возникают сложности, поскольку невозможен долговременный сбор данных по совокупности изменяющихся экологических и генетических характеристик естественных популяций. С одной стороны, ведется активный сбор общебиологической информации для различных популяций (например, [Frisman, Skaletskaya, Kuzyn, 1982; Bradshaw et al., 2003; Lindberg, Sedinger, Lebreton, 2014]) и многие биологические и экологические параметры моделей удается оценить. С другой стороны, проводятся обширные генетические исследования и в результате уже накоплено огромное количество данных по множеству локусов и популяций (например, [Garvin et al., 2010; Dann et al., 2013]), но большая часть изменчивости нейтральна и данные по генетическим локусам с отбором по-прежнему встречаются крайне редко; еще сложнее найти данные по адаптивным локусам за продолжительный промежуток времени. В результате проблема нехватки данных для качественной верификации результатов эколого-генетического моделирования остается актуальной и информация по каждому локусу с отбором, такая как в работе [Aхенович et al., 2007], приобретает особую ценность, т. к. дает возможность если не количественной, то хотя бы качественной верификации данного направления моделирования.

Применение модели  $r$ - $K$ -отбора для описания процесса дифференциации репродуктивных стратегий в различных популяциях песцов перспективно, т. к. характер наследования данного признака по многим свойствам совпадает с предположениями изученной модели (1) и допускает ее верификацию, по крайней мере на уровне выявления качественных закономерностей динамики. В частности, размер помета определяется одним генным локусом с двумя аллелями; свойства рассматриваемого признака хорошо описываются в рамках концепции  $r$ - $K$ -отбора: генотипы, дающие большее потомство, т. е. обладающие большим репродуктивным потенциалом (параметры  $R_{AA}$  и  $R_{Aa}$ ), уступают генотипу с меньшим репродуктивным потенциалом ( $R_{aa}$ ) по приспособленности к ограничению жизненных ресурсов (пищи), которая описывается ресурсным параметром  $K_{ij}$ . Действительно, как отмечают биологи, в одних и тех же условиях (при одинаковом ограничении по доступности пищи) в пометах с меньшим числом новорожденных щенков выживаемость оказывается значительно выше, и в результате к концу грудного периода они имеют большее количество щенков, чем в других, изначально более многочисленных, пометах. Чтобы определить направление эволюции в рассматриваемой популяции, используя результаты модели  $r$ - $K$ -отбора (1), достаточно знать лишь соотношение ресурсных параметров генотипов. Хотя точных данных о величинах  $K_{ij}$  у нас нет, имеющихся знаний о выживаемости щенков в больших и малых пометах достаточно, чтобы заключить, что естественный отбор идет против генотипов с высокой плодовитостью, если ограничения по пище существенны. Основным недостатком модели (1) состоит в том, что рассматривается однородная популяция без возрастной структуры. Жизненному циклу песца более подходит описание динамических процессов с помощью модели популяции с двумя стадиями развития. Тем не менее пренебрежение возрастной подразделенностью рассматриваемой популяции не мешает смоделировать вытеснение в ходе эволюции доминантного аллеля, контролирующего производство пометов большого размера, а также поддержание существующего полиморфизма по рассматриваемому гену в искусственно выращиваемых популяциях песцов, где пищи достаточно.

Чтобы объяснить механизм закрепления полиморфизма по рассматриваемому гену, необходимо уточнить модель (1), в частности, использовать более детальное описание жизненного

цикла песка, его возрастной подразделенности. Проведенное в настоящей работе исследование показало, что с этой задачей успешно справляется модель  $F$ -отбора в популяции с двумя возрастными классами. Полагая, что каждый генотип характеризуется одним параметром — приспособленностью детенышей на первом году жизни ( $w_{ij}$ ), которая представляет собой произведение коэффициентов рождаемости и выживаемости, — можно описать действие рассматриваемого гена в естественных условиях. Другие внутривидовые процессы (плотностнозависимый отбор, выживаемость половозрелых особей при переходе к следующему сезону размножения) не дифференцируются по рассматриваемому генотипу. Хотя нехватка данных для расчета коэффициентов модели здесь ощущается более остро, чем в предыдущем случае, на надежность полученных результатов это не влияет. Действительно, учитывая результаты модели (4), можно заключить, что направление естественного отбора в данном случае определяется взаимным расположением приспособленностей генотипов ( $w_{ij}$ ). И именно эта информация известна по результатам биологического исследования; абсолютные же величины параметров модели  $w_{ij}$  и  $c$  влияют лишь на характер динамики популяции и скорость вытеснения неоптимального аллеля в случае, если полиморфизм теряется.

С помощью модели  $F$ -отбора в популяции с двумя стадиями развития показано, что в популяциях прибрежных песков, где пищевые ресурсы стабильны, произошло закономерное вытеснение аллеля большого размера помета; а при искусственном разведении, когда пищи достаточно, картина меняется на противоположную: здесь уже происходит постепенное вытеснение аллеля малого размера помета, причем наиболее адекватный темп этого процесса (согласно данным из фермерской генеалогии) удастся получить в рамках модификации рассматриваемой модели (5), которая учитывает искусственный отбор, и в результате данный ген влияет на выживаемость особей как в младшем, так и в старшем возрасте. Для моделирования динамики континентальных популяций, где ограничения по доступности пищи непостоянны, рассматриваемая модель модифицирована и превращена в модель с циклически изменяющимися параметрами  $w_{Aa}$  и  $w_{AA}$ ; полученный полиморфизм есть результат численного эксперимента, проведенного для данной модификации модели (4).

Ранее в работе [Aхенович et al., 2007] уже была предложена модель, позволяющая получить сбалансированный полиморфизм в популяциях песков. Эта популяционно-генетическая модель проще предложенных в данной работе, т. к. не рассматривает динамику численности популяции, а также не учитывает возрастную структуру. Разработка и верификация моделей, включающих генетические и экологические параметры, необходима для решения задачи оптимизации промысла, поскольку численность популяции является одной из важнейших переменных в задачах оптимизации.

К настоящему времени накопилось довольно много исследований, посвященных различным аспектам оптимизации промысла. Большое количество работ связано с необходимостью учитывать множество биологических процессов, которые промысел затрагивает косвенно. В частности, в эксплуатируемой популяции помимо размера может изменяться ее структура: возрастная, половая, пространственная, генетическая и пр. Задача оптимизации промысла в популяции с возрастной структурой детально рассмотрена в [Hauser, Cooch, Lebreton, 2006; Cooch et al., 2014] без учета регулирования по плотности популяции.

Естественным продолжением настоящей работы представляется постановка и решение задачи оптимизации промысла. Постановка этой задачи на основе модели (5) позволит учесть помимо возрастной структуры эффект изменения приспособленности особей из-за изменения условий плотностной зависимости, неоднократно подтвержденный экспериментально [Cooch et al., 1989; Cooch et al., 1991; Lindberg, Sedinger, Lebreton, 2014]; кроме того, здесь открывается возможность прояснить влияние промысла на репродуктивную способность, аналитическому рассмотрению которого не уделяется должного внимания (см. обзор [Cooch et al., 2014]).

## Список литературы

- Абакумов А. И. Управление и оптимизация в моделях эксплуатируемых популяций. — Владивосток: Дальнаука, 1993. — 129 с.
- Базыкин А. Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. — М.: Наука, 1985. — 182 с.
- Волькенштейн М. В. Биофизика. — М.: Наука, 1988. — 592 с.
- Жданова О. Л., Фрисман Е. Я. Динамические режимы в модели однолокусного плотностно-зависимого отбора // Генетика. — 2005. — Т. 41, № 11. — С. 1575–1584.
- Жданова О. Л., Фрисман Е. Я. Моделирование отбора по плейотропному локусу в двухвозрастной популяции // Генетика. — 2014. — Т. 50, № 8. — С. 996–1008.
- Ратнер В. А. Математическая теория эволюции менделевских популяций // Проблемы эволюции. — Т. 3. — Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1973. — С. 151–213.
- Романовский Ю. М., Степанова Н. В., Чернавский Д. С. Математическое моделирование в биофизике. Введение в теоретическую биофизику. — Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2004. — 471 с.
- Скалацкая Е. И., Фрисман Е. Я., Шапиро А. П. Дискретные модели динамики численности популяций и оптимизация промысла. — М.: Наука, 1979. — 168 с.
- Фрисман Е. Я., Жданова О. Л. Эволюционный переход к сложным режимам динамики численности двухвозрастной популяции // Генетика. — 2009. — Т. 45, № 9. — С. 1277–1286.
- Чернавский Д. С. Синергетика и информация (динамическая теория информации). — УРСС: Едиториал, 2004. — 288 с.
- Angerbjörn A., Tannerfeldt M., Bjarvall A., Ericson M., From J., Noreti E. Dynamics of the arctic fox population in Sweden // Ann. Zool. Fenn. — 1995. — Vol. 32. — P. 55–68.
- Angerbjörn A., Tannerfeldt M., Erlinge S. Predator-prey relationships: Arctic foxes and lemmings // J. Anim Ecol. — 1999. — Vol. 68. — P. 34–49.
- Angerbjörn A., Tannerfeldt M., Lundberg H. Geographical and temporal patterns of lemming population dynamics in Fennoscandia // Ecogr. — 2001. — Vol. 24. — P. 298–308.
- Axenovich T. I., Zorkoltseva I. V., Akberdin I. R., Beketov S. V., Kashtanov S. N., Zakharov I. A., Borodin P. M. Inheritance of litter size at birth in farmed arctic foxes (*Alopex lagopus*, Canidae, Carnivora) // Heredity. — 2007. — Vol. 98. — P. 99–105.
- Bradshaw C. J. A., Barker R. J., Harcourt R. G., Lloyd S. D. Estimating survival and capture probability of fur seal pups using multistate mark-recapture models // J. of Mammal. — 2003. — Vol. 84, No. 1. — P. 65–80.
- Charlesworth B. Selection in density-regulated populations // Ecology. — 1971. — Vol. 52. — P. 469–474.
- Cooch E. G., Lank D. B., Rockwell R. F., Cooke F. Long-term decline in fecundity in a snow goose population — evidence for density dependence // Journal of Animal Ecology. — 1989. — Vol. 58. — P. 711–726.
- Cooch E. G., Lank D. B., Rockwell R. F., Cooke F. Long-term decline in body size in a snow goose population — evidence of environmental degradation // Journal of Animal Ecology. — 1991. — Vol. 60. — P. 483–496.
- Cooch E., Guillemain M., Boomer G. S., Lebreton J.-D., Nichols J. D. The effects of harvest on waterfowl populations // Wildfowl Spec. — 2014. — Vol. 4. — P. 220–276.
- Crow J., Kimura M. An introduction to Population Genetics Theory. — NY: Harper and Row, 1970.
- Dann T. H., Habicht C., Baker T. T., Seeb J. E. Exploiting genetic diversity to balance conservation and harvest of migratory salmon // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences. — 2013. — Vol. 70. — P. 785–793.

- Elmhagen B., Tannerfeldt M., Verucci P., Angerbjörn A.* The arctic fox (*Alopex lagopus*) — an opportunistic specialist // *J. Zool.* — 2000. — Vol. 251. — P. 139–149.
- Fisher R. A.* The genetical theory of natural selection. — Oxford: Clarendon Press, 1930.
- Frafford K.* Reproductive effort in the arctic fox *Alopex lagopus*: a review // *Norw. J. Agric. Sci.* — 1993. — Vol. 7. — P. 301–309.
- Frisman E. Ya., Shapiro A. P.* Fluctuations in the size of isolated single-species populations and natural selection // *Biom. J.* — 1982. — Vol. 24, No. 6. — P. 531–542.
- Frisman E. Ya., Skaletskaya E. I., Kuzyn A. E.* A mathematical model of the population dynamics of a local northern fur seal with seal herd // *Ecol. Model.* — 1982. — Vol. 16. — P. 151–172.
- Garvin M. R., Saitoh K., Churikov D. Y., Brykov V. A., Gharrett A. J.* Single nucleotide polymorphisms in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) mitochondrial DNA derived from restriction site haplotype information // *Genome.* — 2010. — Vol. 53, No. 7. — P. 501–507.
- Haldane J. B. S.* A mathematical theory of natural and artificial selection. Part 1 // *Trans. Camb. Philos. Soc.* — 1924. — Vol. 23. — P. 19–41.
- Hanski I.* Metapopulation Ecology. — NY: Oxford University Press, 1999. — 328 p.
- Hastings A.* Age dependent dispersal is not a simple process: Density dependence, stability and chaos // *Theoretical Population Biology.* — 1992. — Vol. 41, No. 3. — P. 388–400.
- Hauser C. E., Cooch E. G., Lebreton J.-D.* Control of structured populations by harvest // *Ecol. Model.* — 2006. — Vol. 196. — P. 462–470.
- Hersteinsson P., Macdonald D. W.* Diet of Arctic foxes (*Alopex lagopus*) in Iceland // *J. Zool.* — 1996. — Vol. 240. — P. 457–474.
- Kaikusalo A., Angerbjörn A.* The arctic fox population in Finnish Lapland during 30 years, 1964–1993 // *Ann. Zool. Fenn.* — 1995. — Vol. 32. — P. 69–77.
- Kooi B. W., Kooijman S. A. L. M.* Discrete event versus continuous approach to reproduction in structured populations dynamics // *Theoretical Population Biology.* — 1999. — Vol. 56, No. 1. — P. 91–105.
- Lindberg M. S., Sedinger J. S., Lebreton J.-D.* Individual heterogeneity in black brant survival and recruitment with implications for harvest dynamics // *Ecology and Evolution.* — 2014. — Vol. 3. — P. 4045–4056.
- Lebreton J.-D.* Dynamical and statistical models of vertebrate population dynamics // *C.R. Biologies.* — 2006. — Vol. 329, No. 10. — P. 804–812.
- MacArthur R. H., Wilson E. O.* The Theory of Island Biogeography. — Princeton, N.J.: Princeton University Press, 1967. — 203 p.
- Milovanov L. V.* Farmed blue fox // *Rabbit Fur Breed.* — 2001. — Vol. 2. — P. 15–18.
- Pianka E. R.* Evolutionary Ecology. — NY: Harper and Row, 1978, 2-nd ed. — 397 p.
- Rougharden J.* Density dependent natural selection // *Ecology.* — 1971. — Vol. 52. — P. 453–468.
- Tannerfeldt M., Angerbjörn A.* Fluctuating resources and the evolution of litter size in the arctic fox // *Oikos.* — 1998a. — Vol. 83. — P. 545–559.
- Tannerfeldt M., Angerbjörn A.* Life history strategies in a fluctuating environment: establishment and reproductive success in the arctic fox // *Ecogr.* — 1998b. — Vol. 19. — P. 209–220.