

УДК: 51-76+574.34+574.5

Эволюционные эффекты неселективного равновесного промысла в генетически неоднородной популяции

О. Л. Жданова^{1,a}, Е. А. Колбина^{1,b}, Е. Я. Фрисман^{2,c}

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

²Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
Россия, 679016, г. Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, д. 4

E-mail: ^a axanka@iacp.dvo.ru, ^b pavlova@iacp.dvo.ru, ^c frisman@mail.ru

Получено 27.06.2025, после доработки — 25.07.2025.

Принято к публикации 29.07.2025.

Оптимизация промысла остается важной задачей математической биологии. Концепция максимального равновесного изъятия MSY, популярная в теории оптимальной эксплуатации, предполагает поддержание численности популяции на уровне максимального воспроизводства, что в теории позволяет балансировать между экономической выгодой и сохранением биоресурсов. Однако этот подход имеет ограничения, обусловленные сложной структурой популяций и нелинейностью динамических процессов. Особую проблему представляют эволюционные последствия: селективный промысел изменяет условия отбора, что ведет к трансформации поведенческих характеристик, ухудшению качества потомства и изменению генофонда. Влияние неселективного промысла на генетический состав изучено меньше.

В работе исследуется влияние неселективного промысла с постоянной долей изъятия на эволюцию генетически неоднородной популяции. Предполагается, что генетическое разнообразие контролируется одним локусом с двумя аллелями. При высокой и низкой численности преимущество получают разные генотипы: одни более плодовиты (г-стратегия), другие более устойчивы к ограничению по ресурсам (К-стратегия). Рассматривается классическая эколого-генетическая модель с дискретным временем в предположении, что приспособленность каждого из генотипов линейно зависит от популяционной численности. Включение в модель коэффициента промыслового изъятия позволяет связать задачу оптимизации промысла с задачей прогноза отбора генотипов.

Аналитически показано, что при промысле, обеспечивающем максимальный устойчивый улов (MSY), равновесный генетический состав не меняется, а численность снижается вдвое, при этом тип генетического равновесия может измениться. Это связано с тем, что оптимальная доля изъятия для одного генетического равновесия не является оптимальной для других. В отсутствие промысла доминируют К-стратеги, но изъятие особей может сместить баланс в пользу г-стратегов, чья высокая плодовитость компенсирует потери. Определены критические уровни изъятия, при которых происходит смена доминирующей стратегии.

Результаты объясняют, почему промысловые популяции медленно восстанавливаются после прекращения эксплуатации: промысел закрепляет адаптации, выгодные при изъятии, но снижающие устойчивость в естественных условиях. Например, у песцов в неволе закрепляются высокопродуктивные генотипы, тогда как в природе преобладают особи с меньшей плодовитостью, но большей выживаемостью. Это указывает на необходимость учета генетической динамики при разработке стратегий устойчивого промысла.

Ключевые слова: математическая модель с дискретным временем, эволюция, линейный г-К-отбор, устойчивость, бифуркация, оптимальный равновесный промысел

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института автоматизации и процессов управления ДВО РАН (тема № FFW-2021-0004) и Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН (тема FWUG-2024-0005).

UDC: 51-76+574.34+574.5

Evolutionary effects of non-selective sustainable harvesting in a genetically heterogeneous population

O. L. Zhdanova^{1,a}, E. A. Kolbina^{1,b}, E. Ya. Frisman^{2,c}

¹Institute of Automation and Control Processes, Far Eastern Branch of RAS,
5 Radio st., Vladivostok, 690041, Russia

²Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far Eastern Branch of RAS,
4 Sholom-Aleikhem st., Birobidzhan, 679016, Russia

E-mail: ^a axanka@iacp.dvo.ru, ^b pavlova@iacp.dvo.ru, ^c frisman@mail.ru

Received 27.06.2025, after completion – 25.07.2025.

Accepted for publication 29.07.2025.

The problem of harvest optimization remains a central challenge in mathematical biology. The concept of Maximum Sustainable Yield (MSY), widely used in optimal exploitation theory, proposes maintaining target populations at levels ensuring maximum reproduction, theoretically balancing economic benefits with resource conservation. While MSY-based management promotes population stability and system resilience, it faces significant limitations due to complex intrapopulation structures and nonlinear dynamics in exploited species. Of particular concern are the evolutionary consequences of harvesting, as artificial selection may drive changes divergent from natural selection pressures. Empirical evidence confirms that selective harvesting alters behavioral traits, reduces offspring quality, and modifies population gene pools. In contrast, the genetic impacts of non-selective harvesting remain poorly understood and require further investigation.

This study examines how non-selective harvesting with constant removal rates affects evolution in genetically heterogeneous populations. We model genetic diversity controlled by a single diallelic locus, where different genotypes dominate at high/low densities: r-strategists (high fecundity) versus K-strategists (resource-limited resilience). The classical ecological and genetic model with discrete time is considered. The model assumes that the fitness of each genotype linearly depends on the population size. By including the harvesting withdrawal coefficient, the model allows for linking the problem of optimizing harvest with the that of predicting genotype selection.

Analytical results demonstrate that under MSY harvesting the equilibrium genetic composition remains unchanged while population size halves. The type of genetic equilibrium may shift, as optimal harvest rates differ between equilibria. Natural K-strategist dominance may reverse toward r-strategists, whose high reproduction compensates for harvest losses. Critical harvesting thresholds triggering strategy shifts were identified.

These findings explain why exploited populations show slow recovery after harvesting cessation: exploitation reinforces adaptations beneficial under removal pressure but maladaptive in natural conditions. For instance, captive arctic foxes select for high-productivity genotypes, whereas wild populations favor lower-fecundity/higher-survival phenotypes. This underscores the necessity of incorporating genetic dynamics into sustainable harvesting management strategies, as MSY policies may inadvertently alter evolutionary trajectories through density-dependent selection processes. Recovery periods must account for genetic adaptation timescales in management frameworks.

Keywords: mathematical model with discrete time, evolution, linear r–K selection, stability, bifurcation, optimal sustainable harvest

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2025, vol. 17, no. 4, pp. 717–735 (Russian).

The research was carried out within the state assignment of IACP FEB RAS (Theme FFW-2021-0004) and ICARP FEB RAS (Theme FWUG-2024-0005).

Введение

Оптимизация промысла, являясь ключевой задачей математической биологии, не теряет актуальности. Это направление исследований лежит на стыке экологического моделирования, теории устойчивого развития и рационального природопользования. Актуальность исследований в этой области связана с тем, что антропогенное воздействие затронуло жизнедеятельность большинства природных популяций и поставило под угрозу их существование; здесь можно отметить как видоизменение и фрагментацию среды обитания, так и переэксплуатацию многих популяций. Это требует уточнения прогнозов динамики популяций и экосистем [Abakumov et al., 2016; Costello et al., 2016; Тютюнов и др., 2020]. Современные методы включают машинное обучение и анализ больших данных для управления промыслом (см., например, [Dunn et al., 2016; Dunn, Curnick, 2019]), однако такие методы более ориентированы на внешние проявления изменения динамики численности популяций и сообществ, но не стремятся выявить внутривидовые процессы, являющиеся причиной этих изменений.

Популярная в теории оптимальной эксплуатации концепция максимального равновесного изъятия предполагает поддержание численности промысловой популяции на уровне, обеспечивающем максимальное воспроизводство. Для достижения этого эффекта из популяции изымается некоторая доля от общей ее численности, называемая оптимальной и обеспечивающая стабильный максимальный равновесный уровень промыслового изъятия (так называемый maximum sustainable yield, MSY) при условии невырождения популяции [Скалецкая и др., 1979; Абакумов, 1993], что в теории позволяет балансировать между экономической выгодой и сохранением биоресурсов. Теоретически оптимальное управление объемом и структурой изъятия приводит к стабилизации численности и повышает устойчивость системы [Скалецкая, 1985; Dilão et al., 2004; Матишов, Ильичев, 2024]. Однако такой подход имеет ряд принципиальных ограничений, связанных со сложностью внутривидовых структур промысловых популяций. В частности, показано, что неоднородность популяций по возрасту и полу [Ревуцкая, Фрисман, 2017; Ревуцкая и др., 2018; Ревуцкая, Фрисман, 2022] не позволяет такой стратегии промысла стабилизировать динамику численности эксплуатируемой популяции в широкой параметрической области.

Не менее важно изучать эволюционные последствия промысла, поскольку искусственный отбор может привести к эволюции, отличной от той, которой способствует естественный отбор [Leclerc et al., 2017]. В частности, многие исследователи отмечают изменение фенотипических и поведенческих признаков в эксплуатируемых популяциях [Uusi-Heikkilä et al., 2015]. При этом, как правило, подтверждается довольно очевидное предположение о том, что селективный промысел, меняя условия отбора, приводит к изменению поведенческих характеристик особей, снижению качества потомства и изменению генофонда популяций [Birkeland, Dayton, 2005; Fenberg, Roy, 2008]. Например, на фоне выборочного по размеру промысла у зебровой рыбки (*Danio rerio*) были зафиксированы изменения в поведении [Uusi-Heikkilä et al., 2015]. Адаптируясь к высокому селективному давлению промысла, эти рыбки уменьшились в размере, а также стали менее любопытными и смелыми. Несмотря на незначительность фенотипических изменений, они сопровождалась генетическими изменениями функциональных локусов. Ответ на вопрос, может ли неселективный промысел изменить генетический состав популяции, не столь очевиден.

Данная работа направлена на развитие и дополнение результатов исследований, посвященных анализу эволюционных изменений в популяции, вызванных неселективным промыслом, который ведется в соответствии со стратегией постоянной оптимальной доли изъятия [Жданова и др., 2007; Фрисман и др., 2010]. Рассматривается достаточно простая модельная ситуация, когда популяция состоит из генетически различных особей; генетическое разнообразие контролируется одним диаллельным локусом. Экологическое лимитирование описывается убывающей

(линейной) зависимостью приспособленности генотипов от численности популяции. Моделируется наблюдаемая в экспериментах и в естественных условиях ситуация, когда при больших и малых численностях преимущества по приспособленности оказываются у разных генотипов [Birch, 1955; Pianka, 1970; Roughgarden, 1971; Charlesworth, 1971; Reznick et al., 2002]. Причем если одни генотипы являются более плодовитыми, то другие более приспособлены к ограниченности жизненных ресурсов. Примером такого генетически определяемого различия в репродуктивной стратегии индивидуумов могут служить песцы (*Alopex lagopus*, *Canidae*, *Carnivora*), причем размер помета и различная выживаемость в многочисленных и небольших пометах определяются у этих животных одним локусом с двумя аллелями [Axenovich et al., 2007]. В этом случае снижение популяционной плотности в результате промысла естественным образом приведет к изменению условий отбора для разных генотипических групп. Кроме того, оптимальная доля изъятия в популяции с преобладанием одних генотипов не является оптимальной при другом генетическом составе, поэтому результат отбора в общем случае не ясен. В данной работе мы попытаемся проанализировать основные эволюционные последствия неселективного промысла с постоянной долей изъятия в генетически неоднородной популяции.

Уравнения динамики

Рассмотрим наиболее простую модельную ситуацию, в которой проявляются закономерности взаимосвязанных изменений динамики генетической структуры и численности популяции, вызванные взаимодействием эволюционных (в основном селективных) и экологических (ограничивающих популяционный рост) факторов. Примером такой модельной системы может быть диплоидная менделевская панмиктичная популяция, генетическое разнообразие в которой контролируется одним диаллельным локусом (с аллеломорфами A и a), а экологическое лимитирование сводится к убывающей зависимости приспособленности от численности.

Пусть x_n — численность популяции в n -м поколении, q_n — частота аллеля A в n -м поколении (следовательно, $(1 - q_n)$ — частота аллеля a); $w_{AA}(n)$, $w_{Aa}(n)$ и $w_{aa}(n)$ — приспособленность генотипов AA , Aa и aa соответственно в n -м поколении. Изменение численности и генетической структуры популяции описывает следующая система рекуррентных уравнений [Ратнер, 1977]:

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

где $\bar{w}_n = w_{AA}(x_n)q_n^2 + 2w_{Aa}(x_n)q_n(1 - q_n) + w_{aa}(x_n)(1 - q_n)^2$ — средняя приспособленность популяции в n -м поколении.

Пусть приспособленность зависит от численности линейно: $w_{ij} = 1 + R_{ij}\left(1 - \frac{x}{K_{ij}}\right)$. Тогда каждый генотип характеризует его ресурсный ($K_{ij} > 0$) и мальтузианский ($R_{ij} > 0$) параметры.

Отметим, что в случае равенства приспособленностей всех генотипов — $w_{ij} = 1 + R\left(1 - \frac{x}{K}\right)$ — модель (1) представляет собой дискретный аналог [Свирежев, Логофет, 1978; Шапиро, Луппов, 1983; Недорезов, Утюпин, 2011] модели Ферхюльста [Verhulst, 1838]: $x_{n+1} = \alpha x_n \left(1 - \frac{x_n}{M}\right)$. Корректность данной модели ($x \geq 0$) сохраняется при выполнении следующих условий $\alpha < 4$ и $x_0 < M$. Причем аналитически доказано попадание значений численности в отрицательную область ($x < 0$) при $\alpha > 2 + 2\sqrt{2}$ [Скалецкая и др., 1979]. Таким образом, это накладывает на параметры и начальные условия модели (1) следующие ограничения: $R_{ij} < 3$ и $x_0 < \frac{K_{ij}(R_{ij}+1)}{R_{ij}}$. При численных расчетах, если $R_{ij}\left(1 - \frac{x}{K_{ij}}\right) < -1$, считаем $w_{ij} = 0$. Условия существования и разрушения генетического полиморфизма модели (1), а также отдельные результаты исследования ее динамического поведения приведены в работе [Жданова и др., 2003].

Предположим, что приспособленность всех генотипов имеют общую точку, т. е. существует такое (равновесное) значение численности x^* , при котором приспособленность всех генотипов равна: $w_{AA}(x^*) = w_{Aa}(x^*) = w_{aa}(x^*)$ (рис. 1). В результате уменьшается количество независимых параметров модели:

$$R_{AA} = \frac{R_{Aa} \left(1 - \frac{x^*}{K_{Aa}}\right)}{1 - \frac{x^*}{K_{AA}}} \quad \text{и} \quad R_{aa} = \frac{R_{Aa} \left(1 - \frac{x^*}{K_{Aa}}\right)}{1 - \frac{x^*}{K_{aa}}},$$

так как мальтузианские параметры гомозигот полностью определяются выбором остальных параметров: R_{Aa} , K_{AA} , K_{Aa} , K_{aa} и x^* . Данное условие позволяет моделировать интересную с содержательной точки зрения ситуацию, когда при больших и малых численностях преимущества оказываются у разных генотипов. То есть при небольших численностях ($x < x^*$) большую приспособленность имеет генотип, приспособленность которого при больших численностях ($x > x^*$) минимальна.

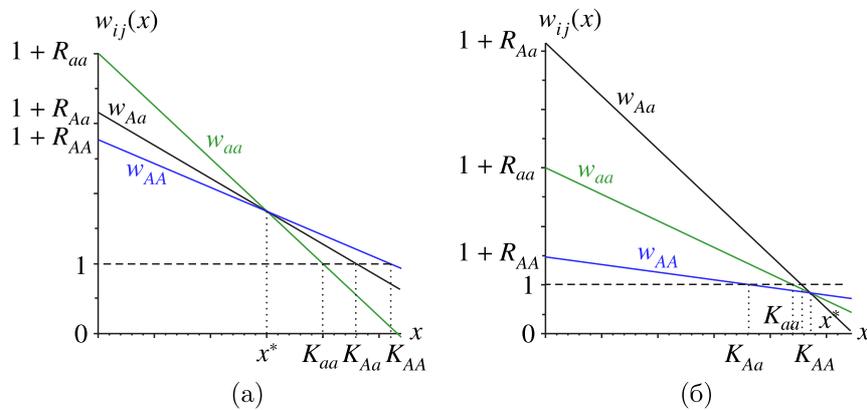


Рис. 1. Зависимость приспособленности генотипов от численности популяции при различном взаимном расположении ресурсных (K_{ij}) и мальтузианских ($R_{ij} > 0$) параметров

Несложно показать, что точка пересечения приспособленности генотипов (x^*) всегда либо больше максимального из ресурсных параметров, либо меньше минимального: $x^* < \min(K_{ij})$ (рис. 1, а) или $x^* > \max(K_{ij})$ (рис. 1, б).

Стационарные точки модели свободно развивающейся популяции (1) и их устойчивость

Помимо тривиальной стационарной точки ($\bar{x}_0 = 0$), в общем случае модель (1) имеет три равновесия с нетривиальной численностью — два мономорфных:

$$\bar{q}_1 = 0, \quad \bar{x}_1 = K_{aa} \tag{2}$$

(существует, если численность положительная, т. е. $K_{aa} > 0$),

$$\bar{q}_2 = 1, \quad \bar{x}_2 = K_{AA} \tag{3}$$

(существует, если численность положительная, т. е. $K_{AA} > 0$); одно полиморфное:

$$\bar{q}_3 = \frac{w_{Aa}(\bar{x}_3) - w_{aa}(\bar{x}_3)}{2w_{Aa}(\bar{x}_3) - w_{AA}(\bar{x}_3) - w_{aa}(\bar{x}_3)}, \quad (w_{Aa}(\bar{x}_3) - 1)^2 = (w_{AA}(\bar{x}_3) - 1)(w_{aa}(\bar{x}_3) - 1). \tag{4}$$

Отметим, что численность полиморфного равновесия определяется из второго уравнения системы (4). Данное уравнение имеет два корня:

$$\bar{x}_3 = x^* \quad \text{и} \quad \bar{x}_3 = \frac{x^* (K_{AA} K_{aa} - K_{Aa}^2) + K_{Aa} (K_{AA} (K_{AA} + K_{aa}) - 2K_{AA} K_{aa})}{(K_{Aa} - x^*)^2 - (K_{AA} - x^*) (K_{aa} - x^*)}.$$

В общем случае $\bar{x} = x^*$ не является стационарной точкой системы (1), поэтому если полиморфное равновесие существует, то оно единственно. Значение генетического состава определяется следующим образом:

$$\bar{q}_3 = \frac{(K_{aa} - K_{Aa})(K_{AA} - x^*)}{(K_{aa} - K_{Aa})(K_{AA} - x^*) + (K_{AA} - K_{Aa})(K_{aa} - x^*)}.$$

Условия существования полиморфного равновесия модели (1) определяются взаимным расположением ресурсных параметров генотипов. Очевидно, что этого равновесия не существует, если ресурсный параметр гетерозиготы занимает промежуточное положение: $\min(K_{AA}, K_{aa}) < K_{Aa} < \max(K_{AA}, K_{aa})$, так как в этом случае $\bar{q} < 0$ или $\bar{q} > 1$. Можно показать, что полиморфное равновесие существует (т. е. $\bar{x} > 0$ и $0 < \bar{q} < 1$) при выполнении одного из следующих условий:

- ресурсный параметр гетерозиготы максимален: $K_{Aa} > \max(K_{AA}, K_{aa})$, тогда стационарная численность в полиморфном равновесии больше, чем в каждом из мономорфных: $\max(K_{AA}, K_{aa}) < \bar{x} < K_{Aa}$;
- ресурсный параметр гетерозиготы минимален: $K_{Aa} < \min(K_{AA}, K_{aa})$, тогда стационарная численность в полиморфном равновесии меньше, чем в каждом из мономорфных: $K_{Aa} < \bar{x} < \min(K_{AA}, K_{aa})$.

Далее приведем результаты исследования стационарных точек на устойчивость, в ходе которого были найдены собственные числа характеристического многочлена и определены условия их нахождения внутри «треугольника устойчивости», образованного линиями бифуркаций коразмерности один [Кузнецов, Седова, 2012]: в частности, области устойчивости мономорфных стационарных точек (2), (3) ограничивают линии транскритической бифуркации (TC , $\lambda = 1$) и бифуркации удвоения периода (PD , $\lambda = -1$).

$$TC_1, \lambda_{\bar{q}=0} = 1: R_{aa} \cdot R_{Aa} (K_{Aa} - K_{aa}) = 0; \quad TC_2, \lambda_{\bar{q}=1} = 1: R_{AA} \cdot R_{Aa} (K_{Aa} - K_{AA}) = 0;$$

$$PD_1, \lambda_{\bar{q}=0} = -1: R_{aa} = 2; \quad PD_2, \lambda_{\bar{q}=1} = -1: R_{AA} = 2.$$

Границы области устойчивости полиморфного равновесия оказываются довольно громоздкими, но их можно представить в следующем виде:

$$TC_3, \lambda_{\bar{q}_3} = 1: \bar{x}_3 \cdot \bar{w}'_x \cdot (w_{Aa}(\bar{x}_3) - 1) = 0;$$

$$PD_3, \lambda_{\bar{q}_3} = -1: (\bar{x}_3 \cdot \bar{w}'_x + 2) \cdot (w_{Aa}(\bar{x}_3) - 3) = 0,$$

где

$$\bar{w}'_x = -\frac{R_{AA} \cdot \bar{q}_3^2}{K_{AA}} - \frac{2R_{Aa} \cdot \bar{q}_3(1 - \bar{q}_3)}{K_{Aa}} - \frac{R_{aa} \cdot (1 - \bar{q}_3)^2}{K_{aa}}.$$

На рис. 2 представлена характеристика областей устойчивости генетически различных равновесий в соответствии с приведенными выше уравнениями при вариации значений внутрипопуляционных параметров.

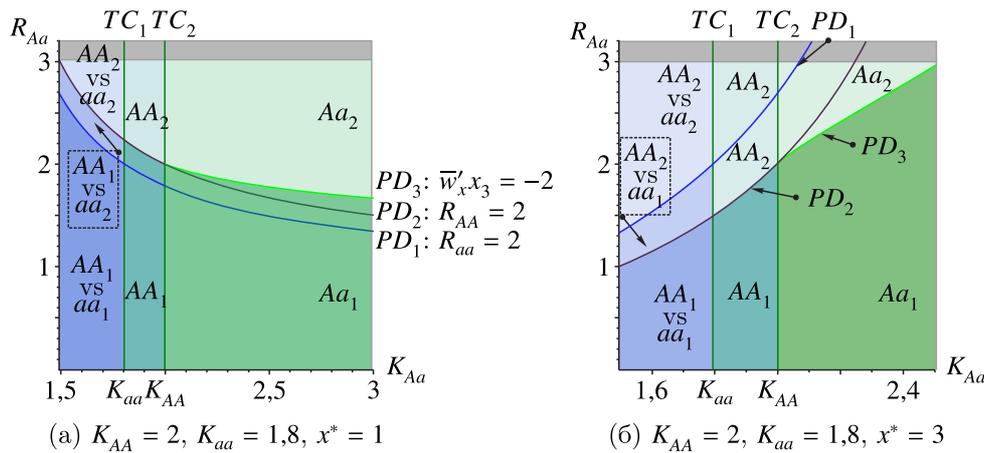


Рис. 2. Области устойчивости мономорфных (2), (3) и полиморфного (4) равновесия в плоскости параметров (K_{Aa}, R_{Aa}). Области AA_i и aa_i соответствуют мономорфной популяции, Aa_i — полиморфной; индекс 1 — устойчивое равновесие, 2 — режимы динамики, возникающие в результате бифуркации удвоения периода (PD). Область бистабильности мономорфных равновесий и возникающих в них динамических режимов обозначена как AA_i vs aa_i

Эволюционная динамика свободно развивающейся популяции

Рассмотрим динамику модели свободно развивающейся популяции (1) в различных параметрических областях, представленных на рис. 2. Здесь мы ограничим область изменения внутривидовых параметров значениями, лежащими за пределами области устойчивости тривиального равновесия, в которой популяция вымирает ($R_{ij} > 0, K_{ij} > 0$). Кроме того, учитывая, что гомозиготы AA и aa симметричны относительно выбранных обозначений, не умоляя общности, будем считать, что $K_{AA} \geq K_{aa}$.

Отметим, что результат действия отбора и, следовательно, генетический состав популяции в значительной степени определяет взаимное расположение ресурсных параметров гетерозиготы и гомозигот, а характер динамики — значения мальтузианских параметров генотипических групп, составляющих популяцию. Проиллюстрируем вышесказанное на примере ситуации, представленной на рис. 2, а: $x^* < K_{ij}$. Качественно две ситуации — $x^* < K_{ij}$ (рис. 2, а) и $x^* > K_{ij}$ (рис. 2, б) — похожи друг на друга, отличие заключается только в том, что во втором случае взаимное расположение ресурсных и мальтузианских параметров генотипов совпадает, а в первом — меняется на противоположное.

При $K_{Aa} < \min(K_{aa}, K_{AA})$ (рис. 2, а, области AA_1 vs aa_1, AA_1 vs aa_2, AA_2 vs aa_2) наблюдается действие дизруптивного отбора, когда вблизи стационарных значений численности (при $x > x^*$) приспособленность гетерозиготы минимальна: $w_{AA} > w_{Aa}$ и $w_{aa} > w_{Aa}$. Полиморфное равновесие здесь оказывается неустойчивым (одно из собственных значений, $\lambda_{q_3}^- > 1$, так как $w_{Aa}(\bar{x}_3) < 1$), а два мономорфных равновесия устойчивы при $R_{ii} < 2$. В результате в зависимости от начальных условий устанавливается мономорфизм AA или aa . Динамику численности популяции в генетически мономорфном равновесии определяет значение мальтузианского параметра соответствующего генотипа: происходит стабилизация численности в равновесии $x = K_{ii}$ при $R_{ii} < 2$, и далее с ростом $R_{ii} > 2$ возникают режимы, наблюдающиеся в результате реализации бифуркации каскада удвоения периода (рис. 3, а). Поскольку начальные условия определяют вариант гена, который фиксируется в результате отбора, то динамика численности популяции может отличаться в зависимости от результата отбора; например, при фиксированных параметрах (рис. 3, а) из начального условия $q_0 = 0,1$ устанавливается 2-цикл по численности (x) при мономорфизме aa (рис. 3, б), а из $q_0 = 0,8$ происходит стабилизация численности при мономорфизме AA (рис. 3, в).

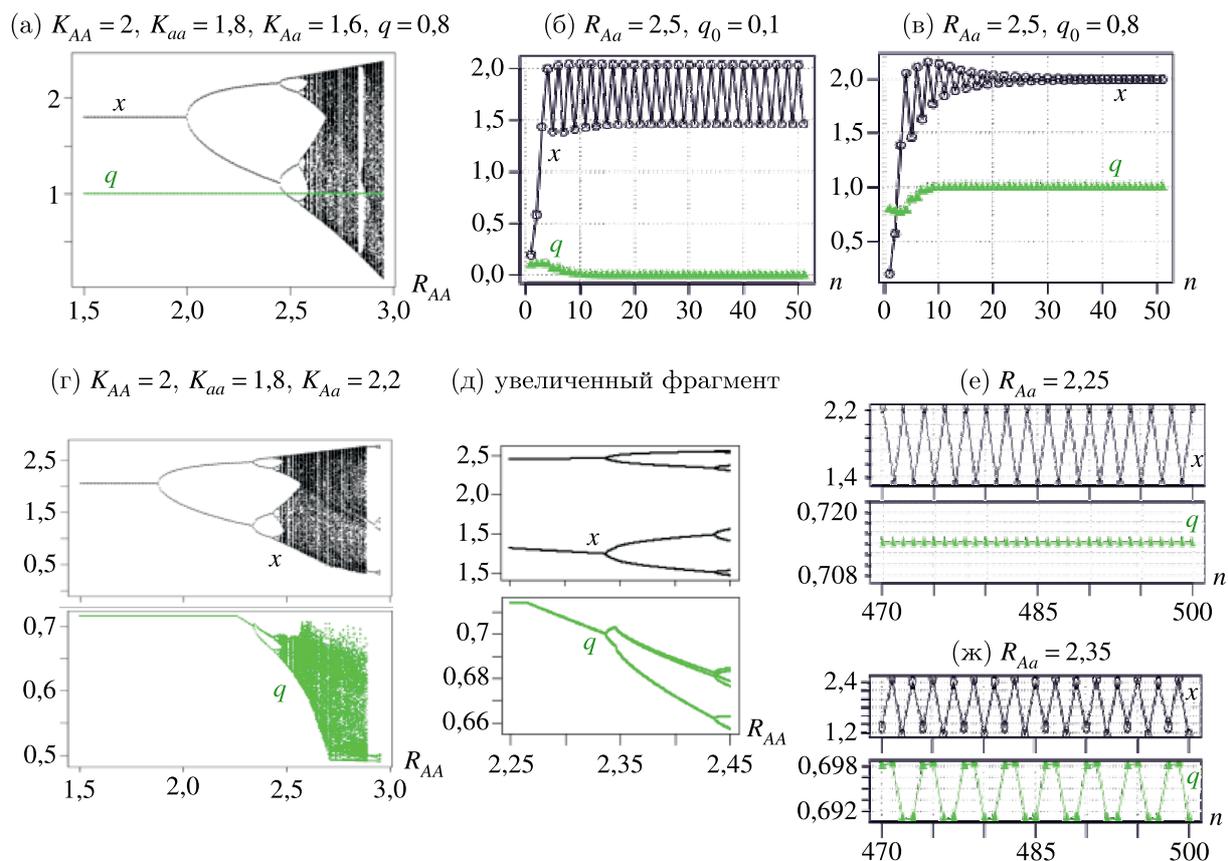


Рис. 3. Бифуркационные диаграммы динамических переменных модели (1), дополненные примерами динамики, при начальном условии $x_0 = 0,1$: (а–в) бистабильность мономорфных равновесий на фоне деструктивного отбора; (г–ж) поддержание полиморфизма при балансирующем отборе

При $\min(K_{aa}, K_{AA}) < K_{Aa} < \max(K_{aa}, K_{AA})$ (рис. 2, а, области AA_1, AA_2) наблюдается действие движущего отбора, когда вблизи стационарных значений численности (при $x > x^*$) приспособленность гетерозиготы находится между приспособленностями гомозигот: $w_{AA} > w_{Aa} > w_{aa}$. Полиморфного равновесия здесь не существует, одно из мономорфных равновесий неустойчиво ($\lambda_{\bar{q}=0} > 1$, так как $K_{Aa} > K_{aa}$), а второе устойчиво при $R_{AA} < 2$. В результате вне зависимости от начальных условий устанавливается мономорфизм AA , динамику численности популяции определяет значение мальтузианского параметра: стабилизация численности в равновесии $x = K_{AA}$ при $R_{AA} < 2$, и далее с ростом $R_{AA} > 2$ возникают режимы, наблюдающиеся в результате реализации бифуркации каскада удвоения периода.

При $K_{Aa} > \max(K_{aa}, K_{AA})$ (рис. 2, а, области Aa_1, Aa_2) наблюдается действие балансирующего отбора, когда вблизи стационарных значений численности (при $x > x^*$) приспособленность гетерозиготы максимальна: $w_{Aa} > w_{AA} > w_{aa}$. Два мономорфных равновесия здесь неустойчивы ($\lambda_{\bar{q}=0} > 1$, так как $K_{Aa} > K_{aa}$, и $\lambda_{\bar{q}=1} > 1$, так как $K_{Aa} > K_{AA}$). В полиморфном равновесии одно из собственных значений $\lambda_{\bar{q}_3} < 1$, так как $w_{Aa}(\bar{x}_3) > 1$, а второе может пересечь границу $\lambda = -1$ с ростом мальтузианских параметров (рис. 2, линия PD_3). В результате полиморфизм сохраняется, а динамику популяции в генетически полиморфном равновесии определяют значения мальтузианских параметров всех генотипов (рис. 3, з–ж): происходит стабилизация численности и генетического состава популяции в равновесии $\{x = \bar{x}_3, q = \bar{q}_3\}$ при $\bar{x}_3 \cdot \bar{w}'_x > -2$, и далее с ростом R_{ij} и переходом через бифуркационную границу $\bar{x}_3 \cdot \bar{w}'_x = -2$ возникают режимы, наблюдающиеся в результате реализации бифуркации каскада удвоения периода; причем сначала

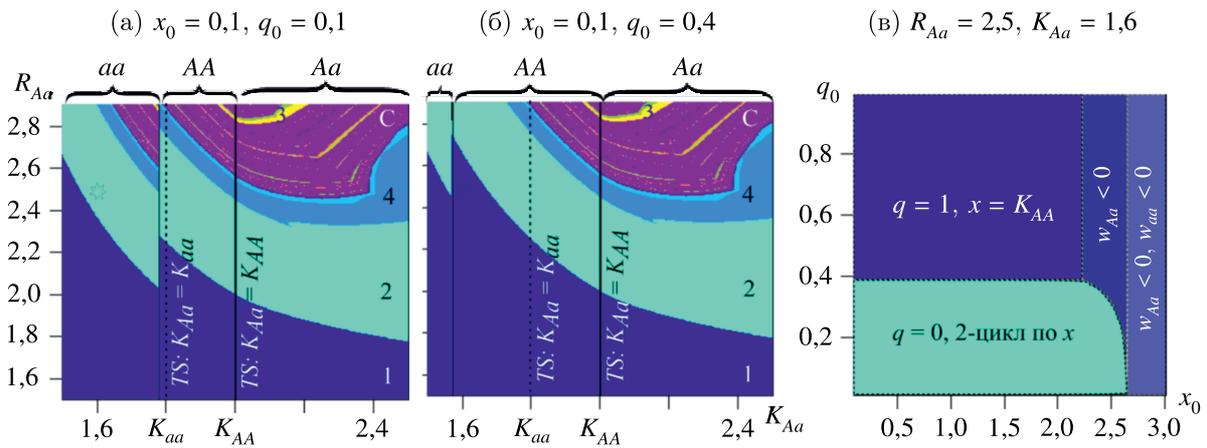


Рис. 4. (а, б) Карты динамических режимов модели (1) при $x^* = 1$, $K_{aa} = 1,8$, $K_{AA} = 2$ и фиксированном начальном условии. Числам соответствуют длины циклов, С — хаотическая динамика. Символы *aa*, *AA* и *Aa* обозначают два типа мономорфизма и полиморфизм соответственно; характеризуют генетический состав популяции, который установится в результате отбора. в) Бассейны притяжения сосуществующих динамических режимов модели (1) при зафиксированных значениях параметров, отмеченных звездочкой на фрагментах слева

наблюдаются колебания только численности популяции при стабильном генетическом составе, а далее с ростом мальтузианских параметров появляются флуктуации генетического состава (рис. 3, д).

На рис. 4, а, б приведены карты динамических режимов модели (1), демонстрирующие реализацию сценария Фейгенбаума с ростом мальтузианских параметров генотипов; при этом рост ресурсного параметра гетерозиготы приводит к обмену устойчивости генетически различных равновесий. На картах, построенных для различных начальных условий (рис. 4, а, б), видно, что при $K_{Aa} < K_{aa}$ дизруптивный отбор создает область бистабильности мономорфных равновесий, в которой не только результирующий генетический состав, но и динамика численности популяции зависит от начальных условий. На рис. 4, в приведены бассейны притяжения различных динамических режимов в области бистабильности двух мономорфных равновесий для фиксированных значений параметров генотипов (помечены звездочкой на картах динамических режимов). Отметим, что на представленных картах динамических режимов присутствует область хаотической динамики (С). Хотя карта динамических режимов не может использоваться как инструмент для прямолинейной классификации квазипериодических и хаотических режимов, известно, что переход к хаосу осуществляется через каскад бифуркаций удвоения периода, а переход к квазипериодической динамике — через бифуркацию Неймарка–Сакера. Реализация сценария Фейгенбаума позволяет сделать вывод о существовании здесь области хаотической динамики.

Уравнения динамики эксплуатируемой популяции

Теперь рассмотрим ситуацию, когда из популяции, динамику численности и генетической структуры которой описывает модель (1), изымается некоторая фиксированная доля от ее общей численности, т. е. она подвержена промыслу с постоянной долей изъятия u :

$$\begin{cases} x_{n+1} = x_n \bar{w}_n (1 - u), \\ q_{n+1} = \frac{q_n (w_{AA} q_n + w_{Aa} (1 - q_n))}{\bar{w}_n}, \end{cases} \quad (5)$$

$$\bar{w}_n = w_{AA} q_n^2 + 2w_{Aa} q_n (1 - q_n) + w_{aa} (1 - q_n)^2.$$

Величина изъятия («урожай») в n -м поколении составляет $R_n = u \cdot x_n \cdot \bar{w}_n$. В соответствии с концепцией оптимального промысла (см. [Абакумов, 1993; Скалецкая и др., 1979] и др.) определим уровень изъятия из популяции, который обеспечивает стабильный максимальный равновесный промысловый «урожай» при условии невырождения популяции.

Система (5) имеет три равновесных решения: два мономорфных ($\{q = 0, x = x_1\}$, $\{q = 1, x = x_2\}$) и одно полиморфное ($\{q = q_3, x = x_3\}$). Из первого уравнения системы (5) выразим долю изъятия u : $u = 1 - \frac{1}{\bar{w}}$, а также запишем выражение, определяющее объем изъятия в виде $R = x \cdot \bar{w} \cdot u = x \cdot \bar{w} - x$.

Для того чтобы промысел с постоянной долей изъятия был оптимальным, необходимо выполнение условия

$$\left. \frac{\partial R}{\partial x} \right|_{x=\bar{x}} = 0,$$

следовательно,

$$\bar{w} + x \cdot \bar{w}'_x - 1 = 0,$$

где

$$\bar{w}'_x = -\frac{\bar{q}^2 \cdot R_{AA}}{K_{AA}} - \frac{2\bar{q}(1-\bar{q})R_{Aa}}{K_{Aa}} - \frac{(1-\bar{q})^2 R_{aa}}{K_{aa}}.$$

Далее определим значения численности и оптимальную долю изъятия в каждом равновесии системы (5) с нетривиальной численностью, а также рассмотрим вопрос устойчивости стационарных состояний.

Стационарные точки модели популяции, подверженной оптимальному равновесному промыслу (5), и их устойчивость

Стационарные значения численности популяции в мономорфных равновесиях при оптимальном промысле оказываются равны половине от соответствующих им численностей свободно развивающейся популяции: $x_1 = \frac{K_{aa}}{2}$ и $x_2 = \frac{K_{AA}}{2}$; оптимальные доли изъятия для этих равновесий составляют $u_{aa} = \frac{R_{aa}}{2+R_{aa}}$ и $u_{AA} = \frac{R_{AA}}{2+R_{AA}}$ соответственно. Аналогично: в полиморфном равновесии численность оказывается равна половине от стационарного значения в свободно развивающейся популяции, а значение стационарного генетического состава не изменяется:

$$\begin{cases} x_3 = \frac{x^* (K_{AA}K_{aa} - K_{Aa}^2) + K_{Aa}(K_{Aa}(K_{AA} + K_{aa}) - 2K_{AA}K_{aa})}{2((K_{Aa} - x^*)^2 - (K_{AA} - x^*)(K_{aa} - x^*))}, \\ q_3 = \frac{(K_{aa} - K_{Aa})(K_{AA} - x^*)}{(K_{aa} - K_{Aa})(K_{AA} - x^*) + (K_{AA} - K_{Aa})(K_{aa} - x^*)}. \end{cases}$$

Характер устойчивости стационарных точек модели (5) можно определить на основе характеристического многочлена отображения. Запишем его отдельно для мономорфного и полиморфных равновесий при условии оптимального уровня изъятия в соответствующем равновесии.

1. Мономорфное равновесие $q = 0$, $x_1 = \frac{K_{aa}}{2}$ при $u = u_{aa}$:

$$(1 - u - \lambda) \cdot \left(\frac{w_{Aa}(x_1)}{w_{aa}(x_1)} - \lambda \right) = 0.$$

2. Мономорфное равновесие $q = 1$, $x_2 = \frac{K_{AA}}{2}$ при $u = u_{AA}$:

$$(1 - u - \lambda) \cdot \left(\frac{w_{AA}(x_2)}{w_{AA}(x_2)} - \lambda \right) = 0.$$

3. Полиморфное равновесие $q = q_3, x = x_3$ при $u = u_{Aa}$:

$$(1 - u - \lambda) \cdot (2 - w_{Aa}(x_3) - \lambda) = 0.$$

Таким образом, при оптимальном изъятии, соответствующем отдельному равновесию, данная неподвижная точка всегда имеет одно собственное значение, не превосходящее единицы по модулю. Второе определяется взаимным расположением приспособленности гетерозиготы и гомозигот при соответствующем данному равновесию уровне численности x_i . То есть мономорфная стационарная точка оказывается устойчивой, если в данном равновесии приспособленность соответствующей гомозиготы больше приспособленности гетерозиготы, а полиморфное равновесие оказывается устойчивым, если приспособленность гетерозиготы больше приспособленностей обеих гомозигот при соответствующем равновесном значении численности популяции.

Отметим, что каждая из приведенных выше долей изъятия u_{ij} является оптимальной только для соответствующего ей равновесия. Для других неподвижных точек данный уровень изъятия является произвольным. Для отыскания равновесий модели при произвольном уровне изъятия и определения характера их устойчивости перепишем систему (5) в виде

$$\begin{cases} x_{n+1} = x_n \bar{w}_n, \\ q_{n+1} = \frac{q_n(\bar{w}_{AA}q_n + \bar{w}_{Aa}(1 - q_n))}{\bar{w}_n}, \end{cases} \quad (6)$$

$$\bar{w}_n = \bar{w}_{AA}q_n^2 + 2\bar{w}_{Aa}q_n(1 - q_n) + \bar{w}_{aa}(1 - q_n)^2 = (1 - u) \cdot \bar{w}_n.$$

Здесь $\bar{w}_{ij} = (1 - u) \cdot w_{ij}$ — приспособленности генотипов с учетом промыслового изъятия.

Ниже приведены неподвижные точки системы (6) и характеристика их устойчивости, которые несложно получить по аналогии с характеристиками системы (1). Очевидно, что равновесная частота аллеля A в полиморфной неподвижной точке не зависит от доли изъятия и совпадает со стационарным значением как в свободно развивающейся популяции, так и при оптимальном промысле.

- Мономорфное равновесие $q = 0, \bar{x}_1 = K_{aa} \left(1 - \frac{u}{R_{aa}(1-u)}\right)$:

$$(1 + u - R_{aa}(1 - u) - \lambda) \cdot \left(\frac{w_{Aa}(\bar{x}_1)}{w_{aa}(\bar{x}_1)} - \lambda\right) = 0.$$

- Мономорфное равновесие $q = 1, \bar{x}_2 = K_{AA} \left(1 - \frac{u}{R_{AA}(1-u)}\right)$:

$$(1 + u - R_{AA}(1 - u) - \lambda) \cdot \left(\frac{w_{Aa}(\bar{x}_2)}{w_{AA}(\bar{x}_2)} - \lambda\right) = 0.$$

- Полиморфное равновесие $\bar{q} = \bar{q}_3 = q_3, \bar{x} = \bar{x}_3$, стационарная численность определяется из уравнения:

$$((1 - u) \cdot w_{Aa}(\bar{x}_3) - 1)^2 = ((1 - u) \cdot w_{AA}(\bar{x}_3) - 1)((1 - u) \cdot w_{aa}(\bar{x}_3) - 1).$$

Характеристическое уравнение:

$$(1 + (1 - u) \cdot x_3 \cdot \bar{w}'_x - \lambda) \cdot (2 - w_{Aa}(x_3) - \lambda) = 0.$$

В результате динамика численности популяции стабилизируется на равновесном уровне, если система оказывается в области притяжения этого равновесия. Для других двух неподвижных точек системы (5) текущий уровень изъятия в общем случае не удовлетворяет условиям оптимальности, поэтому при попадании в их область притяжения динамика численности популяции может продолжить флуктуировать, поскольку одно из собственных чисел текущего равновесия системы (6) может превосходить единицу по модулю ($\lambda < -1$).

Эволюционная динамика популяции, подверженной промыслу

Рассмотрим, что происходит с популяцией, если из нее изымают фиксированную долю особей. Зафиксируем репродуктивные потенциалы генотипов и будем варьировать долю изъятия $0 < u < 1$, увеличивая ресурсный параметр гетерозиготы (K_{Aa}). На рис. 5 представлены относительный объем изъятия (рис. 5, б) и карты динамики численности, дополненные характеристикой генетического состава эксплуатируемой популяции (рис. 5, в).

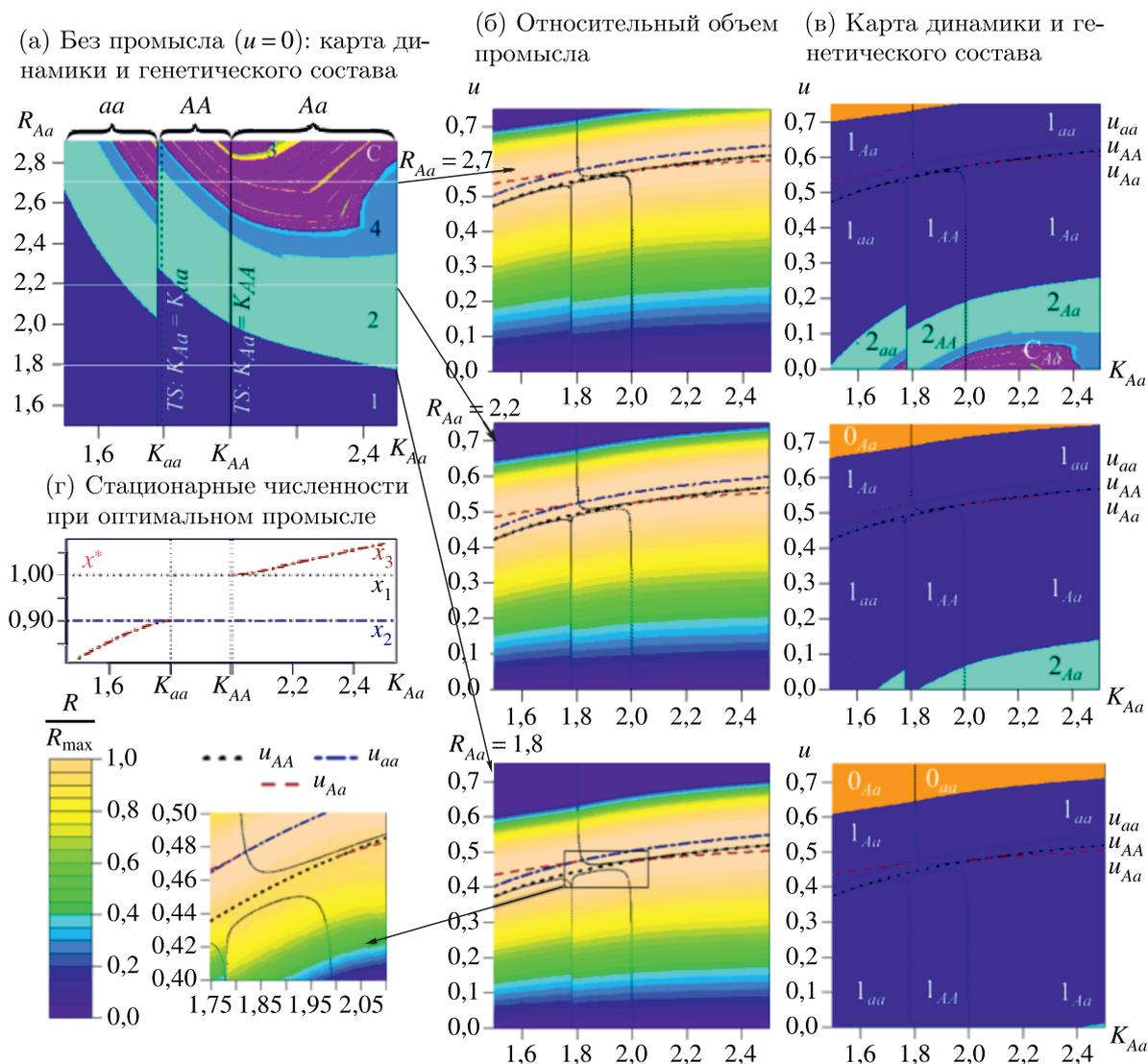


Рис. 5. (а, в) Карты динамических режимов модели (5) при $x^* = 1$, $K_{aa} = 1,8$, $K_{AA} = 2$ и фиксированном начальном условии $q_0 = 0,1$, $x_0 = 0,1$. Числам соответствуют длины циклов, С — хаотическая динамика. Символы aa , AA и Aa обозначают два типа мономорфизма и полиморфизм соответственно; характеризуют генетический состав популяции, который установится в результате отбора. б) Относительный объем изъятия ($\frac{R}{R_{max}}$). г) Зависимость стационарных численностей x_1 , x_2 и x_3 при оптимальных уровнях изъятия: u_{AA} , u_{aa} и u_{Aa} — соответственно от величины ресурсного параметра гетерозиготы (K_{Aa})

В эксплуатируемой популяции зафиксированы три значения мальтузианского параметра гетерозиготы $R_{Aa} = 1,8$, $2,2$ и $2,7$, позволяющие увидеть влияние промысла на популяцию со стабильной динамикой, при двухлетних колебаниях и с возможностью реализации полного сценария каскада удвоения периода: от 2-цикла до хаотической динамики. Также нанесены линии,

соответствующие оптимальным объемам изъятия в мономорфных равновесиях (u_{AA}, u_{aa}) и полиморфном равновесии (u_{Aa}). Отметим, что с ростом ресурсного параметра гетерозиготы (K_{Aa}) меняется стационарная численность популяции в полиморфном равновесии; для наглядности равновесные численности популяции при оптимальных уровнях изъятия представлены на рис. 5, *з*.

На приведенном примере (рис. 5) можно видеть, как оптимальный промысел стабилизирует численность популяции и при этом меняет тип и результат отбора. Так, генетически полиморфная популяция становится мономорфной или, наоборот, мономорфизм сменяется полиморфизмом; кроме того, возможна замена одного мономорфного состояния другим (aa вместо AA). Рассмотрим отдельно трансформацию каждого из классических типов отбора, которые здесь возникают.

- а) *Дизруптивный отбор* ($K_{Aa} < K_{aa}, K_{Aa} < K_{AA}$) \rightarrow *балансирующий отбор* ($\bar{w}_{Aa} > \bar{w}_{AA}, \bar{w}_{Aa} > \bar{w}_{aa}$).

Каждая из оптимальных долей изъятия переводит стационарные численности в область ($x < x^*$), где гетерозигота наиболее приспособлена, и в результате здесь реализуется балансирующий отбор, т. е. полиморфизм сохраняется.

- б) *Балансирующий отбор* ($K_{Aa} > K_{AA}, K_{Aa} > K_{aa}$) \rightarrow *дизруптивный отбор* ($\bar{w}_{Aa} < \bar{w}_{AA}, \bar{w}_{Aa} < \bar{w}_{aa}$) или *балансирующий отбор* ($\bar{w}_{Aa} > \bar{w}_{AA}, \bar{w}_{Aa} > \bar{w}_{aa}$).

Здесь при минимальной из оптимальных долей изъятия (u_{Aa}) доминирование по приспособленностям не меняется, так как стационарные численности остаются в области ($x > x^*$), поэтому полиморфизм сохраняется. Большие доли изъятия, соответствующие мономорфным равновесиям (u_{AA} и u_{aa}), переводят стационарные численности в область ($x < x^*$) с пониженной приспособленностью гетерозиготы. В результате оба мономорфных равновесия устойчивы; пример на рис. 5 демонстрирует установление мономорфизма aa ($q = 0$) из-за начального преимущества.

- в) *Направленный отбор* ($K_{aa} < K_{Aa} < K_{AA}$) \rightarrow *направленный отбор* ($\bar{w}_{aa} > \bar{w}_{Aa} > \bar{w}_{AA}$).

В этой области приспособленность гетерозиготы занимает промежуточное положение, поэтому полиморфного равновесия нет и меняется только направление отбора. В свободно развивающейся популяции отбор идет против аллеля a , при оптимальном изъятии — против аллеля A . Тем не менее здесь возникает небольшая область полиморфизма при уровнях изъятия близких к u_{AA} . Это переходящий полиморфизм, который может сохраняться в течение тысяч поколений (рис. 6, *а, б*). Его существование связано с тем, что значения численности эксплуатируемой популяции оказываются очень близки к точке x^* , где приспособленности всех генотипов равны, и поэтому отбор идет крайне медленно. При уровне изъятия, соответствующем оптимальному (u_{AA}), численность быстро достигает равновесного уровня $x = 1$, при этом частота аллеля A немного снижается, а в точке равновесия ($x = 1 = x^*$) все приспособленности равны, поэтому q стабилизируется на достигнутом полиморфном уровне (рис. 6, *в, г*).

Аналогичная картина наблюдается и в случае, когда стационарная численность при оптимальном уровне изъятия не совпадает с точкой равновесия (рис. 7, $\frac{K_{ii}}{2} \neq x^*$): промысел меняет направление отбора в пользу более плодовитых генотипов, которые менее приспособлены к плотностному лимитированию, если уровень изъятия достаточный для того, чтобы новые стационарные численности оказались меньше, чем x^* . При этом область полиморфизма в условиях действия направленного отбора (когда гетерозигота занимает промежуточное положение между приспособленностями гомозигот) сохраняется (рис. 7, *б, д*).

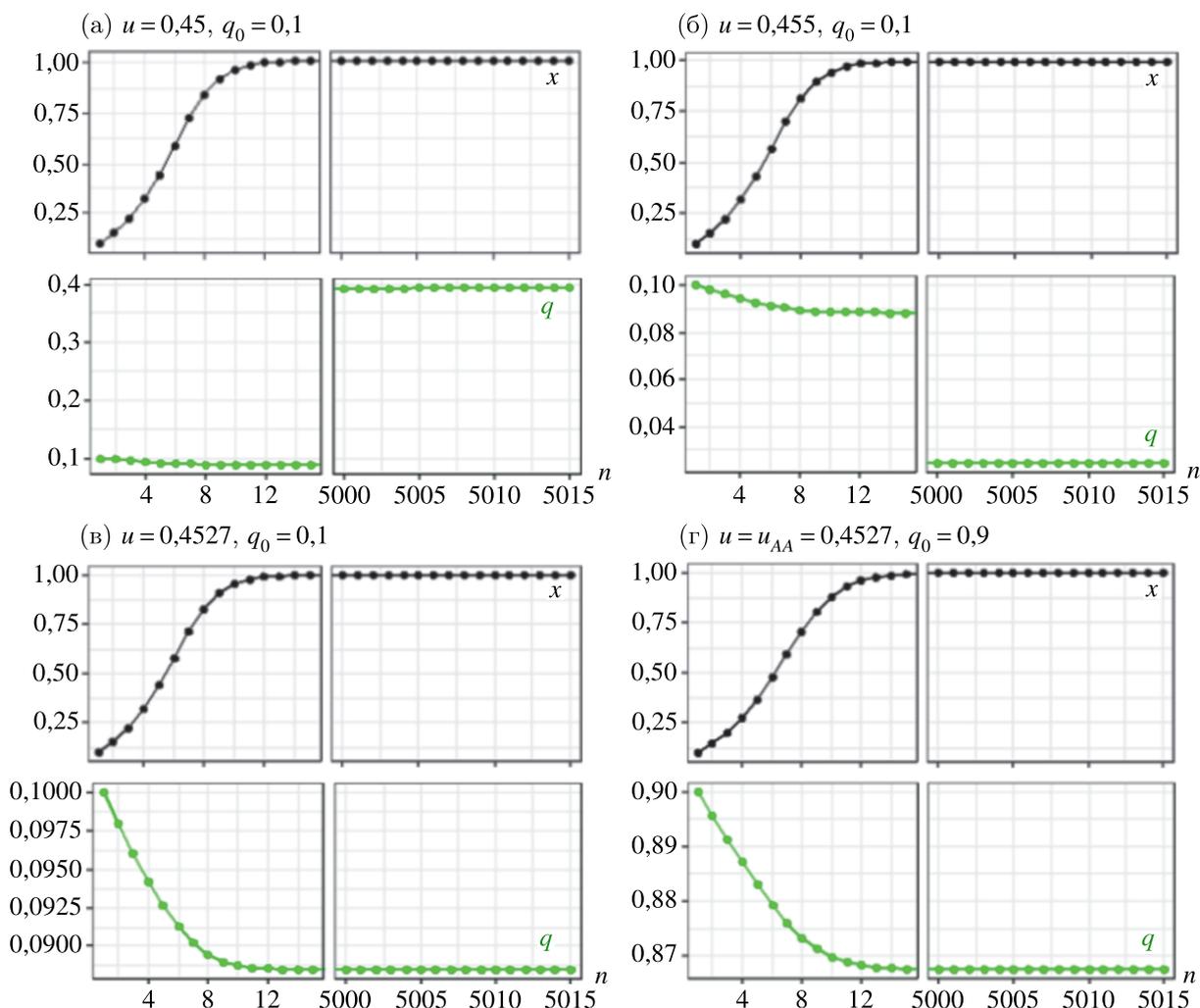


Рис. 6. Динамика численности (x) и генетического состава (q) популяции (5) в области полиморфизма при направленном отборе при неоптимальном (а, б), а также оптимальном (в, г) уровне изъятия. Зафиксированы значения параметров: $x^* = 1$, $K_{aa} = 1,8$, $K_{Aa} = 1,85$, $K_{AA} = 2$, $R_{Aa} = 1,8$, и начальное условие $x_0 = 0,1$

Наблюдаемый здесь переходящий полиморфизм возникает в результате того, что изъятие снижает стационарное значение численности в мономорфных равновесиях до уровня, близкого к x^* (рис. 7, з), где приспособленности всех генотипов мало отличаются, поэтому отбор идет крайне медленно и полиморфизм может существовать в течение тысяч поколений (рис. 8). При этом существует такой уровень изъятия u^* , при котором появляется новая стационарная точка с произвольным генетическим составом и численностью, в которой все приспособленности равны ($\bar{x} = x^*$):

$$u^* = \frac{\bar{w}_n(x^*) - 1}{\bar{w}_n(x^*)} = \frac{w_i(x^*) - 1}{w_i(x^*)}.$$

Отметим, что при таком уровне изъятия стационарная численность в каждом из равновесий (мономорфных и полиморфных) равна x^* , т. е. в этом случае отбор останавливается и полиморфизм сохраняется бесконечно долго. Вне зависимости от конкретных значений параметров область переходящего полиморфизма при промежуточной приспособленности гетерозиготы будет возникать в некоторой окрестности уровня изъятия u^* . С ростом числа поколений расчета (n) эта область будет сужаться и приближаться к u^* . На рис. 8 приведен пример трансформации области

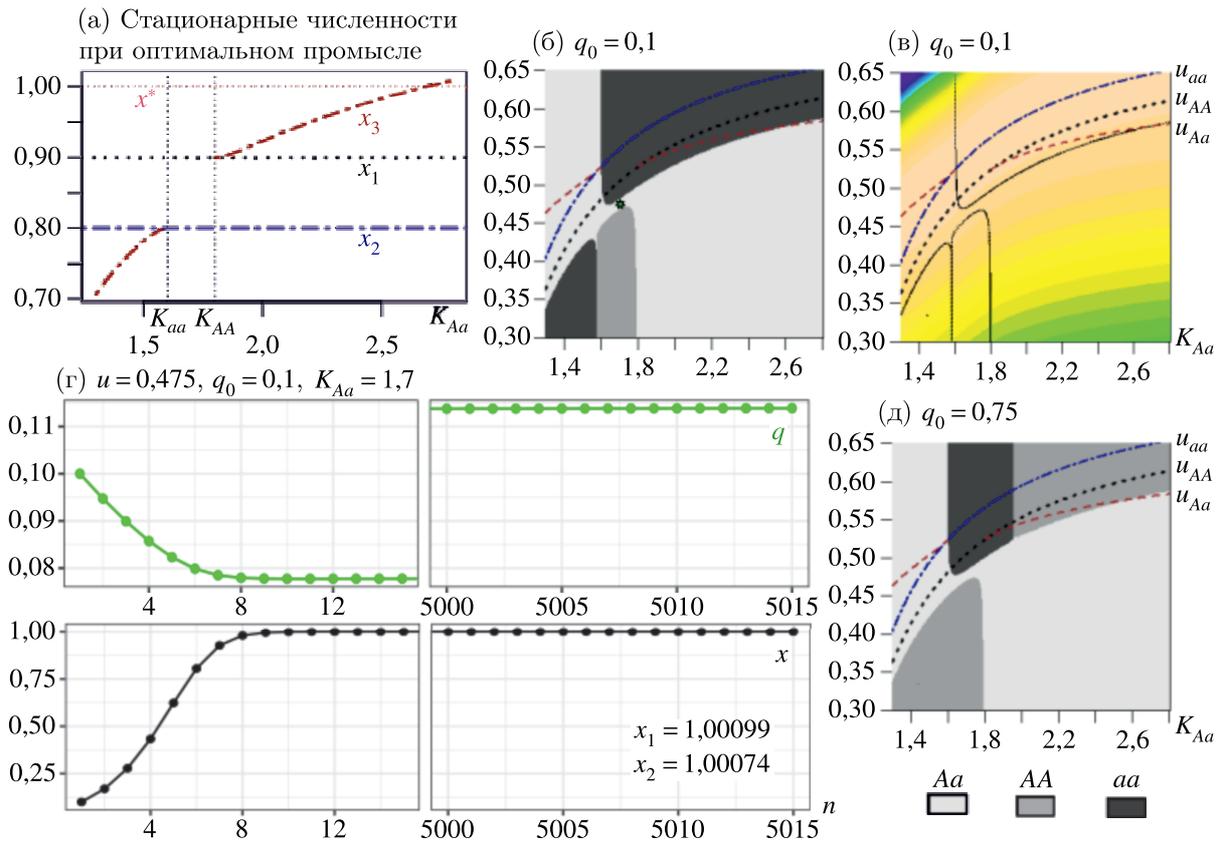


Рис. 7. (а) Зависимость стационарных численностей x_1, x_2 и x_3 при оптимальных уровнях изъятия от величины ресурсного параметра гетерозиготы (K_{Aa}); (б, д) карты генетического состава популяции, который установится в результате отбора; (в) относительный объем изъятия ($\frac{R}{R_{max}}$). Зафиксированные значения параметров и начальное условие: $x^* = 1, K_{aa} = 1,6, K_{AA} = 1,8, R_{Aa} = 2,2, x_0 = 0,1$

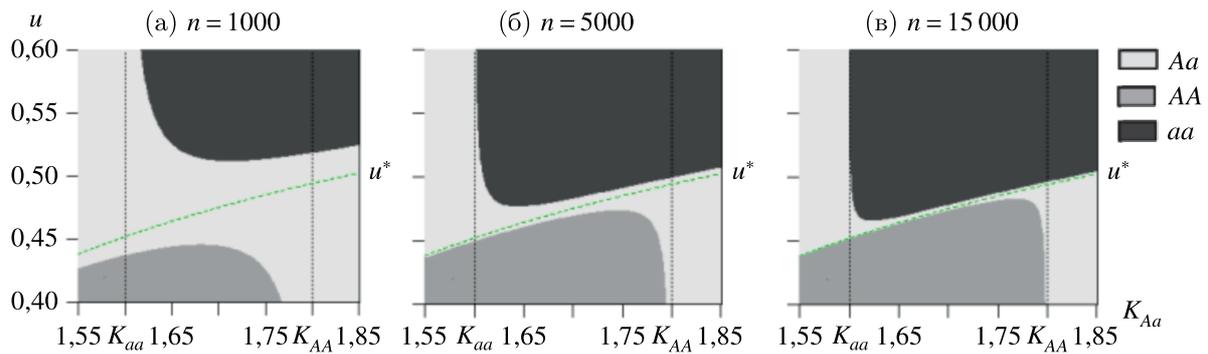


Рис. 8. Карты генетического состава популяции, который установится в результате отбора к n -му поколению, и значение доли изъятия u^* (зеленая пунктирная линия). Зафиксированные значения параметров и начальное условие: $x^* = 1, K_{aa} = 1,6, K_{AA} = 1,8, R_{Aa} = 2,2, x_0 = 0,1, q_0 = 0,75$

переходящего полиморфизма с ростом n при фиксированном значении мальтузианского параметра гетерозиготы $R_{Aa} = 2,2$; при больших значениях этого параметра область сдвигается вверх по оси u , при меньших — вниз.

Обсуждение и заключение

В работе подробно проанализированы эволюционные изменения в популяции, вызванные неселективным промыслом, который ведется в соответствии со стратегией постоянной оптимальной доли изъятия. Рассмотрена достаточно простая модельная ситуация, когда популяция состоит из генетически различных особей, а генетическое разнообразие контролируется одним диаллельным локусом. При больших и малых численностях преимущества по приспособленностям оказываются у разных генотипов; при этом если одни генотипы являются более плодовитыми, то другие более приспособлены к ограниченности жизненных ресурсов. Хотя рассматриваемая модель выглядит достаточно сильным упрощением, примером подобного генетически определяемого различия в репродуктивной стратегии индивидуумов могут служить песцы (*Alopex lagopus*, *Canidae*, *Carnivora*), у которых размер помета и различная выживаемость в многочисленных и небольших пометах определяются одним диаллельным локусом [Aхенович et al., 2007]. Основные результаты отбора по приспособленностям в различных популяциях песцов в общих чертах удается описать простой моделью r - K -отбора [Жданова, Фрисман, 2016].

В проведенном исследовании аналитически показано, что в состоянии, обеспечивающем максимальный уровень изъятия, значения частот аллелей остаются такими же, как и в случае, когда промысел отсутствует, а равновесное значение численности снижается в два раза; при этом тип генетического равновесия может меняться. Этот эффект связан с тем, что в рассматриваемой модели одновременно существует от двух до трех генетически различных равновесий, и оптимальная доля изъятия, соответствующая одному из равновесий, не является оптимальной для других. Результат отбора в общем случае зависит от соотношения приспособленностей генотипов в равновесии, обусловленном промыслом, и от начальных условий.

Проведенное исследование показывает, что в отсутствие промысла эволюционное преимущество, как правило, остается за генотипами с K -стратегией, которые более эффективно используют ограниченные ресурсы и имеют больший ресурсный параметр. Однако промысловое изъятие может кардинально изменить ситуацию: оно может благоприятствовать r -стратегам, чья высокая репродуктивная способность позволяет компенсировать потери от изъятия, и уже у этих генотипов оказываются преимущества по ресурсным параметрам, обусловленным промыслом. В работе получены границы для доли изъятия, при которых происходит переключение доминирующей стратегии.

Полученные теоретические результаты вполне согласуются с наблюдаемой ситуацией, когда темп восстановления в промысловых популяциях после прекращения эксплуатации, как правило, остается низким [Рубан и др., 2015; Zhdanova et al., 2017; Петухова и др., 2019; Вилкова, 2022]. Промысловая эксплуатация формирует адаптации, повышающие продуктивность в условиях промыслового давления, но снижающие устойчивость популяции после его прекращения. Здесь можно упомянуть и те популяции песцов (которых разводят в неволе), из которых постоянно изымают часть животных: там происходит закрепление высокорепродуктивных генотипов, которые менее приспособлены к ограничению пищевых ресурсов. При этом аллель, контролирующая пометы большого размера, была практически вытеснена своим конкурентом в естественных условиях прибрежной зоны, где уровень доступности пищевых ресурсов стабильный. То есть можно ожидать, что в естественных условиях (в прибрежных районах) такие песцы, оказавшись в природе, достигли бы достаточно небольшой популяционной численности; но со временем численность популяции могла бы увеличиться по мере увеличения доли животных, обладателей генотипа с небольшим размером помета, но большей устойчивостью к ограниченности пищевых ресурсов.

Список литературы (References)

- Абакумов А. И.* Управление и оптимизация в моделях эксплуатируемых популяций. — Владивосток: Дальнаука, 1993.
Abakumov A. I. Upravlenie i optimizatsiya v modelyakh ekspluatiruemykh populyatsii [Management and optimization in models of harvested populations] // Vladivostok: Dal'nauka, 1993 (in Russian).
- Вилкова О. Ю.* Анадромные осетры России: перспективы промысла // Труды ВНИРО. — 2022. — Т. 190. — С. 14–21. — <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2022-190-14-21>
Vilkova O. Yu. Anadromnye osetry Rossii: perspektivy promysla [Anadromous sturgeons of Russia: fishery prospects] // Trudy VNIRO. — 2022. — Vol. 190. — P. 14–21 (in Russian).
- Жданова О. Л., Колбина Е. А., Фрисман Е. Я.* Влияние промысла на генетическое разнообразие и характер динамического поведения менделевской лимитированной популяции // Доклады Академии наук. — 2007. — Т. 412, № 4. — С. 564–567.
Zhdanova O. L., Kolbina E. A., Frisman E. Ya. Effect of harvesting on the genetic diversity and dynamics of a mendelian limited population // Doklady Biological Sciences. — 2007. — Vol. 412. — P. 49–52. (Original Russian paper: *Zhdanova O. L., Kolbina E. A., Frisman E. Ya.* Vliyanie promysla na geneticheskoe raznoobrazie i kharakter dinamicheskogo povedeniya mendel'evskoy limitirovannoy populyatsii // Doklady Akademii nauk. — 2007. — Vol. 412, No. 4. — P. 564–567.)
- Жданова О. Л., Колбина Е. А., Фрисман Е. Я.* Проблемы регулярного поведения и детерминированного хаоса в математической модели эволюции менделевской лимитированной популяции // Дальневосточный математический журнал. — 2003. — Т. 4, № 2. — С. 289–303.
Zhdanova O. L., Kolbina E. A., Frisman E. Ya. Problemy regul'yarnogo povedeniya i determinirovannogo khaosa v matematicheskoy modeli evolyucii mendel'evskoy limitirovannoy populyatsii [Problems of regular behavior and deterministic chaos in a mathematical model of the evolution of a Mendelian limited population] // Dal'nevostochnyj matematicheskij zhurnal. — 2003. — Vol. 4, No. 2. — P. 289–303 (in Russian).
- Жданова О. Л., Фрисман Е. Я.* Математическое моделирование механизма дифференциации репродуктивных стратегий в естественных популяциях (на примере песцов, *Alopex lagopus*) // Компьютерные исследования и моделирование. — 2016. — Т. 8, № 2. — С. 213–228. — <https://doi.org/10.20537/2076-7633-2016-8-2-213-228>
Zhdanova O. L., Frisman E. Ya. Matematicheskoe modelirovanie mekhanizma differenciacii reproduktivnykh strategij v estestvennykh populyatsiyah (na primere pescov, *Alopex lagopus*) [Mathematical modeling of reproductive strategy differentiation mechanisms in natural populations (case study of arctic foxes, *Alopex lagopus*)] // Computer Research and Modeling. — 2016. — Vol. 8, No. 2. — P. 213–228 (in Russian).
- Кузнецов А. П., Седова Ю. В.* Бифуркации трехмерных и четырехмерных отображений: универсальные свойства // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. — 2012. — Т. 20, № 5. — С. 26–43.
Kuznetsov A. P., Sedova Yu. V. Bifurkacii trehmernykh i chetyrehmernykh otobrazhenij: universal'nye svoystva [Bifurcations of three-dimensional and four-dimensional mappings: universal properties] // Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy. Applied Nonlinear Dynamics. — 2012. — Vol. 20, No. 5. — P. 26–43 (in Russian).
- Матишов Г. Г., Ильичев В. Г.* Оптимальный промысел против хаоса в динамике популяций // Доклады Российской академии наук. Науки о Земле. — 2024. — Т. 514, № 2. — С. 328–332. — <https://doi.org/10.31857/S2686739724020174>
Matishov G. G., Il'ichev V. G. Optimal harvesting versus chaos in population dynamics // Doklady Earth Sciences. — 2024. — Vol. 514, No. 2. — P. 317–321. (Original Russian paper: *Matishov G. G., Il'ichev V. G.* Optimal'nyj promysel protiv haosa v dinamike populyacij // Doklady Earth Sciences. — 2024. — Vol. 514, No. 2. — P. 328–332.)
- Недорезов Л. В., Утюпин Ю.* Непрерывно-дискретные модели динамики численности популяций // Экология. Серия аналитических обзоров мировой литературы. — 2011. — № 95. — 234 с. *Nedorezov L. V., Utyupin Yu.* Nepreryvno-diskretnye modeli dinamiki chislennosti populyacij [Continuous-discrete models of population dynamics] // Ecology. Series of Analytical Reviews of World Literature. — 2011. — No. 95. — 234 p. (in Russian).
- Петухова Н. Г., Бобырев А. Е., Соколов А. В.* Состояние селенгинской популяции байкальского омуля в условиях моратория на вылов // Труды ВНИРО. — 2019. — Т. 177. — С. 140–150.
Petukhova N. G., Bobyrev A. E., Sokolov A. V. Sostoyanie selenginskoy populyatsii bajkal'skogo omulya v usloviyah moratoriya na vylov [Status of Selenga population of Baikal omul under harvest moratorium] // Transactions of VNIRO. — 2019. — Vol. 177. — P. 140–150 (in Russian).
- Ратнер В. А.* Математическая популяционная генетика. — Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1977.
Ratner V. A. Matematicheskaya populyatsionnaya genetika [Mathematical population genetics]. — Novosibirsk: Nauka, Sib. otd-niye, 1977 (in Russian).

- Ревуцкая О. Л., Неверова Г. П., Фрисман Е. Я.* Влияние промыслового изъятия на динамику популяций с возрастной и половой структурой // Математическая биология и биоинформатика. — 2018. — Т. 13, № 1. — С. 270–289.
Revutskaya O. L., Neverova G. P., Frisman E. Ya. Vliyaniye promyslovogo iz'yatiya na dinamiku populyatsiy s vozrastnoy i polovoy strukturoy [Influence of harvest on the dynamics of populations with age and sex structures] // Mathematical Biology and Bioinformatics. — 2018. — Vol. 13, No. 1. — P. 270–289 (in Russian).
- Ревуцкая О. Л., Фрисман Е. Я.* Влияние равновесного промысла на сценарии развития двухвозрастной популяции // Информатика и системы управления. — 2017. — № 3. — С. 36–48.
Revutskaya O. L., Frisman E. Ya. Vliyaniye ravnovesnogo promysla na stsenarii razvitiya dvukhvozrastnoy populyatsii [Influence of equilibrium fishing on the scenario of development of a two-aged population] // Information Science and Control Systems. — 2017. — No. 3. — P. 36–48 (in Russian).
- Ревуцкая О. Л., Фрисман Е. Я.* Промысловое воздействие на динамику популяции с возрастной и половой структурой: оптимальный равновесный промысел и эффект гидры // Компьютерные исследования и моделирование. — 2022. — Т. 14, № 5. — С. 1107–1130.
Revutskaya O. L., Frisman E. Ya. Promyslovoye vozdeystviye na dinamiku populyatsii s vozrastnoy i polovoy strukturoy: optimal'nyy ravnovesnyy promysel i effekt gidry [Fishery impact on population dynamics with age and sex structure: optimal equilibrium harvest and hydra effect] // Computer Research and Modeling. — 2022. — Vol. 14, No. 5. — P. 1107–1130 (in Russian).
- Рубан Г. И., Ходоревская Р. П., Шатуновский М. И.* Динамика популяций белуги, русского осетра и севрюги в условиях запрета их коммерческого лова в Волго-Каспийском бассейне // Вопросы рыболовства. — 2015. — Т. 16, № 3. — С. 269–277.
Ruban G. I., Khodorevskaya R. P., Shatunovsky M. I. Dinamika populyatsij belugi, russkogo osetra i sevryugi v usloviyakh zapreta ikh kommercheskogo lova v Volgo-Kaspijskom bassejne [Population dynamics of beluga, Russian sturgeon and stellate sturgeon under the ban of their commercial fishing in the Volga-Caspian basin] // Voprosy rybolovstva. — 2015. — Vol. 16, No. 3. — P. 269–277 (in Russian).
- Свирижев Ю. М., Логофет Д. О.* Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978.
Svirezhev Yu. M., Logofet D. O. Ustoychivost' biologicheskikh soobshchestv [Stability of biological communities]. — Moscow: Nauka, 1978 (in Russian).
- Скалецкая Е. И.* Оптимальная стратегия управления эксплуатируемой популяцией с циклически меняющимся параметром // Математическое моделирование в популяционной экологии. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. — С. 72–80.
Skaletskaya E. I. Optimal'naya strategiya upravleniya ekspluatiruemoy populyatsiej s tsiklicheski menyayushchimsya parametrom [Optimal management strategy for an exploited population with a cyclically changing parameter] // Matematicheskoe modelirovanie v populyatsionnoj ekologii. — Vladivostok: DVNC AN SSSR, 1985. — P. 72–80 (in Russian).
- Скалецкая Е. И., Фрисман Е. Я., Шапиро А. П.* Дискретные модели динамики численности и оптимизация промысла. — М.: Наука, 1979.
Skaletskaya E. I., Frisman E. Ya., Shapiro A. P. Diskretnyye modeli dinamiki chislennosti i optimizatsiya promysla [Discrete models of population dynamics and harvest optimization]. — Moscow: Nauka, 1979 (in Russian).
- Тютюнов Ю. В., Титова Л. И., Сенина И. Н., Дашкевич Л. В.* Опыт оценки риска квазивывмирания промысловых рыб на основе долгосрочного модельного прогноза популяционной динамики // Труды Южного научного центра Российской академии наук. — 2020. — Т. 8. — С. 181–198.
Tutyunov Yu. V., Titova L. I., Senina I. N., Dashkevich L. V. Opyt otsenki riska kvazivymiraniya promyslovykh ryb na osnove dolgosrochnogo model'nogo prognoza populyatsionnoj dinamiki [Experience in assessing the quasi-extinction risk of commercial fish based on a long-term model forecast of population dynamics] // Trudy Yuzhnogo nauchnogo tsentra Rossijskoj akademii nauk. — 2020. — Vol. 8. — P. 181–198 (in Russian).
- Фрисман Е. Я., Жданова О. Л., Колбина Е. А.* Влияние промысла на генетическое разнообразие и характер динамического поведения менделевской лимитированной популяции // Генетика. — 2010. — Т. 46, № 2. — С. 272–281.
Frisman E. Ya., Zhdanova O. L., Kolbina E. A. Effect of harvesting on the genetic diversity and dynamic behavior of a limited mendelian population // Russian Journal of Genetics. — 2010. — Vol. 46. — P. 239–248. (Original Russian paper: *Frisman E. Ya., Zhdanova O. L., Kolbina E. A.* Vliyaniye promysla na geneticheskoe raznoobrazie i kharakter dinamicheskogo povedeniya mendel'evskoj limitirovannoy populyatsii // Genetika. — 2010. — Vol. 46, No. 2. — P. 272–281.)
- Шапиро А. П., Луппов С. П.* Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. — М.: Наука, 1983.
Shapiro A. P., Luppov S. P. Rekurrentnye uravneniya v teorii populyacionnoj biologii [Recurrent equations in the theory of population biology]. — Moscow: Nauka, 1983 (in Russian).

- Abakumov A. I., Il'in O. I., Ivanko N. S.* Game problems of harvesting in a biological community // Automation and Remote Control. — 2016. — Vol. 77, No. 4. — P. 697–707. — <https://doi.org/10.1134/S0005117916040135>
- 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.
- Birch L. C.* Selection in *Drosophila pseudobscura* in relation to crowding // Evolution. — 1955. — Vol. 9, No. 4. — P. 160–165.
- Birkeland C., Dayton P. K.* The importance in fishery management of leaving the big ones // Trends in Ecology & Evolution. — 2005. — Vol. 20. — P. 356–358.
- Charlesworth B.* Selection in density-regulated populations // Ecology. — 1971. — Vol. 52. — P. 469–474.
- Costello C., Ovando D., Clavelle T., Strauss C. K., Hilborn R., Melnychuk M. C., Branch T. A., Gaines S. D., Szuwalski C. S., Cabral R. B., Rader D. N.* Global fishery prospects under contrasting management regimes // Proceedings of the National Academy of Sciences. — 2016. — Vol. 113, No. 18. — P. 5125–5129. — <https://doi.org/10.1073/pnas.1520420113>
- Dilão R., Domingos T., Shahverdiev E. M.* Harvesting in a resource-dependent age-structured Leslie-type population model // Mathematical Biosciences. — 2004. — Vol. 189, No. 2. — P. 141–151.
- Dunn N., Curnick D.* Using historical fisheries data to predict tuna distribution within the British Indian Ocean Territory Marine Protected Area, and implications for its management // Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. — 2019. — Vol. 29, No. 12. — P. 2057–2070. — <https://doi.org/10.1002/aqc.3055>
- Dunn D. C., Maxwell S. M., Boustany A. M., Halpin P. N.* Dynamic ocean management increases the efficiency and efficacy of fisheries management // Proceedings of the National Academy of Sciences. — 2016. — Vol. 113, No. 3. — P. 668–673. — <https://doi.org/10.1073/pnas.1513626113>
- Fenberg P. B., Roy K.* Ecological and evolutionary consequences of size-selective harvesting: how much do we know? // Molecular Ecology. — 2008. — Vol. 17, No. 1. — P. 209–220.
- Leclerc M., Zedrosser A., Pelletier F.* Harvesting as a potential selective pressure on behavioural traits // Journal of Applied Ecology. — 2017. — Vol. 54. — P. 1941–1945.
- Pianka E. R.* On r- and K-selection // The American Naturalist. — 1970. — Vol. 104, No. 940. — P. 592–597.
- Reznick D., Bryant M. J., Bashey F.* r- and K-selection revisited: the role of population regulation in life-history evolution // Ecology. — 2002. — Vol. 83, No. 6. — P. 1509–1520.
- Roughgarden J.* Density-dependent natural selection // Ecology. — 1971. — Vol. 52. — P. 453–468.
- Uusi-Heikkilä S., Whiteley A. R., Kuparinen A., Matsumura S., Venturelli P. A., Wolter C., Slate J., Primmer C. R., Meinelt T., Killen S. S., Bierbach D., Polverino G., Ludwig A., Arlinghaus R.* The evolutionary legacy of size-selective harvesting extends from genes to populations // Evolutionary Applications. — 2015. — Vol. 8. — P. 597–620. — <https://doi.org/10.1111/eva.12268>
- Verhulst P. F.* Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement // Correspondance Mathématique et Physique. — 1838. — Vol. 10. — P. 113–121.
- Zhdanova O. L., Kuzin A. E., Skaletskaya E. I., Frisman E. Ya.* Why the population of the northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) of Tyuleniy Island does not recover following the harvest ban: analysis of 56 years of observation data // Ecological Modelling. — 2017. — Vol. 363. — P. 57–67. — <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.08.027>