

Г.М. АЛЕЩЕНКО, Е.Н. БУКВАРЕВА

**МОДЕЛЬ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПОПУЛЯЦИИ
В СЛУЧАЙНОЙ СРЕДЕ**

Рассматривается модель фенотипического разнообразия в популяции, существующей в случайно изменяющейся среде. В качестве основного фенотипического признака использована способность особей размножаться при определенных значениях фактора среды. На основании анализа модели в ходе вычислительного эксперимента показано наличие оптимального по критерию максимальной численности популяции уровня фенотипического разнообразия. Увеличение степени нестабильности среды ведет к росту оптимального уровня фенотипического разнообразия в популяции.

Проблема биоразнообразия в последнее время неслучайно выдвинулась на одно из первых мест в экологических исследованиях. Сокращение биоразнообразия в результате деятельности человека идет катастрофическими темпами (Lugo, 1988; Wilson, 1988S). Вместе с тем исследования природных популяций и биоценозов и результаты моделирования этих биосистем делают все более очевидным тот факт, что биологическое разнообразие — важнейший показатель их жизнеспособности и эффективности.

Широкий спектр понятий, включаемых сегодня в определение биологического разнообразия, затрудняет формализацию этого фактора, необходимую для качественного и количественного анализа его роли в эволюции и функционировании биосистем. Постановка и проведение вычислительных экспериментов требуют использования конкретных понятий с их числовыми характеристиками, что в значительной степени сужает класс анализируемых в каждом конкретном случае биологических явлений. Однако именно путь разработки математических моделей, их анализа в вычислительном эксперименте и объединения в единый программный комплекс, отражающий иерархию биологических систем, по нашему мнению, могут оказаться одним из наиболее конструктивных.

Биологическое разнообразие традиционно рассматривается с двух точек зрения: на популяционно-видовом уровне — как генетическое и фенотипическое разнообразие в популяциях, на биоценозическом и биосферном уровнях — как видовое разнообразие и разнообразие различных типов биологических сообществ и экосистем. В данной статье представлены результаты вычислительного эксперимента по анализу одного из аспектов проблемы биоразнообразия на популяционном уровне — фенотипического разнообразия внутри изолированной популяции.

Фундаментальная роль генетического и фенотипического разнообразия в адаптации и выживании популяций в изменяющейся среде — одно из основных положений современной популяционной генетики и теории микроэволюции (Шмальгаузен, 1983, Левонтин, 1981; Сергиевский, 1987, 1988; Новоженев, 1989; Северцов, 1981, 1988, и др.). Необходимость сохранения разнообразия внутри популяций для их выживания в изменяющейся среде является в настоящее время центральной проблемой в работах, посвященных генетическим аспектам сохранения популяций и видов животных и растений (Frankel, Soule, 1981; Сулей, 1983; Франклин, 1983; Ланде, Бэрроуклаф, 1989). Условиям сохранения генетического полиморфизма посвящено большое число моделей, оперирующих уравнениями динамики частот аллелей или зигот, однако область их применения сильно сужается из-за проблемы несоответствия адаптивных признаков организмов, подвергающихся действию отбора, и отдельных аллелей или однолокусных зигот (Абросов, Боголюбов, 1988; Свирежев, Пасеков, 1982).

Корректная постановка вопроса о роли разнообразия в биологических системах популяционного уровня должна учитывать механизмы соотношения генотипа и фенотипа. Механизмы функциональной связи генетического и фенотипического разнообразия являются самостоятельной обширной областью исследований и моделирования. Связь параметров генетического и фенотипического разнообразия в популяциях неоднозначна, так как неоднозначна связь между генотипом и фенотипом, между аллелем и признаком в силу того, что фенотипическое выражение аллелей — это результат взаимодействия всего генотипа и условий среды (Шишкин, 1987; Северцов, 1981). Уровень фенотипического разнообразия в популяции зависит как от параметров генетического

разнообразия в популяции, так и от условий среды. В частности, исходя из концепции адаптивной нормы и действия стабилизирующего отбора, в относительно стабильных условиях среды следует ожидать сужения распределения фенотипов при одновременном росте генетического разнообразия под покровом гетерозиготности, а за порогом «нормальных» условий среды та же популяция может дать резкое увеличение фенотипического разнообразия (Северцов, 1981; Шишкин, 1987; Шмальгаузен, 1983). В то же время очевидно, что крайнее снижение генетического разнообразия в популяции, ее гомозиготизация и фиксация аллелей по многим локусам также приведут к снижению фенотипического разнообразия, но причины и последствия этого процесса будут уже принципиально иными

В настоящей работе рассматривается один из вариантов модели формирования фенотипического разнообразия при существовании популяции в случайной среде. Функциональные связи между генофондом популяции и ее фенотипическим разнообразием в скрытом виде заключены в параметрах популяции, использованных в модели (σ^A , σ^B , Γ_{\max} , d), так как они в той или иной степени определяются генетически. Впоследствии предложенная нами модель может быть соединена с моделями, описывающими связь фенотипического и генетического разнообразия в популяциях при различных условиях среды, и, таким образом, сделан корректный переход к показателям генетического разнообразия популяции.

Основной задачей построения математической модели и проведения на ее основе вычислительного эксперимента являлся качественный анализ влияния уровня фенотипического разнообразия особой изолированной популяции на ее стабильность и эффективность при существовании во внешней среде со случайно меняющимися параметрами.

Введем основные понятия и предположения, необходимые для построения математической модели.

Имеются два множества $S = \{s_i\}$ и $F = \{f_i\}$ ($i = 1, I$), элементы которых поставлены во взаимнооднозначное соответствие. Множество S представляет собой набор значений параметра среды, множество F — выделенный набор фенотипов.

На множестве S задана функция распределения вероятности выбора s -го значения параметра среды

$$P_s = R(s, c^B), \quad (1)$$

удовлетворяющая условиям нормирования:

$$\forall s \in S: R(s, c^R) \geq 0; \sum_{s \in S} R(s, c^R) = 1. \quad (2)$$

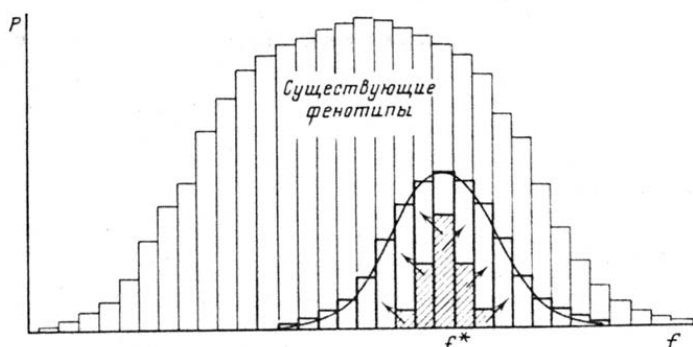


Рис. 1. Распределение существующих, размножающихся и рождающихся фенотипов при реализации значения s^* фактора среды, f — значения фенотипического признака, P — частота фенотипов

В модели рассматривается один параметр среды, который можно интерпретировать как обобщенный параметр, отражающий колебания всех факторов среды, или как какой-либо наиболее важный параметр среды (например, температуру). В каждый момент времени параметр среды принимает новое значение в соответствии с заданным законом распределения вероятностей (1). Дисперсия σ^R распределения $R(s, c^R)$ характеризует степень стабильности среды

Множество F интерпретируется как множество фенотипов. В каждый момент времени число особей популяции равно $N(t)$. Все особи распределены по F фенотипам (фенотипическим классам). Количество особей f фенотипа равно $n(t, f)$, т.е. $N(t) = \sum n(t, f)$.

В качестве основного фенотипического признака использована способность особей размножаться при определенном значении параметра среды. Каждому реализующемуся в момент

времени t элементу s множества S (параметру среды) соответствует свой элемент f множества F (фенотип), для особей которого данные условия среды наиболее благоприятны в процессе размножения. Дискретность множества фенотипов и его ограниченность влияют на точность результатов моделирования. Значительное число фенотипических классов, использованное в модели, соответствует моделированию полигенных признаков, изменчивость которых обычно имеет вид нормального распределения (Новожинов, 1989)

При реализации в момент времени t элемента s^* множества S размножается группа фенотипов вокруг фенотипа f^* (заштрихованные столбики на рис. 1, в наибольшей степени соответствующего реализованным условиям среды. Предположив, что близким (по евклидовой мере) значениям параметра среды соответствуют близкие фенотипы, можно определить долю особей каждого фенотипа, участвующих в размножении при реализации в момент t элемента s^* в виде некоторой функции $A(f, s^*, c^A)$, определенной для всех элементов $s^* \in S$ и удовлетворяющей условиям

$$\forall f \in F, s^* \in S: 0 \leq A(f, s^*, c^A) \leq 1; A(f^*, s^*, c^A) = 1. \quad (3)$$

Второе условие устанавливает связь между реализованным параметром среды s^* и наиболее соответствующим ему фенотипом f^* . Функция $A(f, s^*, c^A)$ определяет долю особей фенотипа f , участвующих в размножении при реализации значения параметра среды, равного s^* . Это распределение можно трактовать двояко, по мере удаления фенотипа f^* либо снижается плодовитость размножающихся особей, либо снижается доля особей, участвующих в размножении. Значение дисперсии распределения размножающихся фенотипов σ^A можно интерпретировать как показатель ширины зоны толерантности отдельных особей в популяции, аналогичный «внутрифенотипическому» компоненту, предложенному Рафгарденом (Roughgarden, 1972).

Таким образом, внешняя среда и фенотипическое разнообразие популяции в модели характеризуются одномерными величинами. Переход к многомерному пространству параметров среды и фенотипических признаков в значительной степени увеличит расход вычислительных ресурсов, однако, по нашему мнению, на данном этапе исследований достаточно слабо отразится на качественном характере полученных результатов. В дальнейшем при создании программных комплексов для моделирования биологических систем разного иерархического уровня переход к многомерным пространствам, возможно, будет необходим.

В модели предполагается, что популяция обладает механизмом поддержания определенного уровня фенотипического разнообразия, который заключается в том, что особи каждого размножающегося в фиксированный момент времени фенотипа воспроизводят потомков различных фенотипов. Потомство каждого размножающегося фенотипа f^* (белые столбики на рис.1) распределяется по фенотипам в соответствии с функцией $B(g, f^*, c^B)$, ($\forall f^* \in F$), определенной на множестве F и удовлетворяющей условиям нормирования, аналогичным (2), те

$$\forall f^*, g \in F: \sum_{g \in F} B(g, f^*, c^B) = 1; B(g, f^*, c^B) \geq 0. \quad (4)$$

Таким образом, значение $B(g, f^*, c^B)$ задает долю особей фенотипа g в потомстве размножающегося фенотипа. Векторы c^R , c^B и c^A в (1)—(4) являются параметрами соответствующих распределений.

Значение дисперсии распределения по фенотипам рождающихся особей σ^B , задаваемое одним из компонентов вектора c^B , является в модели наиболее существенным параметром, влияющим на уровень фенотипического разнообразия, воспроизводимого популяцией на каждом шаге своего развития, что в свою очередь определяет устойчивость и среднюю численность популяции при ее существовании на больших временных интервалах. Это обстоятельство определило при проведении вычислительных экспериментов использование параметра σ^B в качестве одного из аргументов полученных зависимостей

Смертность задается в модели экспоненциальной зависимостью с постоянным коэффициентом смертности d , т.е. количество погибших за время Δt особей определяется как $N(t)d\Delta t$.

Механизм регулирования рождаемости моделируется логистическим законом с коэффициентом размножения $r(t)$, монотонно уменьшающимся с ростом численности популяции:

$$r(t, N) = r_{\max}(1 - N(t) / N_{\max}), \quad (5)$$

Γ_{\max} , N_{\max} — константы, задающие соответственно максимальные значения коэффициента размножения и численности популяции.

Предположим, что размножение особей происходит в дискретные моменты, а воздействие внешней среды остается неизменным между последовательными моментами размножения. Процесс моделирования существования популяции, состоящей из особей разных фенотипов, можно представить следующим образом.

На каждом шаге моделирования ($t = 1, 2, \dots$) с помощью генератора случайных чисел и в соответствии с распределением вероятностей (1) определяется реализованное значение параметра среды s^* . Для полученного элемента s^* рассчитывается в соответствии с распределениями (3), (4) и зависимостью (5) распределение потомков по фенотипам, т.е. величины

$$r(t, N) \sum_{f \in F} A(f, s^*, c^A) B(g, f, c^B) n(t, f) (\forall g \in F).$$

Распределение погибших на t -м шаге особей определяется величинами $n(t, g) d (\forall g \in F)$.

Таким образом, на начало $t+1$ -го шага моделирования распределение общего количества особей по фенотипам определяется выражением

$$n(t+1, g) = n(t, g) + r(t, N) \sum_{f \in F} A(f, s^*, c^A) B(g, f, c^B) n(t, f) - n(t, g) d. \quad (6)$$

Система (6) является основной системой рекуррентных уравнений, определяющей динамику общей численности популяции и распределения особей по фенотипам. Пошаговый анализ уравнений (6) для заданных начальных условий $n(0, g)$ может быть осуществлен в соответствии со схемой метода статистических испытаний.

При проведении вычислительных экспериментов начальное распределение особей по фенотипам задавалось равномерным, а общее начальное число особей неизменным и равным 800. Процесс моделирования состоял из серии статистических испытаний (размер серии 10). Время моделирования 7 (число периодов размножения) в каждом испытании составляло 1000. Статистические оценки общего числа особей и их распределения по фенотипам осуществлялись путем осреднения случайных реализаций по всему времени моделирования.

Общее количество фенотипов и соответствующих дискретизаций параметра среды было выбрано равным 80. Перенумерование элементов множеств S и F позволило абстрагироваться от конкретных значений фенотипического признака и параметра среды и оперировать лишь с номерами элементов. Среднее значение параметра среды было выбрано равным 40. Среднее значение рождающихся фенотипов совпадало с наиболее благоприятным для размножения в данный момент времени. Значения остальных параметров могли варьировать.

Для корректного проведения вычислительного эксперимента и анализа влияния как параметров среды, так и параметров самой популяции на ее устойчивость и эффективность необходимо формализовать эти понятия.

При наличии случайных воздействий и в условиях ограниченности времени проведения вычислительного эксперимента требуются стационарность статистической оценки математического

ожидания величины $N(t)$, т.е. $|N(t_1) - N(t_2)| < \epsilon$, $N(t) > \epsilon$, $\forall t_1, t_2 \in [0, T]$, а также минимальность статистической оценки дисперсии σ^N . На рис. 2 показан пример перехода популяции ($\sigma^A=5,0$, $\Gamma_{\max}=5,0$, $d=0,25$, $\sigma^R=3,0$) от начальных условий к стационарному состоянию. Дисперсия численности популяции, т.е. показатель величины колебаний ее численности, при существовании на больших временных интервалах была использована в качестве критерия стабильности популяции.

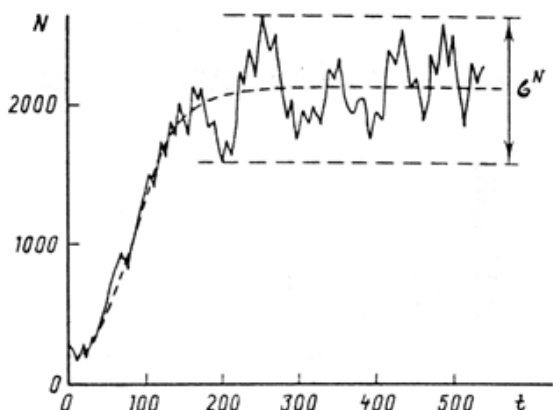
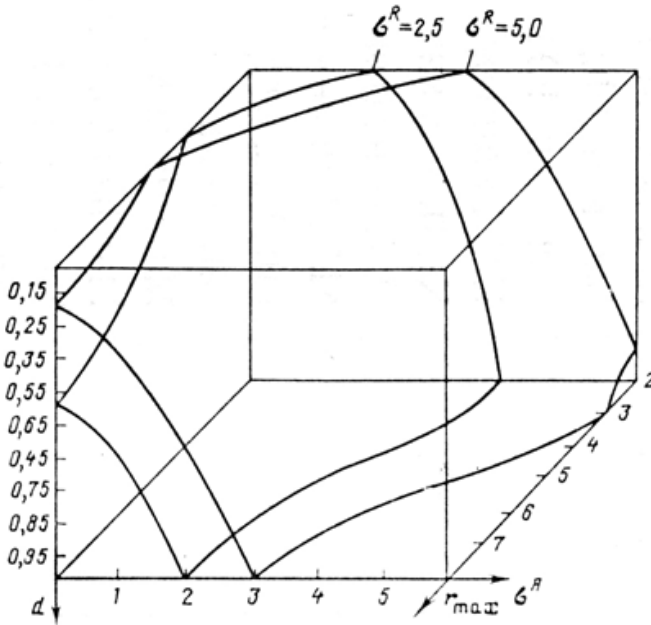


Рис 2. Пример перехода популяции в стационарное состояние. T — время, N — численность популяции

В качестве критерия эффективности популяции использован максимум стационарного значения статистической оценки общей численности популяции (Ханин и др. 1978).

Исследование модели в ходе вычислительного эксперимента позволяет сделать следующие выводы.

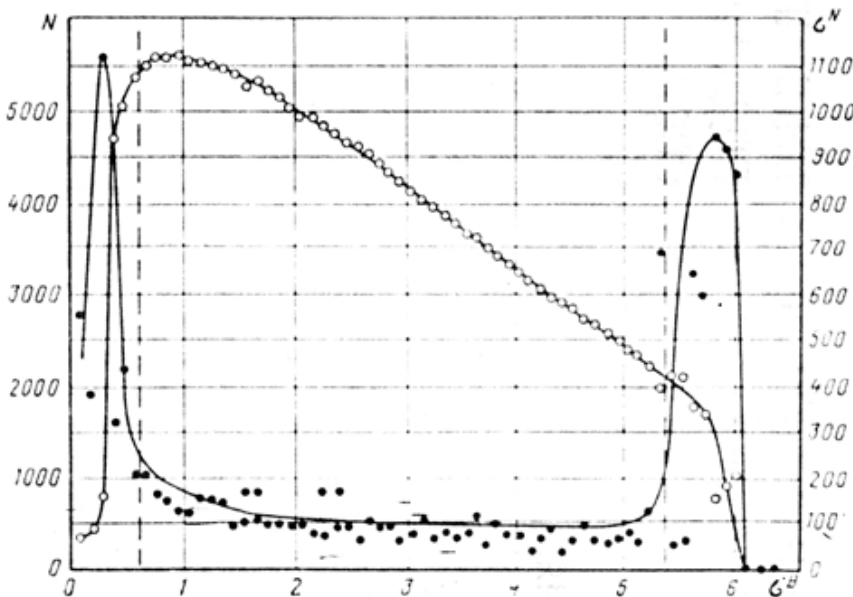
1. Существуют области значений параметров популяции, при которых популяция устойчива в средах с разной степенью нестабильности условий. На рис 3 показаны области устойчивости популяции в пространстве параметров r_{max} , d, σ^A . При росте нестабильности среды область устойчивого существования популяции сокращается за счет состояний с низкими значениями максимального коэффициента размножения и дисперсии размножающихся фенотипов и большими коэффициентами смертности.



устойчивого существования популяции сокращается за счет состояний с низкими значениями максимального коэффициента размножения и дисперсии размножающихся фенотипов и большими коэффициентами смертности.

Рис.3. Границы областей существования популяций в двух средах с разной степенью нестабильности

2. Уровень фенотипического разнообразия, поддерживаемый популяцией на каждом шаге своего развития (моделируется дисперсией распределения рождающихся фенотипов σ^B , оказывает существенное влияние на устойчивость популяции в данной среде. Существует область значений σ^B , при которых популяция устойчива в данной среде. При выходе значений σ^B из этой области как в сторону уменьшения, так и в сторону увеличения популяция становится неустойчивой. На рис. 4 приведены результаты, показывающие зависимость статистической оценки дисперсии общей численности популяции σ^N при стационарных значениях численности для различных значений дисперсии рождающихся фенотипов σ^B (черные точки). Остальные параметры популяции и среды неизменны и равны $\sigma^A=0,1$, $N_{max}=10000$, $r_{max}=5,0$, $d=0,25$, $\sigma^R=2,5$. Данная зависимость характеризуется ярко выраженной зоной малых значений дисперсии численности популяции, что по введённому определению



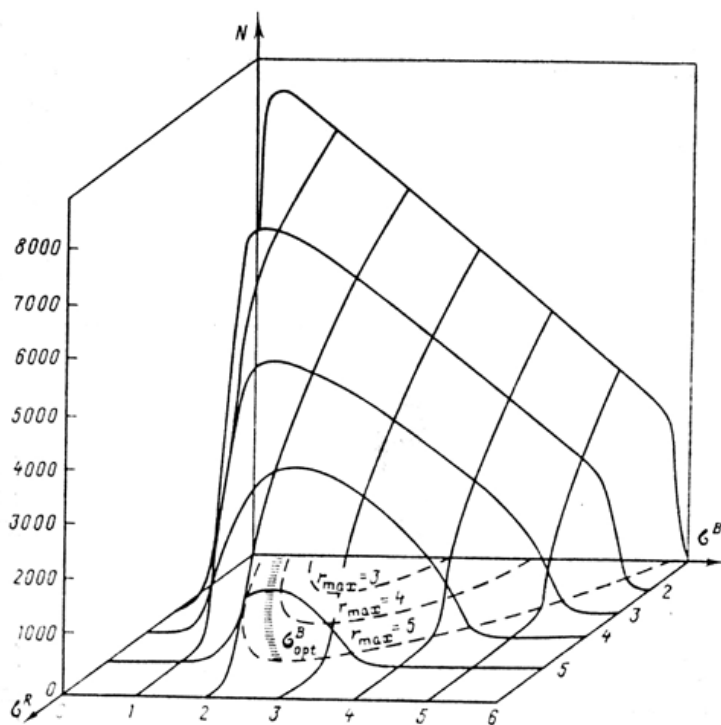
определению стабильности соответствует зоне устойчивого существования популяции. Размер этой зоны показан на рис. 4 пунктирными линиями.

Рис 4. По оси ординат (слева) — зависимость средней численности популяции (белые точки), справа — дисперсии численности популяции (черные точки) от уровня фенотипического разнообразия потомков при ее существовании в определенной среде

Причины утраты популяций устойчивости при снижении значений σ^B очевидны: при малых значениях дисперсии рождающихся фенотипов уменьшается вероятность реализации условий среды, благоприятных хотя бы для одного фенотипа. Утрата устойчивости при росте σ^B объясняется тем, что при чрезмерно больших значениях дисперсии распределения рождающихся фенотипов в каждый фенотипический класс попадает слишком мало особей, из-за чего вероятность вымирания популяции увеличивается.

Существование границы устойчивости популяции при снижении разнообразия внутри популяции согласуется с общепринятыми сегодня представлениями в области природоохранных аспектов популяционной генетики (Frankel, Soule, 1981; Сулей, 1983; Ланде, Бэрроуклаф, 1989; Франклин, 1983, и др.) Вывод о наличии такой границы при увеличении уровня разнообразия менее очевиден.

3. Изменения уровня стабильности среды σ^R , а также параметров самой популяции приводят к трансформации зоны устойчивости популяции. На рис. 5 показаны границы зон устойчивости (пунктирные линии) в пространстве (σ^B, σ^R)



в зависимости от максимального коэффициента размножения Γ_{\max} . Как видно из приведенных результатов, увеличение значения σ^R , соответствующее уменьшению стабильности среды, уменьшает размер зоны устойчивости, увеличение Γ_{\max} расширяет зону устойчивости.

Рис.5. Изменение характера зависимости средней численности популяции N от уровня фенотипического разнообразия потомков σ^B , а также изменение оптимального значения уровня фенотипического разнообразия потомков σ^{B*} при изменении степени нестабильности среды σ^R .

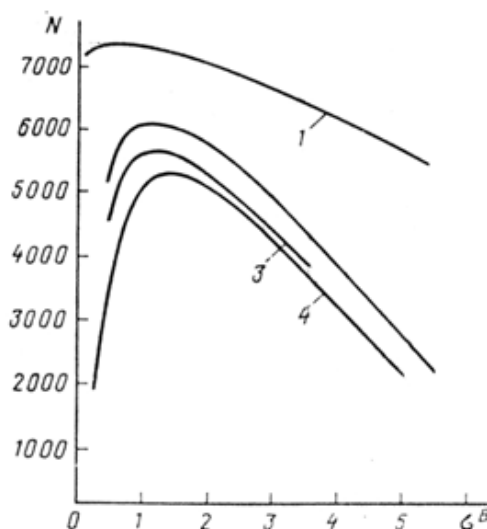
4. Зависимость средней численности популяции от значения дисперсии распределения рождающихся фенотипов σ^B имеет максимум, т.е. существует оптимальный по критерию максимальной численности популяции уровень разнообразия возникающих в ней фенотипов σ^{B*} . На рис. 4 (белые точки) показаны результаты моделирования для различных значений σ^B при определенных выше значениях остальных параметров модели. При одних и тех же условиях популяция может выбрать такое значение σ^B , при котором она достигает максимальной численности. Как снижение, так и увеличение σ^B ведет к снижению средней численности популяции.

Оптимальные значения σ^B находятся вблизи от минимальных значений этого параметра, обеспечивающих устойчивость популяции. Если предположить, что природные популяции имеют уровень фенотипического разнообразия, близкий к оптимальному, то данный вывод подчеркивает особую опасность снижения внутривидового разнообразия. Даже незначительное снижение по тем или иным причинам уровня фенотипического разнообразия, воспроизводимого популяцией, может привести к утрате ее стабильности в данной среде.

5. Увеличение нестабильности среды (σ^R) ведет к уменьшению величины максимальной численности, которую может поддерживать популяция, и к росту оптимального значения уровня фенотипического разнообразия, воспроизводимого популяцией (σ^{B*}). Для достижения максимальной численности в менее стабильной среде популяция вынуждена производить более разнообразное потомство. Одновременно снижается сама максимальная численность, которую популяция может поддерживать в данной среде. На рис. 5 показаны обобщенный вид зависимости $N(\sigma^B, \sigma^R)$ и след движения оптимального значения σ^{B*} при изменении величины σ^R .

6. К аналогичным изменениям характера зависимости численности популяции и ее устойчивости от уровня фенотипического разнообразия потомков приводят увеличение коэффициента смертности (кривые 1 и 4 на рис 6), снижение максимального коэффициента размножения (кривые 1 и 3) и снижение дисперсии распределения размножающихся и каждый момент времени фенотипов (кривые 2 и 4). Таким образом, увеличение неустойчивости среды может быть компенсировано либо снижением коэффициента смертности, либо ростом максимального коэффициента размножения (или изменением функции саморегуляции численности популяции), либо ростом дисперсии распределения размножающихся фенотипов, который интерпретируется как ширина зоны толерантности особей к колебаниям факторов среды. Это свойство модели может служить основой для сопоставления различных адаптивных стратегий популяций в одной и той же среде.

Рис 6 Зависимость средней численности популяции (N) от уровня фенотипического разнообразия потомков при различных параметрах популяции и среды (объяснения в тексте) (1- $r_{\max} = 5,0, d = 0,15, \sigma^A = 0,1$; 2- $r_{\max} = 5,0, d = 0,25, \sigma^A = 0,4$; 3- $r_{\max} = 3,0, d = 0,15, \alpha^A = 0,1$; 4- $r_{\max} = 5,0, d = 0,25, \sigma^A = 0,1$)



Вывод о наличии оптимального уровня внутривидового разнообразия соответствует теоретическим представлениям об оптимальном генетическом разнообразии в популяциях и эмпирически выявленным для некоторых видов закономерности соответствия генетического разнообразия и приспособленности особей (Алтухов, 1989). Полученная при исследовании модели картина роста оптимальных значений воспроизводимого популяцией фенотипического разнообразия при увеличении неустойчивости среды качественно подтверждает положение концепции стабилизирующего отбора о расширении нормы реакции в флуктуирующих условиях среды (Северцов, 1981)

Полученный нами вывод о наличии оптимального уровня фенотипического разнообразия, поддерживаемого популяцией, качественно совпадает с результатами, полученными Рафгарденом (Roughgarden, 1972) при исследовании модели фенотипического разнообразия в популяции с точки зрения теории конкуренции и экологических ниш. Для двуполой популяции Рафгарденом получена аналогичная зависимость численности популяции от дисперсии распределения потомков по фенотипам. Использование автором коэффициентов конкуренции между фенотипами, по нашему мнению, не оказывает качественного влияния на данный результат и не является препятствием для сравнения моделей. Основной фенотипический признак в модели Рафгардена — способность особей питаться жертвами разного размера. Среда характеризуется функцией распределения ресурсов вдоль оси их размеров. Автор интерпретирует это распределение как различную емкость среды для особей разных фенотипов. На наш взгляд, в данном случае возможна и другая интерпретация — через разную частоту участков с разными условиями в пространственно гетерогенной среде. Таким образом, сопоставление результатов анализа двух моделей дает основания для вывода о наличии оптимального уровня воспроизводимого популяцией фенотипического разнообразия в отношении различных параметров разнообразия среды разнообразия ресурсов, временной неустойчивости и пространственной гетерогенности.

Таким образом, построение математической модели и проведение на ее основе вычислительных, экспериментов позволили выявить качественные закономерности влияния уровня фенотипического разнообразия, воспроизводимого популяцией, на ее стабильность и эффективность при

существовании в среде со случайно меняющимися параметрами. Это дает основания для использования разработанной нами модели при построении более сложных иерархических программных комплексов, отражающих проблему биоразнообразия на уровне сообществ и экосистем с учетом процессов на популяционном уровне

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аброров Н.С., Боголюбов А.Г.* Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. Новосибирск: Наука, 1988. 333 с.
- Алещенко Г.М., Бельчанский Г.Н., Букварева Е.Н. Использование вычислительного эксперимента при изучении проблемы биоразнообразия на популяционном уровне // ДАН СССР. Информатика. 1991. Т. 316. №3.
- Алтухов Ю.П.* Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1989. 328 с.
- Ланде Р., Бэрроуклаф Д.Ф.* Эффективная численность популяции, генетическая изменчивость и их использование для управления популяциями // Жизнеспособность популяций Природоохранные аспекты М.: Мир, 1989. С. 117—157.
- Левонтин Р.* Адаптация // Эволюция М.: Мир, 1983 С. 241—263
- Новоженков Ю.И.* Полиморфизм и микроэволюция // Онтогенез, эволюция, биосфера. М.: Наука, 1989 С.144—156.
- Свирижев Ю. М., Пасеков В. П.* Основы математической генетики. М.: Наука, 1982. 511 с
- Северцов А.С.* Введение в теорию эволюции М.: Изд-во МГУ. 1981. 318с.
- Северцов А.С.* Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Проблемы микроэволюции М.: Наука, 1988. С. 37—38
- Сергиевский С.О.* Полиморфизм как универсальная адаптивная стратегия популяций // Тр ЗИН 1987 Т. 160 С 41—58
- Сергиевский С.О.* Генетический полиморфизм и адаптивные стратегии популяций // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С.190—201.
- Сулей М.Э.* Пороги для выживания: поддержание приспособленности и эволюционного потенциала // Биология охраны природы. М.: Мир. 1983. С. 177—197.
- Франклин Ян Р.* Эволюционные изменения в небольших популяциях // Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. С. 160 —176
- Ханин М.А., Дорфман Н.Л., Бухаров И.Б., Левадный В.Г.* Экстремальные принципы в биологии и физиологии. М.: Наука. 1978. 256 с.
- Шишкин М.А.* Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоэкологические кризисы. М.: Наука. 1987. С. 76 — 124.
- Шмальгаузен И. И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. Избр. Труды. М.: Наука, 1983. 360с.
- Frankel O.H., Soule M.M.* Conservation and evolution. L.; N.Y.: Cambridge Univ. Press, 1981. 327p.
- Lugo A.E.* Estimating reductions in the diversity of tropical forest species // Biodiversity. Wash.: Nat.Acad.Press, 1986. P.58—70.
- Roughgarden J.* Evolution of niche width // American Naturalist. 1972. V. 106. N 952. P.683-718.
- Wilson E.O.* The current state of biological diversity // Biodiversity. Wash.: Nat. Acad. Press, 1988. P.3—15.