

УДК 591.5+519.8

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА ДИКОГО СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ (*RANGIFER TARANDUS* L.) НА ПОЛУОСТРОВЕ ТАЙМЫР. ИМИТАЦИОННАЯ МОДЕЛЬ

© 2013 г. Н. В. Малыгина*, К. В. Маклаков**, Ф. В. Кряжимский**

* Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина
620002 Екатеринбург, ул. Мира, 19
e-mail: adelaviza@gmail.com

** Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
e-mail: fyk@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 10.01.2013 г.

Для определения периода и амплитуды естественных циклов численности дикого северного оленя на полуострове Таймыр, а также выявления роли фактора промыслового изъятия животных построена имитационная модель, основанная на собственных и литературных данных. Результаты модельных экспериментов свидетельствуют о том, что в конце XX в. промысел вызвал сглаживание циклов, а неконтролируемое с учетом естественных факторов популяционной регуляции изъятие части популяции должно приводить к удержанию средней многолетней численности на уровне, меньшем потенциально возможного при естественной динамике, что имеет негативные экологические и экономические последствия.

Ключевые слова: имитационное моделирование, популяционная демография, дикий северный олень, циклы численности, роль эксплуатации.

DOI: 10.7868/S0367059713050090

Изучение механизмов, управляющих динамикой численности животных, — одна из центральных проблем современной популяционной экологии (Пианка, 1981; Одум, 1986). Вопросы динамики численности домашних и диких северных оленей в Циркумполярном регионе привлекают все большее внимание. Например, на Ямале домашний северный олень является одним из главных факторов, влияющих на состояние природных систем и растительных ресурсов (Кряжимский и др., 2010). Ситуация с диким северным оленем отличается тем, что человек не стимулирует рост его численности, хотя попытки ее регулирования имели место (Малыгина, 2005).

В связи с наблюдаемым в последние десятилетия ростом поголовья дикого северного оленя на полуострове Таймыр возникает ряд задач, важных как с практической стороны, так и с научной. Прежде всего, это вопросы о факторах, ограничивающих рост численности, и о том, как долго и до каких пределов он может продолжаться, а также пострадают ли тундровые экосистемы от стремительного увеличения численности диких оленей. Соответственно нужен поиск обоснованного от-

вета на вопросы о том, необходимо ли управлять популяцией диких оленей путем регулирования численности с помощью изъятия части поголовья (этот путь имеет, кроме всего прочего, и экономическую составляющую), а если это необходимо, то каким образом он должен осуществляться? Подобные вопросы связаны с фундаментальными представлениями о естественных регуляторных механизмах популяционной динамики.

Устойчивость динамических режимов популяций консументов, т.е. стремление к стабильному режиму, который часто имеет циклический характер и соответственно циклическую, но стабильную в многолетнем плане нагрузку на низшие трофические уровни, во многом определяется соотношением разных половозрастных групп. Это одна из основ современной популяционной демографии (Коли, 1979; Шварц, 1980). В настоящей работе мы попытались проверить гипотезу о том, что динамика популяции дикого северного оленя на Таймыре должна следовать динамическому устойчивому режиму, имеющему циклический характер благодаря естественным регуляторным механизмам. В качестве основного ин-

Демографические данные по материалам локальных полевых учетов (река Хета-Боярка) и по: Павлов и др., 1985

| Возраст, лет | Год | | Средняя выживаемость, l_x | Яловость, % от общего числа самок | Соотношение полов | | Рождаемость, m_x | Новорожденных в 1991 г. | $l_x m_x e^{-rx}$ |
|--------------|------|------|-----------------------------|-----------------------------------|-------------------|-------|--------------------|-------------------------|-------------------|
| | 1990 | 1991 | | | самцы | самки | | | |
| 0 | 146 | 214 | 1 | 100 | 1 | 2.6 | 0.00 | 0 | 0 |
| 1 | 80 | 101 | 0.51 | 100 | 1 | 2.7 | 0.00 | 0 | 0 |
| 2 | 109 | 123 | 0.66 | 100 | 1 | 2 | 0.00 | 0 | 0 |
| 3 | 97 | 135 | 0.65 | 53.7 | 1 | 1.4 | 0.31 | 38.00 | 0.178 |
| 4 | 95 | 116 | 0.60 | 17.5 | 1 | 1.5 | 0.48 | 64.97 | 0.254 |
| 5 | 62 | 93 | 0.43 | 17.5 | 1 | 1.3 | 0.50 | 57.42 | 0.225 |
| 6 | 37 | 63 | 0.27 | 17.5 | 1 | 1.3 | 0.47 | 43.37 | 0.143 |
| 7 | 22 | 44 | 0.18 | 17.5 | 1 | 1.6 | 0.47 | 29.38 | 0.085 |
| 8 | 15 | 26 | 0.11 | 17.5 | 1 | 1.2 | 0.51 | 22.34 | 0.056 |
| 9 | 10 | 12 | 0.06 | 32.4 | 1 | 3 | 0.37 | 9.59 | 0.024 |
| 10 | 7 | 7 | 0.04 | 32.4 | 1.3 | 1 | 0.51 | 6.08 | 0.017 |
| 11 | 3 | 3 | 0.02 | 32.4 | 1 | 2 | 0.29 | 2.06 | 0.006 |
| 12 | 0 | 2 | 0.00 | 32.4 | 0 | 2 | 0.45 | 1.35 | 0.004 |
| 13 | 1 | 2 | 0.01 | 32.4 | 0 | 2 | 0.68 | 1.35 | 0.001 |
| 14 | 1 | 1 | 0.01 | 32.4 | 1 | 0 | 0.68 | 1.35 | 0.002 |
| 15 | 1 | 1 | 0.01 | 32.4 | 0 | 1 | 0.68 | 0.68 | 0.002 |
| 16 | 0 | 1 | 0.00 | 32.4 | 0 | 1 | 0.68 | 0.68 | 0.001 |
| Σ | 686 | 944 | | | | | | 278.57 | 1 |

струмента системного анализа применяли имитационное (компьютерное) моделирование. Описание динамики численности оленей было основано на канонической модели Ферхюльста-Перла (логистический рост) с учетом запаздывания (логистическая дифференциальная модель с запаздыванием), а также на построении матриц Лесли по данным демографических таблиц. Параметры модели определяли на основании собственных и литературных данных, а также экспертных оценок, а реализация модели проводилась в лицензированной среде имитационного моделирования AnyLogic University 6.0.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования – население дикого северного оленя (*Rangifer tarandus* L.) в пределах полуострова Таймыр (не исключено, что это – часть “метапопуляции”, которая имеет более широкое распространение, но этот вопрос требует более углубленного изучения). Материалы наземных и аэровизуальных наблюдений дали возможность оценить сезонную динамику и структуру перемещающихся группировок оленей. Возраст животных из промысловых выборок определяли по слоистым структурам резцов (Клевезаль, Клейнберг, 1967; Клевезаль, 2007). Краниологический материал отбирали на пунктах промыслового отстрела на водных переправах (р. Хета-Боярка)

ка) и в коралях (р. Хета-ручей Амакай) – Восточный Таймыр. Для дальнейшей дифференциации животных по полу головы отстрелянных самцов помечали красной краской. Отстрел дикого северного оленя на водных переправах начинается в конце первой декады августа, обычно пик его приходится на 25 августа–7 сентября. Наземный отстрел (в коралях) проводится в первой декаде октября; обычно его пик приходится на 10–20 октября. Лабораторный анализ проводился в НИИСХ Крайнего Севера (г. Норильск).

ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ И ЕЕ ОБОСНОВАНИЕ

Как было уже отмечено, для моделирования общей динамики численности населения дикого северного оленя на полуострове Таймыр применяли модель логистического роста с запаздыванием (Maу, 1976), которая требует выбора минимума (всего трех) параметров: скорости роста (r), емкости среды (K) и времени запаздывания популяции в реагировании на изменения своей плотности (популяционной инерции τ).

Логистическое уравнение Ферхюльста-Перла предполагает существование предельного значения численности, называемого (в канонической терминологии) емкостью среды K . Логисти-

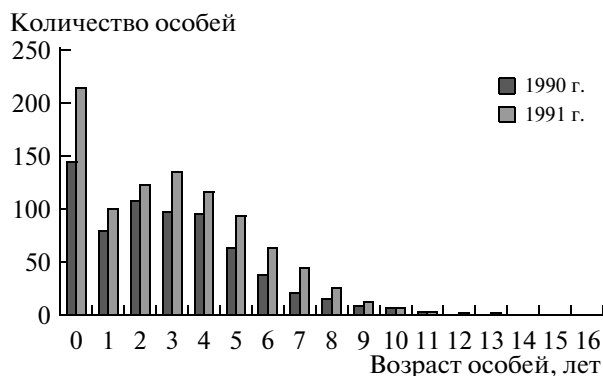


Рис. 1. Распределение возрастной структуры оленей в 1990 и 1991 гг.

ческое уравнение с запаздыванием в дифференциальной форме выглядит следующим образом:

$$\frac{dN}{dt} = N_t r \left(1 - \frac{N_{t-\tau}}{K} \right),$$

где t – модельное время, τ – время запаздывания (временной лаг), N_t – численность популяции в момент времени t .

В живой природе, особенно в высоких широтах, подверженной регулярным сезонным сменам условий среды (например, северные олени размножаются один раз в году, как и многие другие долгоживущие млекопитающие), более адекватной является дискретная форма выражения роста популяции, т.е. годовой прирост соответствует экспоненте мальтузианского параметра $\lambda = e^r$. Так как фактор сезонности не играет существенной роли в демографическом поведении популяции, а полевые данные строго распределены по годам, то имитационное моделирование проводилось в дискретной форме: один шаг модели – один год.

ОЦЕНКА ПАРАМЕТРОВ ТАЙМЫРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ДИКОГО СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ

В модели применялись параметры, значения которые получали на основании эмпирического материала без попыток их подбора под наблюдаемую динамику численности.

Чтобы определить мгновенную удельную скорость роста популяции (r), по характеристикам разных возрастов составляли демографическую таблицу (Коли, 1979). Вычисления проведены на основании данных по возрастной структуре в 1990 и 1991 гг. и рождаемости с учетом материалов по яловости и соотношению полов, поэтому в таблицу включены и эти колонки. Данные получены при полевых учетах на точках отстрела и не нуждаются в сглаживании и статистической обработке для дальнейшей подстановки в стандарт-

ное уравнение Эйлера-Лотки. При этом показатель скорости роста R в крайней правой колонке выбирается с учетом действия плотностно-зависимого фактора (насыщения емкости среды), предположительно кормового, т.е. $R = r \left(1 - \frac{N}{K} \right)$.

Судя по общему увеличению численности оленей на следующий год и большим значениям выживаемости в наиболее репродуктивных возрастах, происходит не только рост численности популяции, но и переселение оленей из других частей ареала (рис. 1). По различным материалам (Malygina, 1997; Малыгина, 1998, 2002, 2005, 2010), в эти годы (фаза роста численности) наблюдался активный миграционный поток, основное направление которого шло с северо-запада на юго-восток Таймыра.

Учитывая не только сезонные, но и многолетние миграции оленей по всему полуострову (Мичурин, 1965; Геллер, 1975; Сыроечковский, 1986; Malygina, 1997; Малыгина, 1998, 2002, 2005, 2010), мы в первом приближении рассматривали популяцию диких оленей всего Таймыра как замкнутую систему. По экспертным оценкам принят показатель емкости среды $K = 800$ тыс. голов (Мичурин, 1965; Геллер, 1975; Колпашников и др., 1983).

Вычисление мальтузианского параметра (мгновенной скорости роста) для популяции дикого северного оленя на Таймыре проводилось в соответствии с основным демографическим уравнением Эйлера-Лотки (Коли, 1979). Подбор параметра R рекуррентным методом (Stearns, 1992) в уравнении $\sum_{x=0} l_x m_x e^{-R_x} = 1$ по данным демографической таблицы дал значение $R = 0.068$. Так как

мгновенная скорость роста популяции R , определенная для 1990–1991 гг., зависит от степени насыщенности емкости среды $R = r \left(1 - \frac{N}{K} \right)$, а численность таймырской популяции на тот момент оценивается примерно в 600 тыс. голов (см. рис. 4), т.е. в $\frac{3}{4}$ насыщенности ($N = 600\,000$, $K = 800\,000$), то мальтузианский параметр r для логистической модели, не зависящий от емкости среды, оценивается как $r = 0.27$. Приведение значения этого параметра из дифференциальной формы в дискретную дает значение коэффициента ежегодного увеличения $\lambda = e^r = 1.32$.

В экологическом моделировании время запаздывания τ может трактоваться по-разному. Одна трактовка указывает на параметр τ как на среднее время созревания особей в популяции и их вступления в размножение (May, 1975), другая – как на среднюю продолжительность жизни особей (Капица, 1999). Мы придерживались первой трактовки, и время запаздывания популяционного роста от численности τ было оценено в 5.33 года

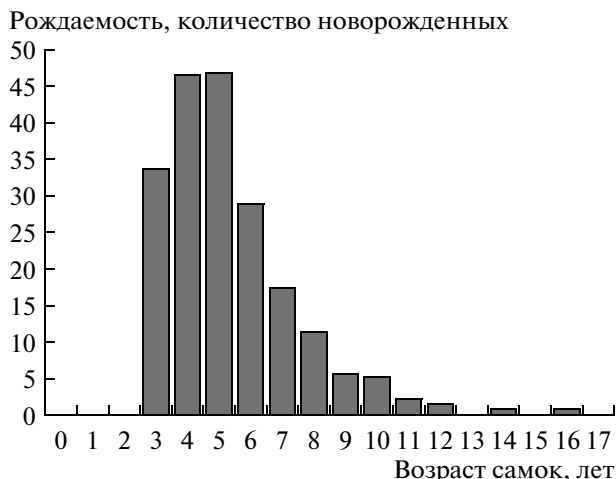


Рис. 2. Распределение абсолютных значений рождаемости (количество неяловых самок) по возрастам в возрастной структуре самок в 1990 г., построенное на основании демографической таблицы.

(величина, близкая к среднему возрасту самок, участвующих в репродукции) (рис. 2).

ИМИТАЦИОННЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Асимптотические свойства (сходимость к стационарному состоянию) решений исходного нелинейного уравнения были доказаны с помощью теорем Какутани и Маркуса (Свирижев, Логофет, 1978). В частности, при значениях $1/e < r\tau < 37/24$ в популяции всегда существуют колебания численности, но при отсутствии внешних возмущений эти колебания затухают; при $r\tau < 1/e$ поведение системы с запаздыванием не отличается от

поведения системы без запаздывания; при $r\tau > \pi/2$ в популяции не существует устойчивого равновесия (хаотический режим). При эмпирически полученных нами значениях $r\tau = 0.27 \times 5.33 \approx 1.45$ должны наблюдаться затухающие колебания.

Имитация модели при выбранных значениях параметров показывает ожидаемую (“естественную”) динамику численности диких северных оленей в виде 23-летних затухающих циклов (рис. 3), период которых примерно соответствует значению 4τ , что следует из построений Роберта Мэя (May, 1976). При этом модельный эксперимент с начальной численностью в 570 тыс. голов в 1989 г. практически соответствует данным по наблюдаемой в дальнейшем динамике численности на Таймыре. В то же время эксперимент с начальной численностью в 110 тыс. голов в 1959 г. (Андреев, 1961) дает цикл со значительной амплитудой (до 1.4 млн. голов), которого в действительности на Таймыре не наблюдалось (по данным учета НИИСХ Крайнего Севера и Международного центра по оленеводству, SARMA; рис. 4). Разрывы в данных по времени связаны с нерегулярностью учетов в 1990-е и 2000-е годы в связи со сложностью политико-экономической ситуации.

Проведенные при заданных параметрах эксперименты отражают наблюдаемую и потенциально возможную циклическую динамику популяции дикого северного оленя на Таймыре, что говорит в пользу выбранной модели и ее предположений. Методически сходная работа (Messier et al., 1988) по многолетней динамике сопоставимой популяции карibu на полуострове Лабрадор дает такой же результат относительно скорости роста — $r = 0.07$, когда рассматривается логистическая модель динамики с запаздыванием. К сожалению



Рис. 3. Имитация динамики численности оленей на Таймыре при разных начальных условиях. Начальная численность: 1 — с 1959 г.; 2 — с 1989 г.; 3 — емкость среды на Таймыре.

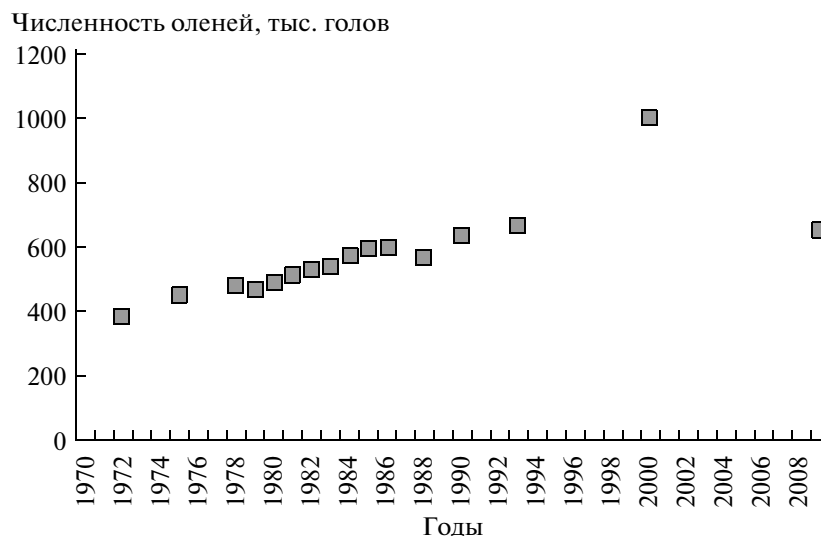


Рис. 4. Динамика численности оленей на Таймыре по данным International Centre for Reindeer Husbandry, CARMA (Circum Arctic Rangifer Monitoring and Assessment) Network.

нию, авторы этой работы при подборе параметров исходили из простой экспоненциальной модели роста популяции ($r = 0.11$), что противоречило их же предположению о кормовой регуляции численности. При попытке применить логистическую

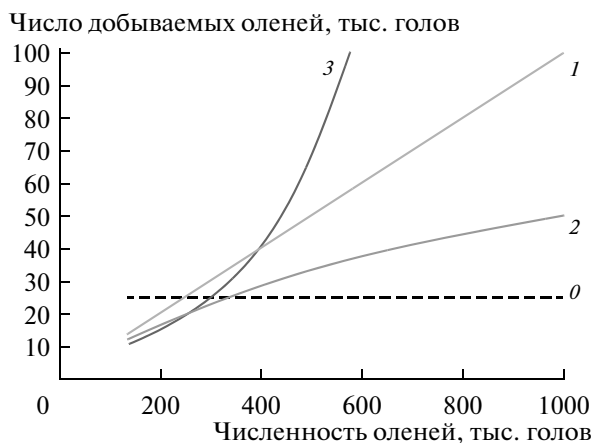


Рис. 5. Различные типы промыслового отклика (количество добываемых особей) на численность оленей в терминах принятого в экологии понятия функциональных реакций хищника на жертву (Solomon, 1949; Holling, 1963), используемые в модельных экспериментах.

Функциональная реакция: 0 – постоянная нагрузка, независимая от численности оленей (“жесткая промысловая квота”); 1 – первый тип функциональной реакции: промысловая нагрузка пропорциональна плотности ресурса; 2 – второй тип характерен для монофагов: удельная промысловая смертность уменьшается с ростом численности; 3 – третий тип, характерный для полифагов: промысловая смертность с увеличением численности оленей должна сначала увеличиваться, а затем уменьшаться.

модель в качестве времени запаздывания было взято время восстановления растительности ($\tau = 20$ лет) вместо репродуктивного запаздывания самих оленей, емкость среды не рассматривалась. Все это не могло объяснить 100-кратный рост численности карibu за 30 лет (от 4700 до 472 200 с 1954 по 1984 г.) и привело к нереальной циклической динамике численности при симуляции модели с запаздыванием.

Однако в нашем случае сравнение ожидаемых и реальных данных показывает отсутствие циклической динамики роста населения оленей за последние десятилетия XX в. вместо обоснованно ожидаемого согласно модели всплеска численности. Это может быть связано с тем, что в контрольной имитации не учитывался фактор практиковавшегося тогда интенсивного и нерегулируемого отстрела оленей, который, вероятно, перестал действовать на рубеже 1980-х и 1990-х годов.

Модельные эксперименты с разным характером промысловой нагрузки (отстрелом) (рис. 5) показали, что наблюдаемое до 1988 г. отсутствие циклической динамики возможно только при линейной и ускоренной (экспоненциальной в модели) зависимости промысловой смертности от численности оленей (функциональные ответы первого и третьего типа соответственно) (рис. 6).

Так как о человеке как хищнике, организующем добычу оленей в промышленных масштабах, нельзя сказать, что он полифаг, переключающийся с других видов добычи на оленей с ростом их численности, то функциональный ответ третьего типа маловероятен. Скорее всего, имеет место функциональный ответ первого типа, еще ближе отражающий наблюдаемую динамику численности оленей. Такая линейная зависимость харак-

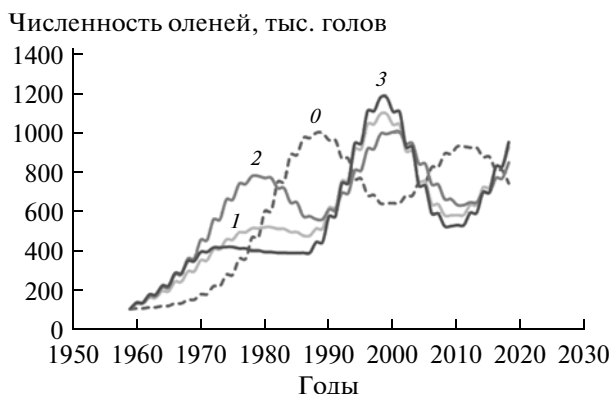


Рис. 6. Моделируемая динамика численности диких северных оленей на полуострове Таймыр при различных типах промысловой нагрузки, условно действовавшей до 1988 г. 0–3 — см. на рис. 5.

терна для пассивных потребителей кормового ресурса, например травоядных: северных оленей, питающихся лишайниками (White et al., 1981), леммингов, питающихся в пушице-осоковых сообществах (Batzli et al., 1981), или дафний, процеживающих взвесь с дрожжевыми клетками (по: Rigler, 1961), т.е. для консументов, не занимающихся активным (энергетически затратным) поиском и переработкой добычи.

Имитационные эксперименты, в которых в качестве внешней (управляющей) переменной выступал характер промысловой нагрузки (отстрела), показали, что наблюдаемое до начала 1990-х годов отсутствие циклической динамики было возможно только при линейной зависимости промысловой смертности от численности оленей (функциональный ответ первого типа). Подобная зависимость означает, что практика отстрела оленей на переправах во время миграций (а скорее всего, и наземный отстрел) не имеет естественных ограничений, а интенсивность добычи (наклон линейной зависимости) зависит только от человека. Обратной связи между численностью оленей и долей добываемых животных не просматривается, т.е. промысел в действительности не саморегулируется. Такой тип отстрела искажает естественную циклическую (но в целом стабильную) динамику и должен удерживать численность популяции на некотором уровне, который не является оптимальным. Судя по имеющимся данным, наблюдавшийся до 1991 г. постоянный неизбирательный отстрел оленей можно оценить в величину около 10%. Его дальнейшее продолжение стабилизировало бы среднесуточную численность оленей на полуострове Таймыр на уровне около 450 тыс. — почти вдвое ниже потенциально возможной емкости полуострова (с некоторым сохранением признаков цикличности).

Таким образом, популяционная группировка диких северных оленей на Таймыре представляет собой метастабильную систему, обладающую механизмами саморегуляции. Неизбирательное и не зависящее от плотности изъятие должно существенно исказить естественную популяционную динамику, а систематическая практика подобных отстрелов — переводить динамический режим изменений численности на более низкий по отношению к естественному уровень, что может иметь как экологические, так и экономические негативные последствия: в первом случае — это нарушение естественной гармонии в хрупких северных экосистемах, а во втором — иррациональная эксплуатация биологических ресурсов, т.е. упущенная возможность получения потенциального экономического выигрыша.

Принимая во внимание то, что запас кормовых растительных ресурсов зависит от численности эксплуатирующих его консументов, он тоже может быть подвержен изменениям. Связь интенсивности миграционных потоков с состоянием растительного покрова нуждается в дальнейшем рассмотрении. Циклическая динамика численности оленей, которая теоретически должна носить характер затухающих колебаний, возможна только при постоянном уровне кормовых запасов, что маловероятно в реальности.

Авторы выражают благодарность за помощь в проведении исследований сотрудникам НИИСХ КС (г. Норильск), и особенно Н.Ф. Арсентьевой, за существенный вклад в обработку первичных данных. Работа была поддержана РФФИ (грант № 11-04-01153-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В.Н. Определение численности северных оленей и путей миграций с помощью аэрометодов // Зоол. журн. 1961. Т. 40. Вып. 1. С. 16.

Геллер М.М. Миграции и сезонное размещение диких северных оленей Таймырской популяции // Дикий северный олень в СССР. М.: Наука, 1975. С. 80—87.

Капица С.П. Общая теория роста человечества. М.: Наука, 1999. 190 с.

Клевезаль Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2007. 283 с.

Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967. 142 с.

Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.

Колтащиков Л.А., Куксов В.А., Павлов Б.М. Экологическое обоснование предельной численности Таймырской популяции диких северных оленей // Экология и рациональное использование наземных позвоночных Севера Средней Сибири. Новосибирск, 1983. С. 3—14.

- Кряжмский Ф.В., Маклаков К.В., Морозова Л.М., Эктова С.М. Экологическое моделирование тундровых экосистем Ямала: традиционное природопользование как фактор их неустойчивости // Докл. РАН. 2010. Т. 434. № 6. С. 842–845.
- Малыгина Н.В. Некоторые особенности миграционного хода диких северных оленей на восточном и центральном Таймыре (Государственный заповедник “Таймырский” и сопредельные территории) // Охрана природы Арктики: Тез. докл. междунар. симпозиума памяти В. Баренца. М.: РАН ИИ культурного и природного населения Минприроды РФ и РАН, 1998. С. 157.
- Малыгина Н.В. Пространственное распределение и миграции дикого северного оленя на Восточном Таймыре // Экологические проблемы горных территорий: Мат-лы междунар. научн. конф. Екатеринбург: Изд-во “Академкнига”, 2002. С. 189–193.
- Малыгина Н.В. Объект охоты: дикий северный олень (*Rangifer tarandus* L.) Восточного Таймыра. Екатеринбург: Банк культурной информации, 2005. 112 с.
- Малыгина Н.В. Дикий северный олень (*Rangifer tarandus* L.) Восточного Таймыра: особенности пространственного размещения // Известия Иркутского гос. ун.-та Серия “Биология. Экология”. Иркутск, 2010. № 3. С. 183–190.
- Мичурин Л.Н. Дикий северный олень Таймырского полуострова и рациональное использование его запасов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВСХИЗО, 1965. 18 с.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 353 с.
- Сыроечковский Е.Е. Северный олень. М: Агропромиздат, 1986. С. 42–43.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 187 с.
- Batzli G.O., Jung H.G., Guntenspergen G. Nutritional ecology of microtine rodents: linear forage-rate curves for brown lemmings // *Oikos*. 1981. № 37. P. 112–116.
- Holling C.S. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation // *Mem. Entomol. Soc. Canada*. 1966. № 45. 60 p.
- Malygina N.V. Le migrazione di renne nel Taimir centrale e orientale // *Alto Serie IV. V. LXXIC. Anno CVX*. 1997. P. 111–117.
- May R.M. Biological populations obeying difference equations: stable points, cycles, and chaos // *J. Theor. Biol.* 1975. V. 51. № 2. P. 511–524.
- May R.M. Simple mathematical models with very complicated dynamics // *Nature*. 1976. V. 261. P. 459–467. Doi: 10.1038/261459a0.
- Messier F., Huot J., Le Henaff D., Luttich S. Demography of the George River caribou herd: evidence of population regulation by forage exploitation and range expansion // *Arctic*. 1988. V. 41. № 4. P. 279–287.
- Rigler F.H. The relation between concentration of food and feeding rate of *Daphnia magna* Straus // *Canad. J. of Zoology*. 1961. № 3. P. 857–868.
- Stearns S.C. The evolution of life histories. Oxford: Oxford University Press., 1992. 456 p.
- White R.G., Bunnell F.L., Gare E., Skogland T., Hubert B. Ungulates of arctic ranges // *Tundra Ecosystems: A Comparative analysis*. L.C. Bliss, O.W. Heal and J.J. Moore. Eds. Cambridge: Cambridge University, 1981. P. 397–483.