Е. Я. Фрисман, М. П. Кулаков, О. Л. Ревуцкая, О. Л. Жданова, Г. П. Неверова, Основные направления и обзор современного состояния исследований динамики структурированных и взаимодействующих популяций, *Компьютерные исследования и моделирование*, 2019, том 11, выпуск 1, 119–151

DOI: 10.20537/2076-7633-2019-11-1-119-151

**КОМПЬЮТЕРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
И МОДЕЛИРОВАНИЕ 2019 Т. 11 № 1 С. 119–151**
DOI: 10.20537/2076-7633-2019-11-1-119-151

Ки&М

АНАЛИЗ И МОДЕЛИРОВАНИЕ СЛОЖНЫХ ЖИВЫХ СИСТЕМ

УДК: 51-76:574.34

Основные направления и обзор современного состояния исследований динамики структурированных и взаимодействующих популяций

**Е. Я. Фрисман[1,a], М. П. Кулаков[1,b],
О. Л. Ревуцкая[1,c], О. Л. Жданова[1,2,d], Г. П. Неверова[1,2,e]**

[1] Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
679016, г. Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, д. 4

[2] Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН,
690041, г. Владивосток, ул. Радио, д. 5

E-mail: [a] frisman@mail.ru, [b] k_matvey@mail.ru,
[c] oksana-rev@mail.ru, [d] axanka@iacp.dvo.ru, [e] galina.nev@gmail.com

Получено 19.08.2018, после доработки — 11.12.2018.
Принято к публикации 11.12.2018.

Даже беглый взгляд на впечатляющее множество современных работ по математическому моделированию популяционной динамики позволяет заключить, что основной интерес авторов сосредоточен вокруг двух-трех ключевых направлений исследований, связанных с описанием и анализом динамики, либо отдельных структурированных популяций, либо систем однородных популяций, взаимодействующих между собой в экологическом сообществе или (и) в физическом пространстве. В рамках данной работы приводится обзор и систематизируются научные исследования и результаты, полученные на сегодняшний день в ходе развития идей и подходов математического моделирования динамики структурированных и взаимодействующих популяций. В вопросах моделирования динамики численности изолированных популяций описана эволюция научных идей по пути усложнения моделей — от классической модели Мальтуса до современных моделей, учитывающих множество факторов, влияющих на популяционную динамику. В частности, рассматриваются динамические эффекты, к которым приводит учет экологической емкости среды, плотностно-зависимая регуляция, эффект Олли, усложнение возрастной и стадийной структуры. Особое внимание уделяется вопросам мультистабильности популяционной динамики. Кроме того, представлены исследования, в которых анализируется влияние промыслового изъятия на динамику структурированных популяций и возникновение эффекта гидры. Отдельно рассмотрены вопросы возникновения и развития пространственных диссипативных структур в пространственно разобщенных популяциях и сообществах, связанных миграциями. Здесь особое внимание уделяется вопросам частотной и фазовой мультистабильности популяционной динамики, а также возникновению пространственных кластеров. В ходе систематизации и обзора задач, посвященных моделированию динамики взаимодействующих популяций, основное внимание уделяется сообществу «хищник–жертва». Представлены ключевые идеологические подходы, применяемые в современной математической биологии при моделировании систем типа «хищник–жертва», в том числе с учетом структуры сообщества и промыслового изъятия. Кратко освещены вопросы возникновения и сохранения мозаичной структуры в пространственно распределенных и миграционно связанных сообществах.

Ключевые слова: популяционная динамика, структурированная популяция, биологическое сообщество, взаимодействие по принципу «хищник–жертва», миграционно связанные популяции, матапопуляция

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект 18-51-45004 ИНД_а) и Программы ДВО РАН «Дальний Восток» (проект 18-5-013).

COMPUTER RESEARCH AND MODELING
2019 VOL. 11 NO. 1 P. 119–151
DOI: 10.20537/2076-7633-2019-11-1-119-151

Ки&М

ANALYSIS AND MODELING OF COMPLEX LIVING SYSTEMS

UDC: 51-76:574.34

The key approaches and review of current researches on dynamics of structured and interacting populations

E. Ya. Frisman[1,a], M. P. Kulakov[1,b], O. L. Revutskaya[1,c], O. L. Zhdanova[1,2,d], G. P. Neverova[1,2,e]

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

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

E-mail: [a] frisman@mail.ru, [b] k_matvey@mail.ru,
[c] oksana-rev@mail.ru, [d] axanka@iacp.dvo.ru, [e] galina.nev@gmail.com

Received 19.08.2018, after completion — 11.12.2018.
Accepted for publication 11.12.2018.

The review and systematization of current papers on the mathematical modeling of population dynamics allow us to conclude the key interests of authors are two or three main research lines related to the description and analysis of the dynamics of both local structured populations and systems of interacting homogeneous populations as ecological community in physical space. The paper reviews and systematizes scientific studies and results obtained within the framework of dynamics of structured and interacting populations to date. The paper describes the scientific idea progress in the direction of complicating models from the classical Malthus model to the modern models with various factors affecting population dynamics in the issues dealing with modeling the local population size dynamics. In particular, they consider the dynamic effects that arise as a result of taking into account the environmental capacity, density-dependent regulation, the Allee effect, complexity of an age and a stage structures. Particular attention is paid to the multistability of population dynamics. In addition, studies analyzing harvest effect on structured population dynamics and an appearance of the hydra effect are presented. The studies dealing with an appearance and development of spatial dissipative structures in both spatially separated populations and communities with migrations are discussed. Here, special attention is also paid to the frequency and phase multistability of population dynamics, as well as to an appearance of spatial clusters. During the systematization and review of articles on modeling the interacting population dynamics, the focus is on the "prey–predator" community. The key idea and approaches used in current mathematical biology to model a "prey–predator" system with community structure and harvesting are presented. The problems of an appearance and stability of the mosaic structure in communities distributed spatially and coupled by migration are also briefly discussed.

Keywords: population dynamics, structured population, biological community, "prey–predator" interaction, populations coupled by migration, matapopulation

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2019, vol. 11, no. 1, pp. 119–151 (Russian).

The work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (18-51-45004 IND_a) and the FEBRAS Fundamental Research Complex Program "Far East" (No. 18-5-013).

Введение

Даже беглый взгляд на впечатляющее множество современных работ по математическому моделированию популяционной динамики позволяет заключить, что основной интерес авторов сосредоточен вокруг двух-трех ключевых направлений исследований, связанных с описанием и анализом динамики, либо отдельных структурированных популяций, либо систем однородных популяций, взаимодействующих между собой в экологическом сообществе или (и) в физическом пространстве.

Математическое моделирование структурированных популяций, как правило, так или иначе оказывается направлено на развитие матричных моделей Лесли [Leslie, 1945, 1948] и связано либо с уточнением структуры матриц демографических переходов, либо с введением зависимых от плотности (численности) параметров, необходимых для учета экологического лимитирования и сопутствующих нелинейных эффектов.

Проблемы, касающиеся динамики взаимодействующих популяций, наиболее ярко представлены в монографии А. Д. Базыкина «Математическая биофизика взаимодействующих популяций» [Базыкин, 1985, 2003]. Эта фундаментальная работа посвящена анализу возможных режимов динамики численности однородной локальной изолированной популяции и взаимодействующих популяций, включенных в элементарное биологическое сообщество. Наибольшее внимание здесь уделялось взаимодействию типа «хищник–жертва» или «ресурс–потребитель». В частности, были рассмотрены проблемы возникновения и развития пространственных диссипативных структур как в пространственно разобщенных сообществах «хищник–жертва», связанных миграциями, так и в пространственно распределенных сообществах с диффузией особей по ареалу.

В настоящей статье предлагаются обзор и систематизация научных исследований и результатов, полученных на сегодняшний день при развитии описанных выше подходов и идей в процессе математического моделирования динамики структурированных и взаимодействующих популяций.

Моделирование динамики локальных структурированных популяций

К настоящему времени накопилось множество исследований, посвященных изучению динамики локальных изолированных популяций [Caswell, 2001; Ласт и др., 2001; Логофет, Клочкова, 2002; Фрисман, Ласт, 2005; Ackleh, Leenheer, 2008; Logofet, 2008; Жданова, Фрисман, 2011, и др.]. Предложено огромное количество непрерывных и дискретных по времени математических моделей, предназначенных как для описания динамики реальных популяций [Allen, 1975; Рикер, 1979; Розенберг, 1984; Безручко, 2005; Krebs, 2013; Pisarchik, Feudel, 2014; Логофет и др., 2015; Regehr et al., 2017], так и для чисто теоретических исследований, посвященных поиску ответов на фундаментальные вопросы о закономерностях функционирования отдельной популяции и биологического сообщества в целом [Nicholson, 1933; Nicholson, Bailey, 1935; Колмогоров, 1937, 1972; Rosenzweig, MacArthur, 1963; Шапиро, 1972; May, 1973, 1974, 1975, 1976; Вольтерра, 1976; Базыкин, 1980, 1985, 2003; Тузинкевич, 1989; Tuzinkevich, Frisman, 1990; May, Lloyd, 1999; Недорезов, Утюпин, 1999; Недорезов, Неклюдова, 1999; Апонин, Апонина, 2007; Stéphanou, Volpert, 2016; Топаж и др., 2016; Фрисман и др., 2017].

В моделях динамики локальной однородной популяции или локального сообщества однородных популяций для каждой популяции используется по одной переменной, зависящей от времени. Здесь следует упомянуть модели экспоненциального и ограниченного роста. Это в первую очередь предложенная в 1798 году модель Мальтуса [Мальтус, 2008] и модель Ферхюльста–Перла–Рида или модель логистического роста [Pearl, Reed, 1920; Pearl, 1925]. Существует огромное число модификаций этих уравнений, например модель гиперболического роста, учитывающая частоту встреч партнеров для размножения [Vandermeer, Goldberg, 2003], модель Капицы, предложенная для описания роста населения Земли [Капица, 1999], модель Базыкина, учитывающая сложный характер роста локальной популяции [Базыкин, 1980, 1985, 2003], модель Рикера, предложенная для описания динамики рыбных популяций [Pisarchik, Feudel, 2014], модель Бивертона–Холта, учитывающая внутривидовую конкуренцию и ограниченность роста [Безручко, 2005; Beverton, Holt, 2005, и др.]. Практически во всех моделях динамики численности предполагается, что скорость роста популяции пропорциональна численности. Независимо от конкретного вида моделей, главный качественный вывод, который следует из анализа их динамики, заключается в следующем. Если коэффициент пропорциональности (называемый обычно мальтузианским параметром или мальтузианской функцией) положителен, не зависит от численности или даже растет с ее увеличением (это обычно интерпретируется как то, что популяция развивается в условиях неограниченных ресурсов жизнедеятельности), то рассматриваемая популяции неограниченно растет.

Если же мальтузианский параметр зависит от численности и падает с ее ростом (отрицательная обратная связь, интерпретируемая как плотностно-зависимая регуляция, вызванная ограничением ресурсов), то рост популяции замедляется и численность стремится к некоторому стационарному значению (не всегда единственному). Кроме того, интересно, что плотностно-зависимая регуляция роста популяции в моделях с непрерывным временем приводит к монотонной динамике, а в моделях с дискретным временем способна стать причиной периодической или даже нерегулярной динамики численности [Шапиро, 1972, 1983; Шапиро, Луппов, 1983; May, 1973, 1974, 1975, 1976; May, Lloyd, 1999].

Для понимания сложных режимов, возникающих в одномерных отображениях, необходимо различать типы внутривидовой конкуренции популяции. Николсоном [Nicholson, 1954] были предложены две крайние формы зависимости роста популяции от плотности — состязательная (contest) и подавительная (scramble) конкуренции, которые обуславливают деление дискретных по времени моделей на два основных типа [Hassell, 1975; Brännström, Sumpter, 2005; Anazawa, 2009]. Первый тип моделей описывает компенсационную зависимость роста популяции от плотности, которая возникает в результате состязательной конкуренции. В этом случае в популяции в результате даже предельно жесткой конкуренции остается постоянное число выживших особей [Бигон и др., 1989]. В качестве примеров моделей с состязательной конкуренцией можно указать модели Скеллама [Scellam, 1951] и Бивертона–Холта [Beverton, Holt, 2005], в которых функция воспроизводства (пополнение) монотонно возрастает с увеличением числа запаса. В моделях такого вида размер популяции монотонно сходится к равновесию.

Другой тип моделей имеет сверхкомпенсирующую зависимость от плотности, в случае которой все конкурирующие особи могут подвергаться столь неблагоприятным воздействиям, что ни одна из них не выживает. Сверхкомпенсирующая зависимость от плотности возникает в результате так называемой подавительной конкуренции [Nicholson, 1954; Бигон и др., 1989]. К числу моделей с подавительной конкуренцией относят, в частности, модели Рикера [Ricker, 1979] и Ферхюльста с дискретным временем, в которых функция воспроизводства имеет локальный максимум. В результате величина пополнения (в терминах модели Рикера) уменьшается при больших запасах численностей [Brännström, Sumpter, 2005]. Именно в моделях такого типа плотностно-зависимая регуляция роста популяции может привести к колебаниям (периодическим и хаотическим) численности [May, 1976].

Мейнард-Смит и Слаткин [Maynard-Smith, Slatkin, 1973; Maynard-Smith, 1974] и Хасселл [Hassell, 1975] предложили модели, которые включают оба типа внутривидовой конкуренции [Brännström, Sumpter, 2005]. Так, при слабом экологическом лимитировании (параметр интенсивности экологического лимитирования равен единице) обе модели переходят в модель Бивертона–Холта, что позволяет говорить о состязательной конкуренции. Однако при больших значениях экологического лимитирования (параметр больше единицы) модели характеризуют ситуацию подавительной конкуренции. Одновременно с изменением типа плотностно-зависимой связи меняется и характер динамики популяции: если в модели Бивертона–Холта немонотонные режимы не наблюдаются ни при каких значениях репродуктивного потенциала, то при больших значениях экологического лимитирования в моделях Хассела, а также Мейнард-Смита и Слаткина увеличение мальтузианского параметра ведет к периодическим и хаотическим режимам [Фрисман, 1996; Anazawa, 2009].

Заметим, что в описанных выше моделях скорость роста популяции уменьшалась с увеличением ее численности (или плотности). Вместе с тем для популяций некоторых высших организмов увеличение численности приводит к снижению роста популяции лишь при больших плотностях, а при малых — к увеличению скорости роста. Такой тип зависимости вызван тем, что для популяций организмов с ярко выраженным групповым поведением и стремлением к агрегации характерен эффект группы — так называемый принцип Олли [Allee, 1931; Allee et al., 1949], заключающийся в существенно большей плодовитости особей в агрегированной группе при некоторых средних значениях численности, нежели в условиях недонаселенности [Фрисман, 1996]. Таким образом, эффект Олли вызывает так называемую зависимую от плотности обратную связь (inverse density dependence), то есть скорость роста уменьшается с уменьшением плотности. Из непрерывных по времени моделей, описывающих эффект Олли, хорошо известна модель Базыкина [Базыкин, 1985]. Следовательно, модели однородных популяций подразделяются на модели, которые либо проявляют, либо не проявляют эффект Олли [Anazawa, 2009].

Подобно эффекту Олли, обратная регуляция плотности (прирост уменьшается с падением численности) может наблюдаться для промысловых популяций, из которых изымается постоянное число (доля) особей, причем для любого размера популяции, а не только для малочисленных популяций (в отличие от эффекта группы) [Akçakaya et al., 1999].

При наличии у локальной популяции сложной внутренней структуры, например разделения особей по полу или возрасту, для адекватного описания динамики популяции необходимо использовать столько переменных, сколько структурных единиц она содержит. Одной из первых моделей, направленных на описание динамики возрастной структуры, является матричная модель, предложенная П. Лесли [Leslie, 1945, 1948; Hansen, 1989; Caswell, 2001], которая является многомерным (матричным) аналогом дискретной модели Мальтуса и не лишена главного ее недостатка — неограниченного роста. Несмотря на это, детальный учет демографических переходов из одного поколения в другое позволяет неплохо описывать поведение возрастного состава многих реальных популяций на небольшие временные масштабы и даже колебания возрастного состава, которые, по сути, являются затухающими [Usher, 1969; Рикер, 1979; Розенберг, 1984; Hayes, 2000]. Однако последнее возможно лишь в случае, когда жизненный цикл организмов популяции заканчивается единственным репродуктивным актом [Comins et al., 1992; Caswell, 2001].

Другим недостатком матричной модели Лесли является то, что при большом количестве возрастов требуется соответствующее ему число переменных и, как следствие, возникает проблема идентификации демографических параметров и чувствительности к их малым вариациям. Модель Лесли также оказывается неэффективной в случае сложного характера демографических переходов, задержек в развитии и выборочных переходов особями в один или другой возрастной класс. Подобные недостатки были устранены в модели Лефковича [Lefkovitch, 1965], в которой основанием для структурирования особей популяции является не хронологический возраст от момента рождения, а какой-либо признак или стадия развития, например их роль в процессе воспроизводства (новорожденные, неполовозрелые, половозрелые и т. п.) [Логофет, Клочкова, 2002; Vandermeer, Goldberg, 2003; Логофет, Белова, 2007]. Дальнейшее развитие матричных моделей динамики популяций с возрастной структурой шло по пути учета стадийно-возрастных состояний развития особей в популяции, когда, помимо хронологического возраста особей, учитывается стадия их онтогенеза [Логофет, Клочкова, 2002; Логофет, Белова, 2007; Логофет и др., 2017]. В отличие от модели Лефковича в данной модели за один временной шаг возраст всех особей изменяется, несмотря на возможную задержку в развитии. Содержащиеся в матрице демографических переходов (названная в этом случае матрицей Логофета) коэффициенты перехода определяются так называемым графом жизненного цикла, который описывает последовательность и направления развития особей в популяции от момента рождения до периода активного участия в репродукции следующих поколений и смерти. Такое представление оказалось очень востребовано для описания динамики популяций растений и насекомых [Leslie, 1948; Логофет и др., 2015, 2017], развитие особей которых имеет сложный жизненный цикл, характеризующийся несколькими различными направлений онтогенеза в зависимости от состояния и стадии развития родительских особей, что часто наблюдается при вегетативном размножении у растений [Логофет и др., 2017]. Кроме того, такой подход позволяет учесть как прогрессивные, так и регрессивные переходы. В последнем случае в матрице Логофета появляются ненулевые коэффициенты над главной диагональю, которые определяют переход особей из более прогрессивной стадии онтогенеза в менее развитую стадию и тем самым описывают возможные варианты вегетативного размножения у растений.

Главным недостатком матричных моделей является то, что они ориентированы на описание динамики численности популяций в условиях неограниченности ресурсов. Для решения этой проблемы было сделано предположение, что демографические параметры зависят от численности, т. е. осуществляется плотностно-зависимая регуляция соответствующего возрастного перехода по принципу модели Ферхюльста [Свирежев, 1978; Comins et al., 1992; Недорезов, 1997]. В результате было показано, что нелинейный характер коэффициентов возрастных переходов способен приводить к периодическим или даже нерегулярным колебаниям численностей [Шапиро, 1983; Фрисман, 1994].

Все эффекты, связанные с плотностно-зависимой регуляцией роста популяции и наблюдающиеся в одномерных моделях неструктурированных популяций, отмечаются и в системах динамики структурированных популяций. Наиболее исследованными моделями, демонстрирующими разнообразные типы динамического поведения, являются двумерные системы рекуррентных уравнений или двумерные отображения, преимущественно описывающие динамику двухвозрастной популяции. Как правило, изучается влияние плотностно-зависимой регуляции на динамику популяции [Hastings, 1992; Dennis, 1994; Boer, Reddingius, 1996; Inchausti, Ginzburg, 1998; Hansen et al., 1999; Фрисман и др., 2010; Новиков и др., 2012] или же факторов внешней среды (климат, обилие корма) [Hanski et al., 1993; Aanes et al., 2000; Kausrud et al., 2008; Elmhagen et al., 2011; Korpela et al., 2013]. В частности, было обнаружено, что плотностно-зависимая регуляция в моделях динамики популяций, структурированных по возрасту, может приводить к эффекту гидры: рост смертности в популяции (в том числе в результате промысла) ведет к увеличению ее численности [Liz, Pilarczyk, 2012; Liz, Ruiz-Herrera, 2012; Snyder et al., 2014].

Кроме того, в ряде работ [Frisman et al., 2016; Neverova et al., 2016; Ревуцкая и др., 2016] было показано, что в моделях динамики численности локальной лимитированной структурированной популяции возникает мультистабильность (мультирежимность), заключающаяся в сосуществовании нескольких различных альтернативных динамических режимов при одних и тех же значениях демографических параметров. Какой именно тип динамического режима будет реализован, зависит от начальных условий (или текущих значений численности), и это может быть как стационарная, периодическая, так и нерегулярная динамика. Выявленные аспекты динамического поведения моделей, основанные на рекуррентных уравнениях, позволяют объяснить наблюдаемые различия в динамике численности популяций одного вида, обитающих в практически идентичных условиях. С другой стороны, в рамках одной локальной популяции обнаруженное явление мультирежимности позволяет объяснить как возникновение, так и исчезновение колебаний численности, а также смену периода наблюдаемых колебаний. Подобные смены динамических режимов все чаще наблюдаются в природных популяциях, в частности в популяциях леммингов, полевок и других мышевидных грызунов.

Следует отметить, что увеличение продолжительности и сложности онтогенеза не увеличивает «в среднем» степень хаотизации популяционной динамики [Frisman, Zhdanova, 2012; Неверова, Фрисман, 2015]. В пользу большей динамической устойчивости говорят обнаруженное в моделях многовозрастных популяций расширение области значений репродуктивного потенциала, соответствующей стационарной динамике, снижение размаха флуктуаций численностей возрастных групп, а также преобладание областей, в которых аттракторы имеют очень небольшую степень хаотизации. Можно сказать, что удлинение и усложнение онтогенеза, создавая потенциальные возможности для увеличения хаотизации «в среднем», в конечном итоге оказываются способными обеспечить «обратный» переход «от хаоса к порядку» и даже привести к устойчивым динамическим режимам. Этот результат дает удивительно простое модельное объяснение тому факту, что при достаточно широком спектре динамических режимов, теоретически возможных для популяций с возрастной структурой, реально найденные периоды оказываются небольшими, и многие «дикие» популяции демонстрируют, очевидно, стабильную либо околоциклическую динамику.

Особого внимания заслуживают работы, посвященные изучению влияния промыслового изъятия на динамику численности локальных популяций, в том числе структурированных [Скалецкая и др., 1979; Абакумов, 1993; Hofbauer, Sigmund, 1998; Braumann, 2002; Фрисман, Ласт, 2005; Ильин, 2007; Idels, Wang, 2008, Rolland et al., 2010; Hone et al., 2010; Абакумов и др., 2011; Liz, Pilarczyk, 2012; Wikström et al., 2012; Gentleand, Pople, 2014; Жданова, Фрисман, 2013, 2014; Cid et al., 2014; Ревуцкая, Фрисман, 2017; Неверова и др., 2016, 2017; Абакумов, Израильский, 2016; Miškinis, Vasiliauskienė, 2017; Regehr et al., 2017; Neverova et al., 2018, и др.]. Эти работы посвящены, как правило, задачам оптимизации промыслового изъятия, в рамках которых исследуются условия сохранения целостности популяций и определяется уровень численности, необходимый для воспроизводства популяции, при максимально возможном эффекте от эксплуатации.

Существуют две основные стратегии управления промыслом, основанные на предположении о плотностной зависимости регуляции роста популяций: первая базируется на концепции «ежегодных излишек урожая», вторая — на концепции максимального уравновешенного изъятия [Bergman et al., 2015]. В основу первой положено условие, что в популяциях изымается избыточное количество животных, которые всё равно со временем погибнут в результате процессов саморегуляции и других причин. Вторая стратегия предполагает такой промысел, при котором численность эксплуатируемой популяции поддерживается на уровне, обеспечивающем максимальное воспроизводство. Отметим, что в ходе исследований динамики двухвозрастной эксплуатируемой популяции было показано, что максимальный устойчивый урожай (оптимальный промысел) возможен в случае изъятия особей только из одного возрастного класса [Жданова, Фрисман, 2013; Ревуцкая, Фрисман, 2017].

Однако стратегии, основанные на подходе максимального устойчивого урожая, могут привести к катастрофическим последствиям, вплоть до вырождения популяции [Larkin, 1977; Ludwig et al., 1993; Lande et al., 1995; Hilborn, 1996; Hilborn, Mangel, 1997; Finley, 2011]. При этом катастрофические изменения численности эксплуатируемых популяций могут быть вызваны не только воздействием промысла, но и влиянием процессов саморегуляции в совокупности с факторами экзогенной природы, ведущими к вариации скорости роста популяции и, как следствие, флуктуациям [Brauer, Soudack, 1979ab; Fryxell et al., 2010] или даже смене наблюдаемого динамического режима. Заметим, что промысловые виды популяций, подверженные эффекту Олли, более восприимчивы к катастрофическому снижению численности при увеличении смертности, вызванной промысловым воздействием [Courchamp et al., 1999].

Как было сказано выше, традиционно предполагается, что увеличение смертности популяции (как в силу промысла, так и других естественных причин) приводит к уменьшению ее численности. Эта логика заложена в основе многих стратегий промысла и рыболовства, борьбы с вредителями, а также мероприятий по сохранению биоразнообразия. Вместе с тем теоретические и эмпирические исследования последних десятилетий показали, что увеличение смертности особей в популяции может привести к росту численности, то есть к так называемому эффекту гидры [Abrams, Matsuda, 2005; Abrams, 2009]. Парадоксальное увеличение численности при росте смертности было отмечено еще в работе Рикера [Ricker, 1954; Abrams, 2009]. Эффекты, квалифицируемые как эффект гидры, проявляются как в дискретных по времени [например, Seno, 2008; Liz, 2010; Abrams, 2009], так и непрерывных моделях [Matsuda, Abrams, 2004; Abrams, 2009]. В работе Х. Сено [Seno, 2008], в которой исследуются дискретные по времени модели динамики численности однородных популяций с плотностно-зависимой регуляцией и промыслом, отмечается, что состязательная внутривидовая конкуренция никогда не вызовет возникновения данного эффекта (автор называет этот эффект парадоксом), в то время как подавительная конкуренция, вероятно, вызовет его. В случае промыслового изъятия парадокс состоит в том, что с ростом изъятия особей из популяции увеличивается ее равновесная (или усредненная по времени) численность, вместо интуитивных представлений о том, что промысел состоит в уменьшении численности популяции, а не наоборот [Seno, 2008].

Отметим, что работы, в которых учитывается возможность мультистабильности (мультирежимности) в эксплуатируемых популяционных системах [Saucedo-Solorio и др., 2002; Фрисман и др., 2014; Pisarchik, Feudel, 2014; Неверова, Фрисман, 2015], встречаются достаточно редко. Однако такой подход позволяет изучать и учитывать возможность смены динамического режима в эксплуатируемой популяции. В частности, в ряде работ [Неверова и др., 2016, 2017; Neverova et al., 2018; Ревуцкая и др., 2018] было показано, что промысловое изъятие, как правило, ведет к стабилизации динамики; однако сохраняется явление мультирежимности, характерное для свободно развивающейся популяции. Следовательно, возникают определенные сложности при прогнозировании популяционной динамики, поскольку изъятие из популяции даже отдельных особей может сместить текущую численность из одного бассейна притяжения в другой и привести к существенным изменениям характера динамики численности. Более того, нерегулярный сбор урожая или изменяющаяся доля изъятия могут раскачать популяционные колебания. В частности, колебания возникают в случае, когда текущая численность смещается под воздействием промысла в бассейн притяжения другого режима.

Моделирование динамики миграционно связанных популяций

Для большинства видов животных характерно неравномерное распределение особей по ареалу своего обитания. Независимо от причин такого распределения (неоднородная структура ареала, ландшафта, биотопов, или условия обитания, или сложные внутрипопуляционные процессы), пространственная структура популяции оказывается мозаичной. Математическому изучению вопросов возникновения и сохранения такой мозаичной структуры посвящено множество работ [Колмогоров и др., 1937; Fischer, 1937; Kimura, Weiss, 1964; Колмогоров, 1972; Frisman, 1980; Тузинкевич, 1989; Opdam, 1991; Gyllenberg, Hanski, 1992; Comins et al., 1992; Gyllenberg et al., 1993; Фрисман и др., 1996; Kot et al., 1996; Udwadia, Raju, 1997; Медвинский и др., 2002]. Выделяется два подхода для описания динамики пространственного распределения популяции: диффузионный и камерный.

При диффузионном подходе воспроизводство и перемещение по ареалу — непрерывные процессы. Особи популяции рассматриваются как агенты, которые могут размножаться, умирать, взаимодействовать между собой и свободно перемещаться по ареалу в любом направлении вдоль своего ареала. В результате при диссипативном характере взаимодействий из относительно однородного распределения вследствие мобильности и ограниченного радиуса активности особей образуются конгломераты, скопления особей и устанавливается некоторая мозаичность с диффузионной связью между близлежащими скоплениями особей. Такой подход используется в работах Фишера [Fischer, 1937] и Колмогорова–Петровского–Пискунова [Колмогоров и др., 1937; Колмогоров, 1972], где рассматриваются модели, представляющие собой уравнения в частных производных параболического типа. При этом скорость роста популяции в точке некоторого пространства складывается из локального воспроизводства и диффузионного члена, описывающего перемещения особей в эту точку из соседних. Исследование уравнений Колмогорова–Петровского–Пискунова, при различных функциях воспроизводства и начальных условиях, показало, что возникающая популяционная или генетическая пространственная неоднородность описывается в виде волн численностей, имеющих форму стоячих волн, которые могут взаимодействовать между собой [Свирижев, 1987]. Обнаружено возникновение таких явлений, как бегущие волны [Гигаури, Свирижев, 1981; Свирижев и др., 1983; Свирижев, 1987]. Следует отметить, что в большинстве работ рассматривается простейший случай, когда особи, по аналогии с атомами, движутся согласно второму закону Фика, т. е. их поток пропорционален градиенту плотности (концентрации) [Murray, 2002; Гурли и др., 2003]. Уравнения такого типа называют уравнениями реакции–диффузии.

В качестве некоторого обобщения подобных моделей для более широкого класса функций воспроизводства и сложного нелокального характера расселения можно привести интегро-дифференциальный подход в работах А. В. Тузинкевича и Е. Я. Фрисмана. В них демонстрируется наличие более сложных по форме стационарных и нестационарных волн в популяционной динамике [Тузинкевич, 1989; Tuzinkevich, Frisman, 1990; Фрисман и др., 1996]. Однако независимо от используемых моделей вследствие неравновестности системы и перераспределения особей, установившаяся мозаичность будет непостоянной как по форме, так и плотностям скоплений. В результате число скоплений сложно зависит от начального распределения особей по ареалу и не постоянно.

Отметим, что представления о пространственном распределении биологических популяций, полученные на основе непрерывного подхода, как правило, отличаются от реальной ситуации, которая формируется на основе большого количества «точечных» данных о плотностях в определенных точках ареала. Точечное представление может быть связано с ограничениями методов учета численности, когда подсчет численности осуществляется лишь в определенных точках пространства и далее интерполируется или усредняется для всего ареала. С другой стороны, точечные данные о численностях могут прямо или косвенно указывать на пятнистое распределение особей по ареалу. В этом случае учету подвергаются скопления, представляющие собой группы особей со схожими характеристиками, которые проживают на данной учетной территории или мигрируют через нее. При достаточной удаленности и изолированности друг от друга такие скопления можно принимать за локальные очаги скоплений особей — локальные популяции или субпопуляции, а особей, находящихся вне, — как особей, совершающих сезонные миграционные перемещения между ними. Именно на этом допущении базируется камерный подход.

В этом случае для количественного описания распределенной популяции каждую субпопуляцию описывают одной переменной (или вектором в случае наличия сложной структуры локальной популяции). Причем таким образом, что динамика подобной распределенной популяции складывается из динамики каждой локальной популяции, которая может развиваться по собственному закону воспроизводства, с учетом возможного миграционного или иного взаимодействия.

Впервые такой подход был использован Дж. Б. Холденом и С. Райтом и известен как «Островная модель Райта» [Haldane, 1930; Wright, 1940, 1969], которая получила дальнейшее развитие в работах В. А. Ратнера и Ч. Ли [Ратнер, 1977; Ли, 1978]. Эта модель описывает возможную структурную неоднородность между двумя или более панмиктичными взаимодействующими популяциями, между которыми происходят миграционные перемещения после естественного отбора. Воспроизводство и миграция при этом считаются непрерывными процессами и моделируются одномерными дифференциальными уравнениями ограниченного роста. В результате в популяции образуется некоторое стационарное распределение, которое, как оказывается, не связано с качественным отличием особей популяций между собой.

Интересным подходом также являются одно-, двух- и трехмерные “stepping-stone” модели, в которых точечные локальные популяции связаны между собой большим числом миграционных потоков на большие расстояния [Kimura, Weiss, 1964; Kimura, 1964; Maruyama, 1970]. В результате распределенная популяция представляет собой одно-, двух- или трехмерную решетку, в узлах которой расположены субпопуляции, между которыми происходит миграция особей. Некоторым продолжением этих идей являются модели свободного идеального распределения, построенные на основе связанных систем обыкновенных дифференциальных уравнений [Cressman, Křivan, 2006; Křivan, Cressman, 2008]. Суммарная численность всей такой популяции считается постоянной, отсутствует смертность и рождение, а число эмигрантов прямо зависит от размера субпопуляции и длины границ со всеми соседними субпопуляциями. В результате было показано, что происходит перераспределение особей, и формируется некоторая мозаичная структура.

Перечисленные модели в первую очередь позволяют исследовать возможность устойчивого сохранения структурной неоднородности популяций и провести оценку скорости распространения вида по ареалу. Неоднородности в таких моделях возникают при различных значениях параметров роста у каждой локальной популяции, что, по сути, отражает влияние внешних факторов (например, неоднородность распределения кормовой базы) на формирование неоднородного распределения. Кроме того, мозаичное распределение особей по ареалу возникает при сложном характере динамики локальных популяций или сезонном характере миграции, когда расселение возможно через определенные промежутки времени при непрерывном воспроизводстве. Это было продемонстрировано, в частности, в работах Е. Я. Фрисмана [Фрисман, 1978, 1979; Frisman, 1980]. Была показана возможность таких режимов в одновидовой системе миграционно связанных точечных популяций на основе модифицированной модели Базыкина со сложным характером миграции, который заключается в периодических сезонных перемещениях особей. Модель Базыкина относится к классу одномерных обыкновенных дифференциальных уравнений, описывающих динамику популяцию, в которой способность к размножению существенно зависит от плотности популяции [Базыкин, 1985, 2003]. При численности ниже некоторого критического значения популяция вымирает, а при численности выше него популяция растет до своего стационарного состояния. Такое поведение неплохо согласуется с известным принципом Г. Ф. Гаузе о конкурентном вытеснении [Гаузе, 1935, 2002]. В результате если локальная популяция развивается согласно этой модели, то цепочка характеризуется множественными равновесными состояниями, число которых растет с увеличением элементов в цепочке. В результате пространственное распределение может быть реализовано несколькими способами в зависимости от начального распределения особей по ареалу, что является прямым следствием сложного характера воспроизводства и никак не связано с неоднородностью ареала или условиями среды.

Системы или решетки систем связанных популяций в популяционной экологии принято называть метапопуляциями (т. е. популяциями, состоящими из популяций) [Levins, 1969; Примак, 2002; Ecology…, 2004; Kritzer, Sale, 2006]. Ключевое в данном термине — это наличие на некотором ареале достаточно изолированных местообитаний с проживающими в них локальными популяциями, особи которых совершают постоянные или сезонные миграционные перемещения из одного местообитания в другое. Число локальных популяций может быть постоянным или переменным, когда субпопуляции разного размера в ходе развития метапопуляции сменяют друг друга. Традиционно моделирование динамики метапопуляций в современной популяционной биологии идет с привлечением камерного подхода на основе как непрерывных, так и дискретных моделей [Allen, 1975; Legendre, Fortin, 1989; Opdam, 1991; Gyllenberg, Hanski, 1992; Gyllenberg et al., 1993; Hanski, Gyllenberg, 1993; Udwadia, Raju, 1997; Wysham, Hastings, 2008; Gyllenberg et al., 2009; Manica, Silva, 2014, 2015].

В случае если метапопуляция представлена постоянным числом взаимодействующих локальных популяций или субпопуляций, используют системы связанных обыкновенных дифференциальных уравнений [Логофет, 1978; Фрисман, 1978; Frisman, 1980; Cressman, Křivan, 2006; Křivan, Cressman, 2008] или системы связанных отображений [Allen, 1975; Gyllenberg, Söderbacka, Ericson, 1993; Udwadia, Raju, 1997; Wysham, Hastings, 2008]. В последнем случае для описания динамики численности одиночной субпопуляции используют одно уравнение с плотностно-зависимым регулированием роста численности, например одномерное логистическое отображение. Связь между субпопуляциями, носящая характер сезонных миграций, описывается соответствующей аддитивной или мультипликативной добавкой к моментальным численностям каждой субпопуляции. Подобного типа модели — системы связанных отображений, относятся к классическим объектам исследования нелинейной динамики, которые демонстрируют сложные динамические режимы (предельные структуры типа инвариантных кривых или странных аттракторов, режимов хаоса или гиперхаоса) [Kaneko, 1984, 1986, 1990; Oppo, Kapral, 1984; Кузнецов С. П., 1985, 1989; Waller, Kapral, 1986; Кузнецов А. П., Кузнецов С. П., 1991]. Кроме того, в таких системах возникает проблема глобальной устойчивости, синхронизации, мультистабильности динамических режимов и кластеризации [Kaneko, 1990; Астахов и др., 1997; Безручко и др., 2002; Kuramoto, Battogtokh, 2002; Abrams, Strogatz, 2003; Астахов и др., 2006]. Данные явления выражаются в том, что при одних и тех же значениях популяционных параметров возможно возникновение принципиально разных альтернативных, в общем-то несинхронных динамических режимов связанных субпопуляций, которые реализуются в зависимости от начальных численностей каждой локальной популяции. Существование таких режимов можно объяснить не только неоднородными условиями среды, когда удаленные субпопуляции могут отличаться параметрами воспроизводства и, следовательно, демонстрировать качественно разные режимы, но и внутренним свойством системы [Шепелев, Вадивасова, 2017; Shepelev et al., 2018; Jaros et al., 2018]. Так, возможная бистабильность или мультистабильность точечной популяции приводит к тому, что даже абсолютно идентичные субпопуляции (нелинейные осцилляторы) синхронизируются между собой не во всех случаях. В результате характер динамики каждой субпопуляции может существенно отличаться друг от друга, даже при равных значениях популяционных параметров и ненулевой связи. В частности, они могут иметь различные периоды или амплитуды колебаний. Например, в [Кулаков и др., 2014] показана возможность таких режимов на примере системы двух миграционно связанных двухвозрастных популяций. В случае большого числа точечных двухвозрастных популяций и случая одномерного или двумерного ареала это приводит к тому, что формируются несколько групп синхронных популяций (кластеров) разного размера, которые демонстрируют принципиально разные режимы динамики [Кулаков, Фрисман, 2018; Кулаков, 2018]. В этом случае особо интересны режимы, напоминающие вспышки массового размножения, когда на фоне стабильной динамики или колебаний с небольшим размахом среди большого числа субпопуляций выделяется небольшое число в общем-то когерентных между собой точечных популяций, демонстрирующих флуктуации с большим размахом.

Перечисленные феномены динамики систем связанных нелинейных осцилляторов всё чаще находят применение для объяснения динамического поведения реальных популяций. В частности, явления синхронизации и десинхронизации между отдельными переменными системы связанных отображений позволяют объяснить механизмы образования групп популяций разных размеров, демонстрирующих синхронную динамику (кластеров). Данное явление тесно связано с хорошо известным феноменом пространственной синхронизации и когерентности [May, Lloyd, 1999; Earn et al., 2000], когда напрямую несвязанные популяции животных демонстрируют синхронную (с общим периодом и фазой) динамику или колебания смещены относительно друг друга на постоянное число периодов наблюдения, оказываясь когерентными (с общей периодом, но разными фазами) [Swanson, 1998; Wilmshurst et al., 2006; Неверова и др., 2015]. Такое сложное поведение может объясняться «общим» внешним фактором, когда один вид, проживающий на разных и несвязанных между собой территориях, имеет более или менее синхронную динамику. Напротив, географически мало разобщенные популяции часто демонстрируют колебания с запаздыванием [Bierman et al., 2006; Krebs, 2013]. В рамках камерного подхода эти явления легко описываются миграцией особей, когда пик численности в одном местообитании с некоторым запаздыванием вызывает аналогичный пик в другом, а величина запаздывания прямо зависит от количества субпопуляций, разделяющих их, т. е. удаленности этих территорий друг от друга. В свою очередь, изменения численности в пределах локальной популяции могут быть вызваны внутренними причинами, например плотностно-зависимым регулированием, конкуренцией, сложной структурой, или же интродуцированы иммигрантами с сопредельных территорий.

Моделирование динамики взаимодействующих популяций по принципу «хищник–жертва»

Классической основой моделирования динамики взаимодействующих популяций является модель Лотки–Вольтерры, которая показывает, что взаимодействия между хищником и жертвой способны приводить к периодическим колебаниям численности, причем колебания хищника отстают по фазе от колебаний жертв [Volterra, 1931; Вольтерра, 1976]. Такой тип динамики в целом неплохо описывает реальную ситуацию, когда рост хищника невозможен без роста жертв, но рост числа хищников со временем приводит к сокращению плотности жертв. В результате наблюдаются несинхронные колебания их численностей. Однако такие периодические решения в этой модели не только асимптотически, но и структурно неустойчивы, т. е. малые вариации начальной численности приводят к иному аттрактору, а сама модель является «негрубой», т. е. незначительные изменения в правой части системы уравнений приводят к изменению типа особой точки и, следовательно, вида фазовой траектории.

Существует огромное число модификаций модели Лотки–Вольтерры, лишенных описанных выше недостатков. Например, модель взаимодействия видов типа «хищник–жертва» Колмогорова [Колмогоров и др., 1937; Колмогоров, 1972], модель, предложенная А. Розенцвейгом и Р. Х. Мак-Артуром [Rosenzweig, MacArthur, 1963]. В отечественной литературе очень известна модификация системы типа «хищник–жертва», принадлежащая А. Д. Базыкину, которая учитывает ограниченность субстрата в форме Мано, т. е. насыщение роста хищника, и ограниченный характер роста численности (по аналогии с моделью Ферхюльста) [Базыкин, 1985]. Обобщающая классическую модель Лотки–Вольтерры, модель А. Д. Базыкина демонстрирует куда более сложное поведение — наличие двух устойчивых стационарных состояний, между которыми происходят переключения в зависимости от начальных численностей популяций, затухающие колебания численностей и др. Кроме того, при некоторых значениях параметров система становится автоколебательной, а в фазовом пространстве формируется асимптотически устойчивый предельный цикл, вид которого не зависит от начальных численностей.

Первым разностным аналогом модели Лотки–Вольтерры, по всей видимости, является модель Николсона–Бейли, которая описывает взаимодействия типа «паразит–хозяин» [Nicholson, 1933; Nicholson, Bailey, 1935]. Традиционно при математическом моделировании сообществ «хозяин–паразит», которое было инициировано в основном энтомологами [Nicholson, 1933; Varley, 1947], предполагается, что взаимодействующие популяции имеют четко выраженные непересекающиеся между собой стадии развития, т. е. поколения оказываются дискретными. Это весьма отличается от модели Лотки–Вольтерры [Volterra, 1976], в которой предполагается, что поколения взаимодействующих популяций полностью перекрываются и процессы рождаемости и смертности непрерывны. Дискретные поколения неизбежно вводят временное отставание между потреблением жертвы и воспроизводством хищника. Именно наличие этих временных отставаний (которые позволяют учесть ненулевую скорость трансформации биомассы потребленных жертв в хищников), по всей видимости, представляет собой фундаментальное различие между дискретными и непрерывными по времени моделями типа «хищник–жертва» [Hassell, 2000; Nedorezov, 2012]. В дискретной по времени модели, как в непрерывном аналоге, могут возникать колебания с возрастающей амплитудой, которые напоминают вспышки. Численности паразита и хозяина при этом флуктуируют вокруг своих стационарных значений, при этом колебания паразита отстают по фазе от колебаний численности хозяина на четверть периода. Несмотря на явные ограничения возникающих в модели режимов (колебания с возрастающей амплитудой), модель Николсона–Бейли нашла множество применений, в том числе для описания пятнистого пространственного распределения планктона [Allen, 1975; Hassell et al., 1991; Comins et al., 1992].

Среди современных исследований пространственно-временной динамики популяций, взаимодействующих по принципу «хищник–жертва» и описываемых уравнениями с дискретным временем, следует отметить ряд весьма интересных работ [Agiza et al., 2009; Hu et al., 2011; Mistro et al., 2012; He, Li, 2014; Башкирцева и др., 2016; Khan, 2016; Huang, Zhang, 2016;

Huang et al., 2017, и др.]. В частности, были исследованы флуктуации дискретной по времени системы «хищник–жертва» («паразит–хозяин») при помощи методов теории динамического хаоса [Kon, 2006; Kang et al., 2008; Kang, Armbruster, 2011; Mistro et al., 2012]. Похожие работы, направленные на изучение возникающих динамических режимов, проводятся и на основе аппарата дифференциальных уравнений, например [Абакумов, Казакова, 2002; Hilker et al., 2006; Абакумов и др., 2015; Sambath et al., 2016, и др.]. Как правило, в этих исследованиях рассматриваются динамика каждой составляющей сообщества и ее изменения в результате взаимодействия между популяциями.

Очевидно, что к настоящему времени весьма подробно изучена динамика двувидового сообщества «хищник–жертва» («паразит–хозяин») [Базыкин, 1985]. Несмотря на то что простые системы хорошо соответствуют некоторым естественным примерам, когда один вид жертвы (хозяина) атакуется в основном одним видом хищника (или паразитоидным видом), многие природные системы включают сложные сети взаимодействующих видов [Hassell, 2000]. Широкое распространение получили исследования, посвященные непосредственному применению моделей разного уровня сложности и детализации к описанию и анализу динамики природных сообществ «хищник–жертва» [Hebblewhite, 2000; Абакумов, 2001; Elmhagen et al., 2011; Keim et al., 2011; Luiselli et al., 2014]. Нередко встречаются исследования, посвященные изучению динамики сообществ типа «хищник–жертва» («паразит–хозяин»), когда жертва или хищник представлены несколькими видами [Hogarth, Diamond, 1984; Kakehashi et al., 1984; Hassell, 2000; Liao et al., 2007; Liu, Bai, 2016; He et al., 2016; Liu, Fan, 2017; Mbava et al., 2017] или же когда одна из составляющих сообщества подвергается изъятию [Srinivasu et al., 2001; Walters et al., 2016; Liu et al., 2018]. В большинстве исследований динамика многовидовых систем описывается различными модификациями моделей Лотки–Вольтерры и Николсона–Бейли, предложенных для двувидовых сообществ, путем добавления дополнительных видов.

Большой пласт исследований связан с применением и развитием агентно-ориентированного подхода и клеточных автоматов. Например, в работе [McLane et al., 2011] обсуждается роль, которую играет агентно-ориентированный подход в задачах многовидовых взаимодействий. Также данный подход используется для исследования поведения системы «хищник–жертва» в контексте эволюции [Gras et al., 2009]. Следует отметить, что применение агентно-ориентированного подхода (клеточных автоматов) к изучению пространственно-временной динамики сообщества «хищник–жертва» позволяет получать интересные и красочные результаты [Ermentrout, Edelstein-Keshet, 1993; Musiani et al., 2010; McLane et al., 2011; DeAngelis, 2018]. В частности, карты пространственного распределения особей сообщества «хищник–жертва», полученные, например, в работах [McCauley et al., 1993; De Carvalho, Tomé, 2006], имеют весьма сложную структуру, которая объясняется разницей в скоростях распространения хищника и жертвы по ареалу, вызванной, в свою очередь, фундаментальными различиями в биологии видов, определяющими скорость роста популяций. В целом же устойчивость пространственно структурированной системы «хищник–жертва» зависит как от стратегии преследования жертвы хищником, так и от параметров, характеризующих перемещение особей по ареалу, то есть относительной подвижности особей обоих видов [McCauley, Wilson, de Roos, 1993].

В работах, посвященных изучению динамики системы «хищник–жертва» с учетом возрастной детализации или стадий развития, используются в основном модели с непрерывным временем [Satio, Takeuchi, 2003; Gourley, Kuang, 2004; Abrams, Quince, 2005; Sun et al., 2009; Xu, 2011; Chakraborty et al., 2011a, 2011b, 2012; Bhattacharyya, Pal, 2013, 2016; Ma et al., 2016; Khajanchi, Banerjee, 2017; Subhas Khajanchi, 2017], при этом системы с дискретным временем применяются реже [Wikan, 2001, 2017; Tang, Chen, 2001]. В частности, можно выделить работы, в которых рассматривается влияние возрастной структуры либо хищника [Tang, Chen, 2001; Gourley, Kuang, 2004], либо жертвы на развитие сообщества [Agarwal, Devi, 2010, 2011; Wikan, 2017].

В немногих работах представлены результаты исследований воздействия промыслового изъятия на динамику и развитие сообщества взаимодействующих структурированных популяций. Лишь в отдельных работах рассматривается влияние промысла на сообщество с учетом структуры (например, возраста и/или пола) его компонентов [Spencer, Collie, 1995; Gui, Ge, 2005; Giordano, Lutscher, 2011; Tahvonen et al., 2014; Liu et al., 2014, Al-Omari, 2015].

Следует отметить, что в сообществе «хищник–жертва», как и в локальной популяции, может возникать эффект гидры [Abrams, Quince, 2005; Abrams, 2009; Sieber, Hilker, 2012; Cortez, 2016].

Важное место в рамках исследований сообщества «хищник–жертва» занимает теория «оптимального кормления», которая посвящена изучению поведения хищников, в том числе с учетом пространственного распределения жертвы [Charnov, 1976; Pyke, 1984; Iwasa et al., 1981; Keim et al., 2011, и др.], а также пространственно-временной динамики сообщества в зависимости от стратегии охоты, предпочитаемой хищником [Hrbacek, 1962; Werner, Gilliam, 1984; Sih et al., 1985; Vilhuen, Hirvonen, 2003; Scherer, Smee, 2016].

Интересные результаты были получены в моделях типа «реакция–диффузия» с учетом межвидовых взаимодействий. Например, показана возможность возникновения устойчивых диссипативных структур в системе типа «хищник–жертва» [Разжевайкин, 1981]. Образующиеся в такой системе стоячие волны служат аналогом мозаичных структур в реальных популяциях. Использование в модели «реакция–диффузия» модификации системы Вольтерры, предложенной А. Д. Базыкиным [Базыкин, 1985, 2003], позволило описать однородный по пространству, но автоколебательный по времени режим, соответствующий предельному циклу локальной популяции, либо даже устойчивое во времени и периодическое по пространству решение, т. е. диссипативные структуры [Базыкин, Маркман, 1980; Белотелов, Саранча, 1984]. Обнаружено, что форма ареала и начальные условия в этом случае оказывают существенное влияние на характер формируемой пространственной динамики.

Обстоятельный обзор пространственных моделей с дискретным и непрерывным временем типа «хозяин–паразит» и «хищник–жертва» представлен в работе Ш. Бриггс и М. Хоупс [Briggs, Hoopes, 2004].

Модель «реакция–диффузия» с учетом межвидового взаимодействия типа «хищник–жертва» достаточно успешно применяется для изучения динамики сообщества «планктон–рыбы» [Медвинский и др., 2002; Thakur, Upadhyay, 2012; Гиричева, 2014; Абакумов и др., 2015, и др.]. В частности, было показано, что сложная пространственно-временная динамика планктона, которая может выражаться в нерегулярных спиральных пространственных структурах, сложным образом связана с пространственной структурой питающейся планктоном рыбы. Движение рыбы при этом обладает фрактальными свойствами.

Следует отметить задачи эпидемиологического характера, посвященные изучению пространственно-временной динамики сообщества, в котором в рамках одной из составляющих сообщества рассматриваются заражение и распространение болезни как в результате взаимодействия, так и миграции, а также гибель особей в результате заболевания [Sahoo, 2016; Mukherjee, 2016; Das, 2016; Biswas et al., 2016; Kant, Kumar, 2017].

Заключительные замечания

Представленный в данной статье обзор результатов по теоретической популяционной экологии не претендует на всеобщую полноту. Однако объем и разнообразие описанных результатов позволяют говорить о востребованности данного научного направления, что подтверждается большим количеством публикаций в авторитетных изданиях (отечественные и зарубежные журналы). Хотелось бы отметить, что описанные результаты в обзоре демонстрируют существенные возможности, которые дает математическое моделирование при решении биологических задач, формировании и обосновании биологических гипотез и получении важных содержательных интерпретаций и выводов.

На наш взгляд, наиболее интересными и перспективными исследованиями являются работы, которые используют достаточно простые математические модели, но при этом базируются на результатах полевых и эксперементальных данных. Вообще, активное развитие математической популяционной биологии и экологии существенно сдерживается малочисленностью полноценных долговременных наблюдений за популяционной динамикой. Получить данные по динамике возрастной структуры — большая удача. Примером являются результаты деятельности Международной комиссии по северному морскому котику. Здесь есть многолетние данные о динамике на всех основных лежбищах, по крайней мере по численности самцов-производителей (секачей) и по численности приплода — новорожденных щенков, и хорошие данные по возрастной структуре той части популяции, которая изымается в результате промысла. Но даже в этом случае построение модели динамики популяции северного морского котика с учетом половой и возрастной структуры, как и оценка коэффициентов модели, оказалось крайне сложной задачей, решение которой потребовало целого ряда дополнительных ограничений и допущений [Жданова и др., 2017; Zhdanova et al., 2017].

Есть ряд хороших многолетних наблюдений за динамикой грызунов и насекомых, но это, как правило, данные об оценках общей численности. Данные об изменениях возрастной структуры (или о соотношениях численностей на разных стадиях развития) малочисленны и отрывочны.

Еще сложнее получить надежные данные о перемещении особей в пространстве и о формировании пространственного распределения популяций. В качестве фактически исключительного примера таких данных можно привести опять-таки результаты деятельности Международной комиссии по северному морскому котику, в рамках которой на большинстве лежбищ проводились многолетнее мечение животных и анализ возврата и распределения меток по всем территориям. Это позволило оценить коэффициенты миграций и интенсивности «перемешивания» популяций. Однако, повторимся, наличие таких данных — большая редкость.

Еще больше проблем возникает при аназе моделей взаимодействующих популяций разных видов. Для адекватного применения и верификации этих моделей требуются многолетние данные о популяционной динамике нескольких разных видов, причем желательно не только об их численностях, но и о возрастной и половой структуре. Все большее понимание этого факта, стремление к международной кооперации и медленное, но достаточно постоянное пополнение объемных баз данных различного уровня по популяционной и популяционно-экологической тематике приводит к умеренному оптимизму и надежде, что полученные при моделировании теоретические результаты и концепции будут адекватно оценены и проверены.

Список литературы (References)

Абакумов А. И. Моделирование сообществ с учетом неопределенности данных // Сибирский экологический журнал. — 2001. — № 5. — С. 559–563.

Abakumov A. I. Modelirovanie soobschestv s uchetom neopredelennosti dannyih [Community modeling with data uncertainty] // Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. — 2001. — No. 2. — P. 559–563 (in Russian).

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).

Абакумов А. И., Израильский Ю. Г. Эффекты промыслового воздействия на рыбную популяцию // Математическая биология и биоинформатика. — 2016. — Т. 11, № 2. — С. 191–204. — DOI: 10.17537/2016.11.191

Abakumov A. I., Izrailsky Yu. G. Effekty promyslovogo vozdeystviya na rybnuyu populyatsiyu [The harvesting effect on a fish population] // Mathematical Biology and Bioinformatics. — 2016. — Vol. 11, No. 2. — P. 191–204 (in Russian).

Абакумов А. И., Израильский Ю. Г., Фрисман Е. Я. Сложная динамика планктона в топографическом вихре // Математическая биология и биоинформатика. — 2015. — Т. 10, № 1. — С. 416–426. — DOI: 10/17537/2015.10.416

Abakumov A. I., Izrailsky Yu. G., Frisman E. Ya. Slozhnaya dinamika planktona v topograficheskom vihre [Complex Plankton Dynamics in a Topographic Eddy] // Mathematical Biology and Bioinformatics. — 2015. — Vol. 10, No. 1. — P. 416–426 (in Russian).

Абакумов А. И., Ильин О. И., Иванко Н. С. Игровые задачи сбора урожая в биологическом сообществе // Математическая теория игр и ее приложения. — 2011. — Т. 3, № 2. — С. 3–17.

Abakumov A. I., Il'in O. I., Ivanko N. S. Igrovyye zadachi sbora urozhaya v biologicheskom soobshchestve [Game problems of harvesting in a biological community] // Automation and Remote Control. — 2011. — Vol. 3, No. 2. — P. 3–17 (in Russian).

Абакумов А. И., Казакова М. Г. Пространственная модель сообщества видов // Дальневосточный математический журнал. — 2002. — Т. 3, № 1. — С. 102–107.

Abakumov A. I., Kazakova M. G. Prostranstvennaya model soobschestva vidov [Spatial model of species community] // Far Eastern Mathematical Journal. — 2002. — Vol. 3, No. 1. — P. 102–107 (in Russian).

Апонин Ю. М., Апонина Е. А. Иерархия моделей математической биологии и численно-аналитические методы их исследования // Математическая биология и биоинформатика. — 2007. — Т. 2, № 2. — С. 347–360.

Aponin Yu. M., Aponina E. A. Hierarchy of Models in Mathematical Biology and Numerically-analytical Methods of its Investigation // Math. Biol. Bioinf. — 2007. — Vol. 2, No. 2. — P. 347–360. — DOI: 10.17537/2007.2.347 (in Russian).

Астахов В. В., Шабунин А. В., Стальмахов П. А. Бифуркационные механизмы разрушения противофазной синхронизации хаоса в связанных системах с дискретным временем // Изв. вузов, «ПНД». — 2006. — Т. 14, № 6. — С. 100–111.

Astakhov V. V., Shabunin A. V., Stalmakhov P. A. Bifurkatsionnyye mekhanizmy razrusheniya protivofaznoy sinkhronizatsii khaosa v svyazannykh sistemakh s diskretnym vremenem [Bifurcational mechanisms of destruction of antiphase chaotic synchronization in coupled discrete-time systems] // Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics — 2006. — Vol. 14, No. 6. — P. 100–111 (in Russian).

Астахов С. А., Безручко Б. П., Селезнев Е. П., Смирнов Д. А. Эволюция бассейнов притяжений аттракторов связанных систем с удвоением периода // Изв. вузов, «ПНД». — 1997. — Т. 5, № 2–3. — С. 87–99.

Astakhov S. A., Bezruchko B. P., Seleznev E. P., Smirnov D. A. Evolyutsiya basseynov prityazheniy attraktorov svyazannykh sistem s udvoyeniyem perioda [Evolution of the attraction basins of systems coupled with a period doubling bifurcation] // Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics. — 1997. — Vol. 5, No. 2–3. — P. 87–99 (in Russian).

Базыкин А. Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. — М.: Наука, 1985.

Bazykin A. D. Matematicheskaya biofizika vzaimodeystvuyushchikh populyatsiy [Mathematical biophysics of interacting populations] // Moscow: Nauka, 1985 (in Russian).

Базыкин А. Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. — М.–Ижевск: Ин-т компьют. исслед., 2003.

Bazykin A. D. Nelineynaya dinamika vzaimodeystvuyushchikh populyatsiy [Nonlinear dynamics of interacting populations] // Moscow–Izhevsk: In-t kompyut. issled., 2003 (in Russian).

Базыкин А. Д., Маркман Г. С. О диссипативных структурах в экологических системах // Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике. — Пущино: ОНТИ НЦБИ ФА СССР, 1980. — С. 135–148.

Bazykin A. D., Markman G. S. O dissipativnykh strukturakh v ekologicheskikh sistemakh [On Dissipative Structures in Ecological Systems] // Faktory raznoobraziya v matematicheskoy ekologii i populyatsionnoy genetike [Diversity Factors in Mathematical Ecology and Population Genetics]. — Pushchino: ONTI NTsBI FA SSSR, 1980. — P. 135–148 (in Russian).

Башкирцева И. А., Бояршинова П. В., Рязанова Т. В., Ряшко Л. Б. Анализ индуцированного шумом разрушения режимов сосуществования в популяционной системе «хищник–жертва» // Компьютерные исследования и моделирование. — 2016. — Т. 8, № 4. — С. 647–660.

Bashkirtseva I. A., Boyarshinova P. V., Ryazanova T. V., Ryashko L. B. Analiz indutsirovannogo shumom razrusheniya rezhimov sosushchestvovaniya v populyatsionnoy sisteme "khishchnik–zhertva" [Analysis of noise-induced destruction of coexistence regimes in "prey–predator" population model] // Computer Research and Modeling. — 2016. — Vol. 8, No. 4. — P. 647–660 (inRussian).

Безручко Б. П., Прохоров М. Д., Селезнев Е. П. Виды колебаний, мультистабильность и бассейны притяжения аттракторов симметрично связанных систем с удвоением периода // Изв. вузов. «ПНД». — 2002. — Т. 10, № 4. — С. 47–68.

Bezruchko B. P., Prokhorov M. D., Seleznev E. P. Vidy kolebaniy, multistabilnost i basseyny prityazheniya attraktorov simmetrichno svyazannykh sistem s udvoyeniyem perioda [Types of oscillations, multistability and attraction basins of attractors for symmetrically coupled systems with a period doubling] // Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics. — 2002. — Vol. 10, No. 4. — P. 47–68 (in Russian).

Безручко Б. П., Смирнов Д. А. Математическое моделирование и хаотические временные ряды. — Саратов: ГосУНЦ «Колледж», 2005.

Bezruchko B. P., Smirnov D. A. Matematicheskoye modelirovaniye i khaoticheskiye vremennyye ryady [Mathematical modeling and chaotic time series]. — Saratov: GosUNTs “Kolledzh”, 2005 (in Russian).

Белотелов Н. В., Саранча Д. А. Линейный анализ устойчивости двухуровневых систем с диффузией на экологическом примере // Биофизика. — 1984. — № 1. — С. 130–134.

Belotelov N. V., Sarancha D. A. Lineynyy analiz ustoychivosti dvukhurovnevykh sistem s diffuziyey na ekologicheskom primere [Linear analysis of the stability of two-level systems with diffusion on an ecological example] // Biophysics. — 1984. — No. 1. — P. 130–134 (in Russian).

Бигон. М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2-х т. — Т. 1. — М.: Мир, 1989.

Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. Ecology. Ecology: individuals, populations and communities. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1986. (Russ. ed.: *Begon M., Harper J. L., Townsend C. R.* Ekologiya. Osobi, populyatsii i soobshchestva: V 2-kh t. — Vol. 1. — Moscow: Mir, 1989.)

Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. — М.: Наука, 1976.

Volterra V. Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie. — Paris: Gauthier-Villars, 1931. (Russ. ed.: *Volterra V.* Matematicheskaya teoriya borby za sushchestvovaniye. — Moscow: Nauka, 1976.)

Гантмахер Ф. Р. Теория матриц. — М.: Наука, 1988.

Gantmakher F. R. Teoriya matrits [Theory of matrices]. — Moscow: Nauka, 1988 (in Russian).

Гаузе Г. Ф. Исследование над борьбой за существование в смешанных популяциях // Зоол. журн. — 1935. — Т. 14, вып. 2. — С. 243–270.

Gauze G. F. Issledovaniye nad borboy za sushchestvovaniye v smeshannykh populyatsiyakh [Study of the struggle for existence in mixed populations] // Russian Journal of Zoology. — 1935. — Vol. 14, Issue. 2. — P. 243–270 (in Russian).

Гаузе Г. Ф. Борьба за существование. — М.–Ижевск: Ин-т компьют. иссл., 2002.

Gauze G. F. Borba za sushchestvovaniye [The struggle for existence]. — Moscow–Izhevsk: In-t kompyut. issl., 2002 (in Russian).

Гигаури А. А., Свирижев Ю. М. Распространение волн в системах «ресурс–потребитель» // ДАН СССР. — 1981. — Т. 258, № 5. — С. 1274–1276.

Gigauri A. A., Svirizhev Yu. M. Rasprostraneniye voln v sistemakh “resurs–potrebitel” [Wave propagation in resource-consumer systems] // DAN SSSR. — 1981. — Vol. 258, No. 5. — P. 1274–1276 (in Russian).

Гиричева Е. Е. Динамические эффекты в системе «хищник–жертва» на примере планктонного сообщества // Информатика и системы управления. — 2014. — № 4. — С. 31–40.

Giricheva E. E. Dinamicheskiye effekty v sisteme “khishchnik–zhertva” na primere planktonnogo soobshchestva [Dynamic effects in a “predator–prey” model of the plankton community] // Information science and control systems. — 2014. — No. 4. — P. 31–40 (in Russian).

Гурли С. А., Соу Д. В. Х., Ву Д. Х. Нелокальные уравнения реакции-диффузии с запаздыванием: биологические модели и нелинейная динамика // Современная математика. Фундаментальные направления. — 2003. — Т. 1. — С. 84–120.

Gourley S. A., So J. W.-H., Wu J. H. Nonlocality of Reaction-Diffusion Equations Induced by Delay: Biological Modeling and Nonlinear Dynamics // Journal of Mathematical Sciences. — 2004. — Vol. 124, Issue 4. — P. 5119–5153. (Original Russian paper: *Gourley S. A., So J. W.-H., Wu J. H.* Nelokalnyye uravneniya reaktsii-diffuzii s zapazdyvaniyem: biologicheskiye modeli i nelineynaya dinamika // Sovremennaya matematika. Fundamentalnyye napravleniya. — 2003. — Vol. 1. — P. 84–120.)

Жданова О. Л., Фрисман Е. Я. Нелинейная динамика численности популяции: влияние усложнения возрастной структуры на сценарии перехода к хаосу // Журнал общей биологии. — 2011. — Т. 72, № 3. — С. 214–229.

Zhdanova O. L., Frisman E. Ya. Nonlinear population dynamics: Complication of the age structure influences transition to chaos scenarios // Biology Bulletin Reviews. — 2011. — Vol. 1, No. 5. — P. 395–406. (Original Russian paper: *Zhdanova O. L., Frisman E. Ya.* Nelineynaya dinamika chislennosti populyatsii: vliyaniye uslozhneniya vozrastnoy struktury na stsenarii perekhoda k khaosu // Zhurnal obshchey biologii. — 2011. — Vol. 72, No. 3. — P. 214–229.)

Жданова О. Л., Кузин А. Е., Фрисман Е. Я. Математическое моделирование динамики выживаемости самок северного морского котика *Callorhinus ursinus* (Linnaeus, 1758) стада острова Тюлений // Биология моря. — 2017. — Т. 43, № 5. — С. 310–320.

Zhdanova O. L., Kuzin A. E., Frisman E. Ya. Mathematical Modeling of the Variation in the Survival of Female Northern Fur Seals, *Callorhinus ursinus* (Linnaeus, 1758), on Tyuleniy Island // Russian Journal of Marine Biology. — 2017. — Vol. 43, No. 5. — P. 348–358. (Original Russian paper: *Zhdanova O. L., Kuzin A. E., Frisman E. Ya.* Matematicheskoe modelirovanie dinamiki vyizhivaemosti samok severnogo morskogo kotika Sallorhinus ursinus (Linnaeus, 1758) stada ostrova Tyuleniy // Biologiya morya. — 2017. — Vol. 43, No. 5. — P. 348–358.)

Жданова О. Л., Фрисман Е. Я. Влияние оптимального промысла на характер динамики численности и генетического состава двухвозрастной популяции // Известия РАН. Сер. биологическая. — 2013. — № 6. — С. 738–749.

Zhdanova O. L., Frisman E. Ya. The effect of optimal harvesting on the dynamics of size and genetic composition of a two-age population // Biology Bulletin. — 2014. — Vol. 41, Issue 2. — P. 176–186. (Original Russian paper: *Zhdanova O. L., Frisman E. Ya.* Vliyanie optimal'nogo promysla na kharacter dinamiki chislennosti i geneticheskogo sostava dvuhvozrastnoj populyacii // Izvestiya RAN. Ser. biologicheskaya. — 2013. — No. 6. — P. 738–749.)

Жданова О. Л., Фрисман Е. Я. Модельный анализ последствий оптимального промысла для эволюции двухвозрастной популяции // Информатика и системы управления. — 2014. — № 2. — С. 12–21.

Zhdanova O. L., Frisman E. Ya. Model'nyj analiz posledstvij optimal'nogo promysla dlya evolyucii dvuhvozrastnoj populyacii [Model analysis of the optimal harvesting effects on the evolution of a two-aged population] // Informatics and Control Systems. — 2014. — No. 2. — P. 12–21 (in Russian).

Ильин О. И. Об оптимальной эксплуатации популяций рыб с возрастной структурой // Сибирский журнал индустриальной математики. — 2007. — Т. 10, № 3. — С. 43–57.

Il'in O. I. Ob optimal'noj expluatacii populyacij ryb s vozrastnoj strukturoj [On optimal exploitation of age structured fish populations] // Siberian Journal of Industrial Mathematics. — 2007. — Vol. 10, No. 3. — P. 43–57 (in Russian).

Капица С. П. Общая теория роста человечества: сколько людей жило, живет и будет жить на Земле. — М.: Наука, 1999.

Kapica S. P. Obschaya teoriya rosta chelovechestva: skol'ko lyudej zhilo, zhivyot i budet zhit' na Zemle [The general theory of the growth of mankind: How many people lived, lives and will live on Earth]. — Moscow: Nauka, 1999 (in Russian).

Колмогоров А. Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций // Проблемы кибернетики. — 1972. — № 5. — С. 100–106.

Kolmogorov A. N. Kachestvennoe izuchenie matematicheskih modelej dinamiki populyacij [Qualitative study of mathematical models of population dynamics] // Problems of Cybernetics. — 1972. — No. 5. — P. 100–106 (in Russian).

Колмогоров А. Н., Петровский И. Г., Пискунов Н. С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества, и его применение к одной биологической проблеме // Бюл. МГУ, сер. «Математика и механика». — 1937. —Т. 6, № 1. — С. 1–26.

Kolmogorov A. N., Petrovskij I. G., Piskunov N. S. Issledovanie uravnenij diffuzii, soedinennoj s vozrastaniem kolichestva, i ego primenenie k odnoy biologicheskoy probleme [Investigation of the diffusion equation, coupled with increasing quantity, and its application to a certain biological problem] // Bulletin of the Moscow State University, series "Mathematics and Mechanics". — 1937. — Vol. 6, No. 1. — P. 1–26 (in Russian).

Кузнецов А. П., Кузнецов С. П. Критическая динамика решеток связанных отображений у порога хаоса // Известия высших учебных заведений. Радиофизика. — 1991. — Т. 34, № 10–12. — С. 1079–1115.

Kuznetsov A. P., Kuznetsov S. P. Critical dynamics of coupled-map lattices at onset of chaos (review) // Radiophysics and Quantum Electronics. — 1991. — Vol. 34, Issue 10–12. — P. 845–868. (Original Russian paper: *Kuznetsov A. P., Kuznetsov S. P.* Kriticheskaya dinamika reshyotok svyazannyh otobrazhenij u poroga khaosa // Izvestiya vysshyh uchebnyh zavedenij. Radiofizika. — 1991. — Vol. 34, No. 10–12. — P. 1079–1115.)

Кузнецов С. П. Универсальность и подобие связанных систем Фейгенбаума // Известия высших учебных заведений. Радиофизика — 1985. — Т. 27, № 8. — С. 991–1007.

Kuznetsov S. P. Universality and scaling in the behavior of coupled Feigenbaum systems // Radiophysics and Quantum Electronics. — 1985. — Vol. 28, Issue 8. — P. 681–695. (Original Russian paper: *Kuznetsov S. P.* Universal'nost' i podobie svyazannyh system Feigenbauma // Izvestiya vysshyh uchebnyh zavedenij. Radiofizika — 1985. — Vol. 27, No. 8. — P. 991–1007.)

Кузнецов С. П., Пиковский А. С. Переход от симметричного к несимметричному режиму хаотической динамики в системе диссипативно связанных рекуррентных отображений // Известия высших учебных заведений. Радиофизика. — 1989. — Т. 32, № 1. — С. 49–54.

Kuznetsov S. P., Pikovskii A. S. Transition from a symmetric to a nonsymmetric regime under conditions of randomness dynamics in a system of dissipatively coupled recurrence mappings // Radiophysics and Quantum Electronics. — 1989. — Vol. 32, Issue 1. — P. 41–45. (Original Russian paper: *Kuznetsov S. P., Pikovskii A. S.* Perehod ot simmetrichnogo k nesimmetrichnomu rezhimu khaoticheskoj dinamiki v sisteme dissipativno svyazannyh rekkurentnyh otobrazhenij // Izvestiya vysshyh uchebnyh zavedenij. Radiofizika. — 1989. — Vol. 32, No. 1. — P. 49–54.)

Кулаков М. П. Об одной модели миграционно связанных популяций с дальнодействующими взаимодействиями // Региональные проблемы. — 2018. — Т. 21, № 2. — С. 52–60.

Kulakov M. P. Ob odnoy modeli migratsionno svyazannykh populyatsiy s dal'nodeystvuyushchimi vzaimodeystviyami [On a model of populations coupled by migration with long-range interactions] // Regional Problems. — 2018. — Vol. 21, No. 2. — P. 52–60 (in Russian).

Кулаков М. П., Неверова Г. П., Фрисман Е. Я. Мультистабильность в моделях динамики миграционно-связанных популяций с возрастной структурой // Нелинейная динамика. — 2014. — Т. 10, № 4. — С. 407–425.

Kulakov M. P., Neverova G. P., Frisman E. Ya. Mul'tistabil'nost' v modelyakh dinamiki migratsionno-svyazannykh populyatsiy s vozrastnoy strukturoy [Multistability in dynamic models of migration coupled populations with an age structure] // Rus. J. Nonlin. Dyn. — 2014. — Vol. 10, No. 4. — P. 407–425 (in Russian).

Кулаков М. П., Фрисман Е. Я. Кластеризация и химеры в модели пространственно-временной динамики популяций с возрастной структурой // Нелинейная динамика. — 2018. — Т. 14, № 1. — С. 13–31.

Kulakov M. P., Frisman E. Ya. Klasterizatsiya i khimery v modeli prostranstvenno-vremennoy dinamiki populyatsiy s vozrastnoy strukturoy [Clustering and chimeras in the model of the spatial-temporal dynamics of agestructured populations] // Rus. J. Nonlin. Dyn. — 2018. — Vol. 14, No. 1. — P. 13–31 (in Russian).

Ласт Е. В., Луппов С. П., Фрисман Е. Я. Динамическая неустойчивость в математической модели динамики численности популяций лососевых видов рыб // Дальневосточный математический журнал. — 2001. — Т. 2, №. 1. — С. 114–125.

Last E. V., Luppov S. P., Frisman E. Ya. Dinamicheskaya neustojchivost' v matematicheskoj modeli dinamiki chislennosti populyacij lososevyh vidov ryb [Dynamic instability in the mathematical model of population dynamics of salmon species] // Far Eastern Mathematical Journal. — 2001. — Vol. 2, No. 1. — P. 114–125 (in Russian).

Ли Ч. Введение в популяционную генетику. — М.: Мир, 1978.

Li C. C., ed. First course in population genetics / Boxwood Press, Pacific Grove, California, USA, 1976. (Russ. ed.: *Li Ch.* Vvedenie v populyacionnuyu genetiku. — Moscow: Mir, 1978.)

Логофет Д. О. Способна ли миграция стабилизировать экосистему? (Математический аспект) // Журнал общей биологии. — 1978. — Т. 39. — С. 123–129.

Logofet D. O. Sposobna li migraciya stabilizirovat' ehkosistemu? (Matematicheskij aspekt) [Is migration able to stabilize the ecosystem? (Mathematical Aspect)] // Journal of General Biology. — 1978. — Vol. 39. — P. 123–129 (in Russian).

Логофет Д. О., Белова И. Н. Неотрицательные матрицы как инструмент моделирования динамики популяций: классические модели и современные обобщения // Фундам. и прикл. математ. — 2007. — Т. 13, № 4. — С. 145–164.

Logofet D. O., Belova I. N. Neotricatel'nye matricy kak instrument modelirovaniya dinamiki populyacij: klassicheskie modeli i sovremennye obobshcheniya [Non-negative matrices as a tool for modeling population dynamics: classical models and modern generalizations] // Fundamental and applied mathematics. — 2007. — Vol. 13, No. 4. — P. 145–164 (in Russian).

Логофет Д. О., Белова И. Н., Казанцева Е. С., Онипченко В. Г. Ценопопуляция незабудочника кавказского (Eritrichium caucasicum) как объект математического моделирования. I. Граф жизненного цикла и неавтономная матричная модель // Журнал общей биологии. — 2017. — Т. 78, № 1. — С. 56–66.

Logofet D. O., Belova I. N., Kazantseva E. S., Onipchenko V. G. Local population of Eritrichium caucasicum as an object of mathematical modelling. I. Life cycle graph and a nonautonomous matrix model // Biology Bulletin Reviews. — 2017. — Vol. 7, Issue 5. — P. 415–427. (Original Russian paper: *Logofet D. O., Belova I. N., Kazantseva E. S., Onipchenko V. G.* Cenopopulyaciya nezabudochnika kavkazskogo (Eritrichium caucasicum) kak ob'ekt matematicheskogo modelirovaniya. I. Graf zhiznennogo cikla i neavtonomnaya matrichnaya model' // Zhurnal obshchei biologii — 2017. — Vol. 78, No. 1. — P. 56–66.)

Логофет Д. О., Клочкова И. Н. Математика модели Лефковича: репродуктивный потенциал и асимптотические циклы // Мат. моделирование. — 2002. — Т. 14, № 10. — С. 116 –126.
Logofet D. O., Klochkova I. N. Matematika modeli Lefkovicha: reproduktivnyj potencial i asimptoticheskie cikly [The mathematics of the Lefkovich model: the reproductive potential and asymptotic cycles] // Mathematical modeling. — 2002. — Vol. 14, No. 10. — P. 116–126 (in Russian).

Логофет Д. О., Уланова Н. Г., Белова И. Н. Поливариантный онтогенез у вейников: новые модели и новые открытия // Журнал общей биологии. — 2015. — Т. 76, № 6. — С. 438–460.
Logofet D. O., Ulanova N. G., Belova I. N. Polyvariant ontogeny in woodreeds: novel models and new discoveries // Biology Bulletin Reviews. — 2016. — Vol. 6, Issue 5. — P. 365–385. (Original Russian paper: *Logofet D. O., Ulanova N. G., Belova I. N.* Polivariantnyj ontogenez u vejnikov: novye modeli i novye otkrytiya // Zhurnal obshchei biologii. — 2015. — Vol. 76, No. 6. — P. 438–460.)

Мальтус Т. Опыт о законе народонаселения. — М.: Директмедиа Паблишинг, 2008.
Malthus T., ed. An Essay on the Principle of Population. — J. Johnson, St. Paul's Church-Yard, London, 1798. (Russ. ed.: *Mal'tus T.* Opyt o zakone narodonaseleniya. — Moscow: Directmedia Publishing, 2008.)

Медвинский А. Б., Петровский С. В., Тихонова И. А., Тихонов Д. А., Ли Б. Л., Вентурино Э., Мальхё Х., Иваницкий Г. Р. Формирование пространственно-временных структур, фракталы и хаос в концептуальных экологических моделях на примере динамики взаимодействующих популяций планктона и рыбы // Успехи физических наук. — 2002. — Т. 172, № 1. — С. 31–66. — DOI: 10.1070/PU2002v045n01ABEH000980
Medvinskii A. B., Petrovskii S. V., Tikhonova I. A., Tikhonov D. A., Li B. L., Venturino E., Malchow H., Ivanitskii G. R. Formirovaniye prostranstvenno-vremennykh struktur, fraktaly i khaos v kontseptual'nykh ekologicheskikh modelyakh na primere dinamiki vzaimodeystvuyushchikh populyatsiy planktona i ryby [Spatio-temporal pattern formation, fractals, and chaos in conceptual ecological models as applied to coupled plankton-fish dynamics] // Phys. Usp. — 2002. — Vol. 172, No. 1. — P. 27–57 (in Russian).

Неверова Г. П., Абакумов А. И., Фрисман Е. Я. Влияние промыслового изъятия на режимы динамики лимитированной популяции: результаты моделирования и численного исследования // Математическая биология и биоинформатика. — 2016. — Т. 11, № 1. — С. 1–13. — DOI: 10.17537/2016.11.1
Neverova G. P., Abakumov A. I., Frisman E. Ya. Vliyaniye promyslovogo iz'yatiya na rezhimy dinamiki limitirovannoy populyatsii: rezul'taty modelirovaniya i chislennogo issledovaniya [Dynamic modes of exploited limited population: results of modeling and numerical study] // Mathematical Biology and Bioinformatics. — 2016. — Vol. 11, No. 1. — P. 1–13 (in Russian).

Неверова Г. П., Абакумов А. И., Фрисман Е. Я. Режимы динамики лимитированной структурированной популяции при избирательном промысле // Математическая биология и биоинформатика. — 2017. — Т. 12, №. 2. — С. 327–342. — DOI: 10.17537/2017.12.327
Neverova G. P., Abakumov A. I., Frisman E. Ya. Rezhimy dinamiki limitirovannoy strukturirovannoy populyatsii pri izbiratel'nom promysle [Dynamic Modes of Limited Structured Population under Age Specific Harvest] // Mathematical Biology and Bioinformatics. — 2017. — Vol. 12, No. 2. — P. 327–342 (in Russian).

Неверова Г. П., Жигальский О. А., Марков Н. И., Фрисман Е. Я. Сравнение пространственно-временной динамики промысловых видов животных, обитающих на территориях Среднего Приамурья и Свердловской области // Региональные проблемы. — 2015. — Т. 18, № 1. — С. 26–30.
Neverova G. P., Zhigalsky O. A., Markov N. I., Frisman E. Ya. Sravneniye prostranstvenno-vremennoy dinamiki promyslovykh vidov zhivotnykh, obitayushchikh na territoriyakh Srednego Priamur'ya i Sverdlovskoy oblasti [Comparison of the spatial-temporal dynamics of commercial species of animals inhabiting the Middle Amur Region and the Sverdlovsk Region] // Regional Problems. — 2015. — Vol. 18, No. 1. — P. 26–30 (in Russian).

Неверова Г. П., Фрисман Е. Я. Сравнительный анализ влияния различных типов плотностной регуляции на динамику численности структурированных популяций // Информатика и системы управления. — 2015. — № 1 (43). — С. 41–53.
Neverova G. P., Frisman E. Ya. Sravnitel'nyy analiz vliyaniya razlichnykh tipov plotnostnoy regulyatsii na dinamiku chislennosti strukturirovannykh populyatsiy [Comparative analysis of the influence of various types of density regulation on the dynamics of the number of structured populations] // Information Science and Control Systems. — 2015. — Vol. 43, No. 1. — P. 41–53 (in Russian).

Недорезов Л. В., Неклюдова В. Л. Непрерывно-дискретные модели динамики численности двух возрастной популяции // Сибирский экологический журнал. — 1999. — Т. 4. — С. 371–375.

Nedorezov L. V., Neklyudova V. L. Nepreryvno-diskretnyye modeli dinamiki chislennosti dvukh vozrastnoy populyatsii [A Continuous-discrete models of time course of the number of a two age population] // Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. — 1999. — Vol. 4. — P. 371–375 (in Russian).

Недорезов Л. В., Утюпин Ю. В. Дискретно-непрерывная модель динамики численности двухполой популяции // Сибирский математический журнал. — 1999. — Т. 44, № 3. — С. 650–659.

Nedorezov L. V., Utyupin Yu. V. Diskretno-nepreryvnaya model' dinamiki chislennosti dvukhpoloy populyatsii [Discrete-continuous model of the dynamics of the population of a bisexual population] // Siberian Mathematical Journal. — 1999. — Vol. 44, No. 3. — P. 650–659 (in Russian).

Недорезов Л. В. Лекции по математической экологии. — Новосибирск: Сибирский хронограф, 1997.

Nedorezov L. V. Lektsii po matematicheskoy ekologii [Lectures on mathematical ecology]. — Novosibirsk: Sibirskiy khronograf, 1997 (in Russian).

Новиков Е. А., Панов В. В., Мошкин М. П. Плотностно-зависимые механизмы регуляции численности красной полевки (Myodes rutilus) в оптимальных и суботимальных местообитаниях юга Западной Сибири // Журн. общей биол. — 2012. — Т. 73, № 1. — С. 49–58.

Novikov E. A., Panov V. V., Moshkin M. P. Plotnostno-zavisimyye mekhanizmy regulyatsii chislennosti krasnoy polevki (Myodes rutilus) v optimal'nykh i subotimal'nykh mestoobitaniyakh yuga Zapadnoy Sibiri [Density-dependent regulation in populations of northern red-backed voles (Myodes Rutilus) in optimal and suboptimal habitats of south-west Siberia] // Zhurnal Obshchei Biologii. — 2012. — Vol. 73, No. 1. — P. 49–58 (in Russian).

Примак Р. Основы сохранения биоразнообразия. — М.: Изд-во науч. и учебн.-методич. центра, 2002.

Primack R. B. Osnovy sokhraneniya bioraznoobraziya [An Introduction to Conservation Biology]. — Moscow: Izd-vo nauch. i uchebn.-metodich. tsentra, 2002 (in Russian).

Разжевайкин В. Н. О возникновении стационарных диссипативных структур в системе типа «хищник–жерва» // Автоволновые процессы в системах с диффузией. — Горький: Горьковский ун-т, 1981. — С. 243–249.

Razhevaykin V. N. O vozniknovenii statsionarnykh dissipativnykh struktur v sisteme tipa “khishchnik–zhertva” [On the origin of stationary dissipative structures in a “predator–prey” type system] // Avtovolnovyye protsessy v sistemakh s diffuziyey. — Gor''kiy: Gor'kovskiy un-t, 1981. — P. 243–249 (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., Кулаков М. П., Фрисман Е. Я. Модель динамики численности двухвозрастной популяции: устойчивость, мультистабильность и хаос // Нелинейная динамика. — 2016. — Т. 12, № 4. — С. 591–603.

Revutskaya O. L., Neverova G. P., Kulakov M. P., Frisman E. Ya. Model' dinamiki chislennosti dvukhvozrastnoy populyatsii: ustoychivost', mul'tistabil'nost' i khaos [Model of age-structured population dynamics: stability, multistability, and chaos] // Russian Journal of Nonlinear Dynamics. — 2016. — Vol. 12, No. 4. — P. 591–603 (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).

Рикер У. Е. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. — М.: Пищ. пром-ть. 1979.
Ricker W. E. Metody otsenki i interpretatsii biologicheskikh pokazateley populyatsiy ryb [Methods for assessing and interpreting the biological parameters of fish populations]. — Moscow: Pishch. prom-t', 1979 (in Russian).

Розенберг Г. С. Модели в фитоценологии. — М.: Наука, 1984.
Rosenberg G. S. Modeli v fitotsenologii [Models in phytocenology]. — Moscow: Nauka, 1984 (in Russian).

Свирежев 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).

Свирижев Ю. М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. — М.: Наука, 1987.
Svirizhev Yu. M. Nelineynyye volny, dissipativnyye struktury i katastrofy v ekologii [Nonlinear waves, dissipative structures and catastrophes in ecology]. — Moscow: Nauka, 1987 (in Russian).

Свирижев Ю. М., Гигаури А. А., Разжевайкин В. Н. Волны в экологии // Нелинейные волны с самоорганизацией. — М.: Наука, 1983. — С. 32–47.
Svirizhev Yu. M., Gigauri A. A., Razzhevaykin V. N. Volny v ekologii [Waves in ecology] // Nelineynyye volny s samoorganizatsiyey [Nonlinear waves with self-organization]. — Moscow: Nauka, 1983. — P. 32–47 (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).

Топаж А. Г., Абрамова А. В., Толстопятов С. Е. Дискретные модели популяционной динамики: достоинства, проблемы и обоснование // Компьютерные исследования и моделирование. — 2016. — Т. 8, вып. 2. — С. 267–284.
Topaj A. G., Abramova A. V., Tolstopyatov S. E. Diskretnyye modeli populyatsionnoy dinamiki: dostoinstva, problemy i obosnovaniye [Discrete Models in Population Dynamics: Advantages, Problems, and Justification] // Computer Research and Modeling. — 2016. — Vol. 8, No. 2. — P. 267–284 (in Russian).

Тузинкевич А. В. Интегральные модели пространственно-временной динамики экосистем. — Владивосток: ИАПУ ДВО АН СССР, 1989.
Tuzinkevich A. V. Integral'nyye modeli prostranstvenno-vremennoy dinamiki ekosistem [Integral models of spatio-temporal dynamics of ecosystems]. — Vladivostok: IAPU DVO AN SSSR, 1989 (in Russian).

Фрисман Е. Я., Ласт Е. В. Нелинейные связи в популяционной динамике, связанные с возрастной структурой и влиянием промысла // Известия РАН. Серия биологическая. — 2005. — № 5. — С. 517–530.
Frisman E. Ya., Last E. V. Nonlinear effects on population dynamics related to age structure and fishery impact // Biology Bulletin — 2005. — Vol. 32, No. 5. — P. 425–437. (Original Russian paper: *Frisman E. Ya., Last E. V.* Nelineynyye svyazi v populyatsionnoy dinamike, svyazannyye s vozrastnoy strukturoy i vliyaniyem promysla // Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya. — 2005. — Vol. 5, No. 5. — P. 517–530.)

Фрисман Е. Я. Динамика генов в цепочке генов популяций // Математические модели популяций. — Владивосток: Дальнаука, 1979. — С. 123–131.
Frisman E. Ya. Dinamika genov v tsepochke genov [Dynamics of genes in the gene chain] // Matematicheskiye modeli populyatsiy [Mathematical models of populations]. — Vladivostok: Dal'nauka, 1979. — P. 123–131 (in Russian).

Фрисман Е. Я. Математические модели динамики численности локальной однородной популяции. — Владивосток: Дальрыбвтуз, 1996. — С. 59.
Frisman E. Ya. Matematicheskiye modeli dinamiki chislennosti lokal'noy odnorodnoy populyatsii [Mathematical models of population dynamics of a local homogeneous population]. — Vladivostok: Dal'rybvtuz, 1996 (in Russian).

Фрисман Е. Я. О механизме сохранения неравномерности в пространственном распределении особей // Математическое моделирование в экологии. — М.: Наука, 1978. — С. 145–153.
Frisman E. Ya. O mekhanizme sokhraneniya neravnomernosti v prostranstvennom raspredelenii osobey [On the Mechanism of Preservation of Unevenness in the Spatial Distribution of Species] // Matematicheskoye modelirovaniye v ekologii [Mathematical Modeling in Ecology]. — Moscow: Nauka, 1978. — P. 145–153 (in Russian).

Фрисман Е. Я. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности популяций с возрастной структурой // Доклады академии наук. — 1994. — Т. 338, № 2. — С. 282–286.

Frisman E. Ya. Strannyye attraktory v prosteyshikh modelyakh dinamiki chislennosti populyatsiy s vozrastnoy strukturoy [Strange attractors in the simplest models of population dynamics with age structure] // Doklady akademii nauk. — 1994. — Vol. 338, No. 2. — P. 282–286 (in Russian).

Фрисман Е. Я., Неверова Г. П., Кулаков М. П., Жигальский О. А. Смена динамических режимов в популяциях видов с коротким жизненным циклом: результаты аналитического и численного исследования // Математическая биология и биоинформатика. — 2014. — Т. 9, № 2. — С. 414–429.

Frisman E. Ya., Neverova G. P., Kulakov M. P., Zhigalskii O. A. Smena dinamicheskikh rezhimov v populyatsiyakh vidov s korotkim zhiznennym tsiklom: rezul'taty analiticheskogo i chislennogo issledovaniya [Changing the dynamic modes in populations with short life cycle: mathematical modeling and simulation] // Mathematical Biology and Bioinformatics — 2014. — Vol. 9, No. 2. — P. 414–429 (in Russian).

Фрисман Е. Я., Кулаков М. П., Ревуцкая О. Л. Классификация динамических математических моделей и наблюдаемых в них нелинейных эффектов // Региональные проблемы. — 2017. — Т. 20, № 4. — С. 17–29.

Frisman E. Ya., Kulakov M. P., Revutskaya O. L. Klassifikatsiya dinamicheskikh matematicheskikh modeley i nablyudayemykh v nikh nelineynykh effektov [Classification of dynamic mathematical models and nonlinear effects] // Regional problems. — 2017. — Vol. 20, No. 4. — P. 17–29 (in Russian).

Фрисман Е. Я., Ласт Е. В., Лазуткин А. Н. Механизмы и особенности сезонной и долговременной динамики популяций полевок *Clethrionomys rufocanus* и *Cl. rutilus*: количественный анализ и математическое моделирование // Вестн. Сев.-Вост. науч. центра Дальневост. отд. РАН. — 2010. — № 2. — С. 43–47.

Frisman E. Ya., Last E. V. Lazutkin A. N. Mekhanizmy i osobennosti sezonnoy i dolgovremennoy dinamiki populyatsiy polevok Clethrionomys rufocanus i Cl. rutilus: kolichestvennyy analiz i matematicheskoye modelirovaniye [The Mechanisms and Peculiar Characters of Seasonal and Long-Term Dynamics of Voles Clethrionomys rufocanus and Cl. rutilus: a Quantitative Study and Mathematical Modeling] // Bulletin of the North-East Scientific Center, Russia Academy of Sciences Far East Branch. — 2010. — No. 2. — P. 43–47 (in Russian).

Фрисман Е. Я., Тузинкевич А. В., Громова Н. П. «Пятнистость» пространственных структур популяции и происхождение видов как следствие динамической неустойчивости // Вестн. ДВО РАН. — 1996. — № 4. — С. 120–129.

Frisman E. Ya., Tuzinkevich A. V., Gromova N. P. "Pyatnistost'" prostranstvennyh struktur populya-cii i proiskhozhdenie vidov kak sledstvie dinamicheskoj neustojchivosti ["Spot" of spatial structures of population and species origin due to dynamic instability] // Vestn. DVO RAN. — 1996. — No. 4. — P. 120–129 (in Russian).

Хорн Р., Джонсон Ч. Матричный анализ. — М.: Мир, 1989.

Horn R. A., Johnson C. R. Matrix analysis. — New York: Cambridge university press, 1985. (Russ. ed.: *Horn R., Dzhonson C. H.* Matrichnyj analiz. — Moscow: Mir, 1989.)

Шапиро А. П. К вопросу о циклах в возвратных последовательностях // Управление и информация. — Вып. 3. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1972. — С. 96–118.

Shapiro A. P. K voprosu o ciklah v vozvratnyh posledovatel'nostyah [On the question of cycles in recurrent sequences] // Upravlenie i informaciya [Control and Information]. — Is. 3. — Vladivostok: DVO AN SSSR, 1972. — P. 96–118 (in Russian).

Шапиро А. П. Роль плотностной регуляции в возникновении колебаний численности многовозрастной популяции // Исследования по математической популяционной экологии. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. — С. 3–17.

Shapiro A. P. Rol' plotnostnoj regulyacii v vozniknovenii kolebanij chislennosti mnogovozrast-noj populyacii [The role of density regulation in the occurrence of fluctuations in the abundance of a multi-aged population] // Issledovaniya po matematicheskoj populyacionnoj ehkologii [Studies in mathematical population ecology]. — Vladivostok: DVNC AN SSSR, 1983. — P. 3–17 (in Russian).

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).

Шепелев И. А., Вадивасова Т. Е. Уединенные состояния в 2D-решетке бистабильных элементов при глобальном и близком к глобальному характере взаимодействия // Нелинейная динамика. — 2017. — Т. 13, № 3. — С. 317–329.

Shepelev I. A., Vadivasova T. E. Uyedinennyye sostoyaniya v 2D-reshetke bistabil'nykh elementov pri global'nom i blizkom k global'nomu kharaktere vzaimodeystviya [Solitary states in a 2D lattice of bistable elements with global and close to global interaction] // Rus. J. Nonlin. Dyn. — 2017. — Vol. 13, No. 3. — P. 317–329 (in Russian).

Aanes R., Saether B. E., Oritsland N. A. Fluctuations of an introduced population of Svalbard reindeer: the effects of density dependence and climatic variation // Ecography. — 2000. — Vol. 23. — P. 437–443.

Abrams D. M., Strogatz S. H. Chimera states for coupled oscillators // Physical review letters. — 2003. — Vol. 93, No. 17. — P. 1–4.

Abrams P. A. When does greater mortality increase population size? The long history and diverse mechanisms underlying the hydra effect // Ecology Letters. — 2009. — Vol. 12, No. 5. — P. 462–474.

Abrams P. A., Matsuda H. The effect of adaptive change in the prey on the dynamics of an exploited predator population // Can. J. Fish Aquat. Sci. — 2005. — Vol. 62, No. 8. — P. 758–766.

Abrams P. A., Quince C. The impact of mortality on predator population size and stability in systems with stage-structured prey // Theoretical Population Biology. — 2005. — Vol. 68, No. 4. — P. 253–266.

Ackleh A. S., De Leenheer P. Discrete three-stage population model: persistence and global stability results //Journal of biological dynamics. — 2008. — Vol. 2, No. 4. — P. 415–427.

Agarwal M., Devi S. A stage-structured predator-prey model with density-dependent maturation delay // International Journal of Biomathematics. — 2011. — Vol. 4, No. 3. — P. 289–312.

Agarwal M., Devi S. Persistence in a ratio-dependent predator-prey-resource model with stage structure for prey // International Journal of Biomathematics. — 2010. — Vol. 3, No. 3. — P. 313–336.

Agiza H. N., Elabbasy E. M., El-Metwally H., Elsadany A. A. Chaotic dynamics of a discrete prey-predator model with Holling type II // Nonlinear Analysis: Real World Applications. — 2009. — Vol. 10, No. 1. — P. 116–129.

Akçakaya H. R., Burgman M. A., Ginzburg L. R. Applied Population Ecology: Principles and Computer Exercises Using. RAMAS EcoLab 2.0. — 1999.

Allee W. C. Animal Aggregations: A Study in General Sociology. — Chicago: University of Chicago Press, 1931.

Allee W. C., Emerson A. E., Park O., Park T., Schmidt K. P. Principles of Animal Ecology. — Philadelphia: Saunders, 1949.

Allen J. P. Mathematical models of species interactions in time and space // Amer. Natur. — 1975. — Vol. 109, No. 967. — P. 319–342.

Al-Omari J. F. M. The effect of state dependent delay and harvesting on a stage-structured predator-prey model // Applied Mathematics and Computation. — 2015. — Vol. 271. — P. 142–153.

Anazawa M. Bottom-up derivation of discrete-time population models with the Allee effect // Theoretical Population Biology. — 2009. — Vol. 75. — P. 56–67.

Bergman E. J., Doherty P. F., White G. C., Holland A. A. Density dependence in mule deer: a review of evidence // Wildlife Biology. — 2015. — Vol. 21, No. 1. — P. 18–29. — doi.org/10.2981/wlb.00012

Beverton R. J. H., Holt S. J. On the Dynamics of Exploited Fish Populations. — Caldwell (NJ): Blackburn Press, 2005.

Bhattacharyya J., Pal S. Stage-Structured Cannibalism in a Ratio-Dependent System with Constant Prey Refuge and Harvesting of Matured Predator // Differential Equations and Dynamical Systems. — 2016. — Vol. 24, No. 3. — P. 345–366.

Bhattacharyya J., Pal S. The role of space in stage-structured cannibalism with harvesting of an adult predator // Computers & Mathematics with Applications. — 2013. — Vol. 66, No. 3. — P. 339–355.

Bierman S. M., Fairbairn J. P., Petty S. J., Elston D. A., Tidhar D., Lambin X. Changes over time in the spatiotemporal dynamics of cyclic populations of field voles (Microtus agrestis L.) // The American Naturalist. — 2006. — Vol. 167, No. 4. — P. 583–590.

Biswas S., Saifuddin M., Sasmal S. K., Samanta S., Pal N., Ababneh F., Chattopadhyay J. A delayed prey–predator system with prey subject to the strong Allee effect and disease // Nonlinear Dynamics. — 2016. — Vol. 3. — P. 1569–1594.

Boer P. J., Reddingius J. Regulation and Stabilization Paradigms in Population Ecology. — Netherlands: Chapman & Hall Ltd., 1996.

Brännström A., Sumpter D. J. T. The role of competition and clustering in population dynamics // Proc. R. Soc. B. — 2005. — Vol. 272. — P. 2065–2072.

Brauer F., Soudack A. P. Stability regions in predator-prey systems with constant-rate prey harvesting // Journal of Mathematical Biology. — 1979. — Vol. 8, No. 1. — P. 55–71. — DOI: 10.1007/BF00280586

Braumann P. A. Variable effort harvesting models in random environments: generalization to density-dependent noise intensities // Mathematical biosciences. — 2002. — Vol. 177. — P. 229–245.

Briggs C. J., Hoopes M. F. Stabilizing effects in spatial parasitoid–host and predator–prey models: areview // Theoretical Population Biology. — 2004. — Vol. 65. — P. 299–315.

Caswell H. Matrix Population Models: construction, analysis, and interpretation. — Massachusetts: Sinauer Associates Ink., 2001.

Chakraborty K., Chakraborty M., Kar T. K. Bifurcation and control of a bioeconomic model of a prey–predator system with a time delay // Nonlinear Analysis: Hybrid Systems. — 2011. — Vol. 5, No. 4. — P. 613–625.

Chakraborty K., Chakraborty M., Kar T. K. Optimal control of harvest and bifurcation of a prey–predator model with stage structure // Applied Mathematics and Computation. — 2011.— Vol. 217, No. 21. — P. 8778–8792.

Chakraborty K., Jana S., Kar T. K. Global dynamics and bifurcation in a stage structured prey–predator fishery model with harvesting // Applied Mathematics and Computation. — 2012. — Vol. 218, No. 18. — P. 9271–9290.

Charnov E. L. Optimal foraging theory: The marginal value theorem // Theor. Pop. Biol. — 1976. — Vol. 9. — P. 129–136.

Cid B., Hilker F. M., Liz E. Harvest timing and its population dynamic consequences in a discrete single-species model // Mathematical biosciences. — 2014. — Vol. 248. — P. 78–87.

Comins H. N., Hassell M. P., May R. M. The spatial dynamics of host-parasitoid systems // J. Animal Ecology. — 1992. — Vol. 61. — P. 735–748.

Cortez M. H. Hydra effects in discrete-time models of stable communities // Journal of theoretical biology. — 2016. — Vol. 411. — P. 59–67.

Courchamp F., Clutton-Brock T., Grenfell B. Inverse density dependence and the Allee effect // Trends in Ecology & Evolution. — 1999. — Vol. 14, No. 10. — P. 405–410. — doi.org/10.1016/s0169-5347(99)01683-3

Cressman R., Křivan V. Migration Dynamics for the Ideal Free Distribution // The American Naturalist. — 2006. — Vol. 168, No. 3. — P. 384–987.

Das K. P. A study of harvesting in a predator-prey model with disease in both populations // Mathematical Methods in the Applied Sciences. — 2016. — Vol. 39, No. 11. — P. 2853–2870.

De Carvalho K. C., Tomé T. Self-organized patterns of coexistence out of a predator-prey cellular automaton // International Journal of Modern Physics C. — 2006. — Vol. 17 (11). — P. 1647–1662.

DeAngelis D. L. Individual-based models and approaches in ecology: populations, communities and ecosystems. — CRC Press, 2018.

Dennis B., Taper M. L. Density dependence in time series observations of natural-populations-estimation and testing // Ecological Monographs. — 1994. — Vol. 64, No. 2. — P. 205–224.

Earn D. J. D., Levin S. A., Rohani P. Coherence and Conservation // Science. — 2000. — Vol. 290, No. 5495. — P. 1360–1364.

Elmhagen B., Hellström P., Angerbjörn A., Kindberg J. Changes in Vole and Lemming Fluctuations in Northern Sweden 1960–2008 Revealed by Fox Dynamics // Annales Zoologici Fennici. — 2011. — Vol. 48, No. 3. — P. 167–179.

Ermentrout G. B., Edelstein-Keshet L. Cellular automata approaches to biological modeling // Journal of theoretical Biology. — 1993. — Vol. 160 (1). — P. 97–133.

Finley P. All the fish in the sea: maximum sustainable yield and the failure of fisheries management. — University of Chicago Press, 2011.

Fischer B. A. The wave of advance of advantageous genes // Ann. Eugenica. — 1937. — Vol. 7. — P. 355–369.

Frisman E., Zhdanova O. Evolutionary Transition to Complex Population Dynamic Patterns in an Age-structured Population // Models of the Ecological Hierarchy: From Molecules to the Ecosphere. — Elsevier B.V., 2012. — P. 91–103.

Frisman E. Y., Neverova G. P., Kulakov M. P. Change of dynamic regimes in the population of species with short life cycles: Results of an analytical and numerical study // Ecological Complexity. — 2016. — Vol. 27. — P. 2–11. — DOI: 10.1016/j.ecocom.2016.02.001

Frisman E. Ya. Differences in densities of individuals in population with uniform range // Ecol. Modelling. — 1980. — No. 8. — P. 345–354.

Fryxell J. M., Packer P., McCann K., Solberg E. J., Sæther B. E. Resource management cycles and the sustainability of harvested wildlife populations // Science. — 2010. — Vol. 328, Is. 5980. — P. 903–906. — DOI: 10.1126/science.1185802

Gentle M., Pople A. Corrigendum to: Effectiveness of commercial harvesting in controlling feral-pig populations // Wildlife Research. — 2014. — Vol. 41, No. 3. — P. 275–275.

Giordano G., Lutscher F. Harvesting and predation of a sex- and age-structured population // Journal of Biological Dynamics. — 2011. — Vol. 5, No. 6. — P. 600–618. — http://dx.doi.org/10.1080/17513758.2010.515689

Gourley S. A., Kuang Y. A stage structured predator-prey model and its dependence on maturation delay and death rate // Journal of mathematical Biology. — 2004. — Vol. 49, No. 2. — P. 188–200.

Gras R., Devaurs D., Wozniak A., Aspinall A. An individual-based evolving preda-tor-prey ecosystem simulation using a fuzzy cognitive map as the behavior model // Artificial life. — 2009. — Vol. 15 (4). — P. 423–463.

Gui Z., Ge W. The effect of harvesting on a predator-prey system with stage structure // Ecological Modelling. — 2005. — Vol. 187, No. 2–3. — P. 329–340.

Gyllenberg M., Hanski I. Single-species metapopulation dynamics: a structured model // Theoretical Population Biology. — 1992. — Vol. 42. — P. 35–61.

Gyllenberg M., Preoteasa D., Yan P. Ecology and evolution of symbiosis in metapopulations // Journal of Biological Dynamics. — 2009. — Vol. 3, No. 1. — P 39–57.

Gyllenberg M., Söderbacka G., Ericson S. Does migration stabilize local population dynamics? Analysis of a discrete matapopulation model // Math. Biosciences. — 1993. — Vol. 118. — P. 25–49.

Haldane J. B. S. A mathematical theory of natural and artificial selection // Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society. — Cambridge University Press, 1930. — Vol. 26, No. 2. — P. 220—230.

Hansen P. E. Leslie matrix models // Mathematical Population Studies. — 1989. — Vol. 2, No. 1. — P. 37–67.

Hansen T. F., Stenseth N. P., Henttonen H. Multiannual Vole Cycles and Population Regulation during Long Winters: An Analysis of Seasonal Density Dependence // The American Naturalist. — 1999. — Vol. 154. — P. 129–139.

Hanski I., Gaggiotti O., eds. Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations. — London: Academic Press, 2004.

Hanski I., Gyllenberg M. Two general metapopulation models and the core-satellite species hypothesis // American Naturalist. — 1993. — Vol. 142, No. 1. — P. 17–41

Hanski I., Turchin P., Korpimäki E., Henttonen H. Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos // Nature. — 1993. — Vol. 364. — P. 232–235.

Hassell M. P. Host-parasitoid population dynamics // Journal of Animal Ecology. — 2000. — Vol. 69. — P. 543–566.

Hassell M. P. Density-dependence in single-species populations // J. Anim. Ecol. — 1975. — Vol. 44. — P. 283–295.

Hassell M. P., Comins H. N., May R. M. Stability and complexity in model ecosystems // Nature. — 1991. — Vol. 353. — P. 255–258.

Hastings A. Age dependent dispersal is not a simple process: Density dependence, stability, and chaos // Theor. Popul. Biol. — 1992. — Vol. 41, No. 3. — P. 388–400.

Hayes D. B. A biological reference point based on the Leslie matrix // Fish. Bull. — 2000. — Vol. 98. — P. 75–85.

He R., Xiong Z., Hong D., Yin H. Analysis of a stochastic ratio-dependent one-predator and two-mutualistic-preys model with Markovian switching and Holling type III functional response // Advances in Difference Equations. — 2016. — Vol. 285. — DOI: 10.1186/s13662-016-1011-3

He Z., Li B. Complex dynamic behavior of a discrete-time predator–prey system of Holling-III type // Advances in Difference Equations. — 2014. — Vol. 180.

Hebblewhite M. Wolf and elk predator–prey dynamics in Banff National Park. Thesis. — USA: University of Montana, Missoula, 2000.

Hilborn R. Do principles for conservation help managers? // Ecological Applications. —1996. — Vol. 6, No. 2. — P. 364–365. — DOI: 10.2307/2269371

Hilborn R., Mangel M. The ecological detective: confronting models with data (Vol. 28). — Princeton University Press, 1997.

Hilker F. M., Malchow H., Langlais M., Petrovskii S. V. Oscillations and waves in a virally infected plankton system: Part II: Transition from lysogeny to lysis // Ecological complexity. — 2006. — Vol. 3, No. 3. — P. 200–208.

Hofbauer J., Sigmund K. Evolutionary games and population dynamics. — Cambridge university press, 1998.

Hogarth W. L., Diamond P. Interspecific competition in larvae between entomophagous parasitoids // American Naturalist. — 1984. — Vol. 124. — P. 552–560.

Hone J., Duncan R. P., Forsyth D. M. Estimates of maximum annual population growth rates (rm) of mammals and their application in wildlife management // Journal of Applied Ecology. — 2010. — Vol. 47, No. 3. — P. 507–514.

HrbaEek J. Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock // Rozpr. CSAV, Ser. mat. nat. sci. — 1962. — Vol. 72. — P. l–117.

Hu Z., Teng Z., Zhang L. Stability and bifurcation analysis of a discrete predator–prey model with nonmonotonic functional response // Nonlinear Analysis: Real World Applications. — 2011. — Vol. 12, No. 4. — P. 2356–2377.

Huang T., Zhang H. Bifurcation, chaos and pattern formation in a space-and time-discrete predator–prey system // Chaos, Solitons & Fractals. — 2016. — Vol. 91. — P. 92–107.

Huang T., Zhang H., Yang H., Wang N., Zhang F. Complex patterns in a space-and time-discrete predator-prey model with Beddington-DeAngelis functional response // Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation. — 2017. — Vol. 43. — P. 182–199.

Idels L. V., Wang M. Harvesting fisheries management strategies with modified effort function // International Journal of Modelling, Identification and Control. — 2008. — Vol. 3, No. 1. — P. 83–87.

Inchausti P., Ginzburg L. R. Small mammals cycles in northern Europe: patterns and evidence for the maternal effect hypothesis // Journal of Animal Ecology. — 1998. — Vol. 67. — P. 180–194.

Iwasa Y., Higashi M., Yamamura N. Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy // The American Naturalist. — 1981. — Vol. 117, No. 5. — P. 710–723.

Jaros P., Brezetsky S., Levchenko R., Dudkowski D., Kapitaniak T., Maistrenko Y. Solitary states for coupled oscillators with inertia // Chaos. — 2018. — Vol. 28. — P. 011103.

Kakehash, N., Suzuki Y., Iwasa Y. Niche overlap of parasitoids in host–parasitoid systems: its consequence to single versus multiple introduction controversy in biological control // Journal of Applied Ecology. — 1984. — Vol. 21. — P. 115–131.

Kaneko K. Clustering, coding, switching, hierarchical, ordering, and control in network of chaotic elements // Physica D. — 1990. — Vol. 41. — P. 137–172.

Kaneko K. Lyapunov analysis and information flow in coupled map lattices // Phisica D. — 1986. — Vol. 23. — P. 436–447.

Kaneko K. Period-Doubling of Kink-Antikink Patterns, Quasiperiodicity in Antiferro-Like Structures and Spatial Intermittency in Coupled Logistic Lattice Towards a Prelude of a “Field Theory of Chaos” // Progress of Theoretical Physics. — 1984. — Vol. 72, No. 3. — P. 480–486.

Kang Y., Armbruster D. Noise and seasonal effects on the dynamics of plant-herbivore models with monotonic plant growth functions // International Journal of Biomathematics. — 2011. — Vol. 4, No. 3. — P. 255–274.

Kang Y., Armbruster D., Kuang Y. Dynamics of a plant-herbivore model // Journal of Biological Dynamics. — 2008. — Vol. 2, Is. 2. — P. 89–101.

Kant S., Kumar V. Stability analysis of predator–prey system with migrating prey and disease infection in both species // Applied Mathematical Modelling. — 2017. — Vol. 42. — P. 509–539.

Kausrud K. L., Mysterud A., Steen H., Vik J. O., Østbye E., Cazelles B., Framstad E., Eikeset A. M., Mysterud I., Solhøy T., Stenseth N. P. Linking climate change to lemming cycles // Nature. — 2008. — Vol. 456. — P. 93–97.

Keim J. L., DeWitt P. D., Lele S. R. Predators choose prey over prey habitats: evidence from a lynx–hare system // Ecological Applications. — 2011. — Vol. 21, No. 4. — P. 1011–1016.

Khajanchi S. Modeling the dynamics of stage-structure predator-prey system with Monod–Haldane type response function //Applied Mathematics and Computation. — 2017. — Vol. 302. — P. 122–143.

Khajanchi S., Banerjee S. Role of constant prey refuge on stage structure predator–prey model with ratio dependent functional response // Applied Mathematics and Computation. — 2017. — Vol. 314. — P. 193–198.

Khan A. Q. Neimark-Sacker bifurcation of a two-dimensional discrete-time predator-prey model // SpringerPlus. — 2016. — Vol. 5, No. 126. — DOI: 10.1186/s40064-015-1618-y

Kimura M. Diffusion models in population genetics // Methren Review Series in applied probability. — 1964. — Vol. 2. — P. 178–232.

Kimura M., Weiss G. H. The Stepping Stone Model of Population Structure and the Decrease of Genetic Correlation with Distance // Genetics. — 1964. — Vol. 49, No. 4. — P. 561–576.

Kon R. Multiple attractors in host-parasitoid interactions: Coexistence and extinction // Mathematical Biosciences. — 2006. — Vol. 201, Is. 1–2. — P. 172–183.

Korpela K., Delgado M., Henttonen H., Korpimaki E., Koskela E., Ovaskainen O., Pietiainen H., Sundell J., Gyoccoz N., Huitu O. Nonlinear effects of climate on boreal rodent dynamics: mild winters do not negate high-amplitude cycles // Global Change Biology. — 2013. — Vol. 19. — P. 697–710.

Kot M., Lewis M., Van den Driessche P. Dispersal data and the spread of invading organisms // Ecology. — 1996. — Vol. 77, No. 7. — P. 2027–2042.

Krebs P. J. Population Fluctuations in Rodents. — Chicago: The University of Chicago Press, 2013.

Kritzer J., Sale P. Marine metapopulations. — New York: Academic Press, 2006.

Křivan V., Cressman R., Schneider C. The ideal free distribution: A review and synthesis of the game-theoretic perspective // Theoretical Population Biology. — 2008. — Vol. 73. — P. 403–425.

Kuramoto Y., Battogtokh D. Coexistence of coherence and incoherence in nonlocally coupled phase oscillators // Nonlinear Phenomena in Complex Systems. — 2002. — Vol. 5, No. 4. — P. 380–385.

Lande R., Engen S., Saether B. E. Optimal harvesting of fluctuating populations with a risk of extinction // The American Naturalist. — 1995. — Vol. 145, No. 5. — P. 728–745.

Larkin P. A. An epitaph for the concept of maximum sustained yield // Transactions of the American fisheries society. — 1977. — Vol. 106, No. 1. — P. 1–11.

Lefkovitch L. P. The study of population growth in organisms grouped by stages // Biometrics. — 1965. — Vol. 21. — P. 1–18.

Legendre P., Fortin M. J. Spatial pattern and ecological analysis // Plant Ecology. — 1989. —Vol. 80, No. 2. — P. 107–138.

Leslie P. H. On the use of matrices in certain population mathematics / P. H. Leslie // Biometrika. — 1945. — Vol. 33. — P. 183–212.

Leslie P. H. Some further notes on the use of matrices in population mathematics // Biometrika. — 1948. — Vol. 35. — P. 213–245.

Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control // Bulletin of the Entomological Society of America. — 1969. — Vol. 15. — P. 237–240.

Liao X., Ouyang Z., Zhou S. Permanence and stability of equilibrium for a two-prey one-predator discrete model // Applied Mathematics and Computation. — 2007. — Vol. 186. — P. 93–100.

Liu M., Bai P. Dynamics of a stochastic one-prey two-predator model with Lévy jumps // Applied Mathematics and Computation. — 2016. — Vol. 284. — P. 308–321.

Liu M., Fan M. Stability in distribution of a three-species stochastic cascade predator-prey system with time delays // IMA Journal of Applied Mathematics. — 2017. — Vol. 82, No. 2. — P. 396–423.

Liu M., He X., Yu J. Dynamics of a stochastic regime-switching predator—prey model with harvesting and distributed delays // Nonlinear Analysis: Hybrid Systems. — 2018. — Vol. 28. — P. 87–104.

Liu P., Zhang Q., Li J., Yue W. Stability analysis in a delayed prey–predator-resource model with harvest effort and stage structure // Applied Mathematics and Computation. — 2014. — Vol. 238. — P. 177–192.

Liz E. How to control chaotic behaviour and population size with proportional feedback // Phys Lett A. — 2010. — Vol. 374. — P. 725–728.

Liz E., Hilker F. M. Harvesting and dynamics in some one-dimensional population models // Theory and Applications of Difference Equations and Discrete Dynamical Systems. — Berlin, Heidelberg: Springer, 2014. — P. 61–73.

Liz E., Pilarczyk P. Global dynamics in a stage-structured discrete-time population model with harvesting // Journal of Theoretical Biology. — 2012. — Vol. 297. — P. 148–165.

Liz E., Ruiz-Herrera A. The hydra effect, bubbles, and chaos in a simple discrete population model with constant effort harvesting //Journal of mathematical biology. — 2012. — Vol. 65, No. 5. — P. 997–1016.

Logofet D. O. Convexity in projection matrices: projection to a calibration problem // Ecological Modelling. — 2008. — Vol. 216, No. 2. — P. 217–228.

Ludwig D., Hilborn R., Walters P. Uncertainty, resource exploitation, and conservation: lessons from history // Ecological Applications. — 1993. — Vol. 3, No.4. — P. 547–549.

Luiselli L., Migliazza R., Rotondo P., Amori G. Macro-ecological patterns of a prey–predator system: rodents and snakes in West and Central Africa // Tropical zoology. — 2014. — Vol. 27, No. 1. — P. 1–8.

Ma X., Shao Y., Wang Z., Luo M., Fang X., Ju Z. An impulsive two-stage predator—prey model with stage-structure and square root functional responses // Mathematics and Computers in Simulation. — 2016. — Vol. 119. — P. 91–107.

Manica V., Silva J. A. L. Population distribution and synchronized dynamics in a metapopulation model in two geographic scales // Mathematical Biosciences. — 2014. — Vol. 250. — P. 1–9.

Manica V., Silva J. A. L. The Influence of Temporal Migration in the Synchronization of Populations Trends in Applied and Computational Mathematics. — 2015. — Vol. 16, No. 1. — P. 31–40.

Maruyama T. Effective number of alleles in subdivided population // Theor. Pop. Biol. — 1970. — Vol. 1, No. 1. — P. 273–306.

May R. M. Biological population obeying difference equations: stable points, stable cycles and chaos // J. Theor. Biol. — 1975. — Vol. 51, No. 2. — P. 511–524.

May R. M. Simple mathematical models with very complicated dynamics // Nature. — 1976. — Vol. 261. — P. 459–467.

May R. M. Stability and Complexity in Model Ecosystems. — Princeton (NJ): PrinP. Univ. Press, 1973.

May R. M., Lloyd A. L. Synchronicity, chaos and population cycles: spatial coherence in an uncertain world // Trends Ecol. Evol. — 1999. — Vol. 14, No. 11. — P. 417–418.

May R. M. Biological populations with non-overlapping generations: stable points, stable cycles and chaos // Science. — 1974. — Vol. 186. — P. 645–647.

Maynard-Smith J. Models in ecology. — Cambridge: Cambridge University Press, 1974.

Maynard-Smith J., Slatkin M. The stability of predator–prey systems // Ecology — 1973. — Vol. 54. — P. 384–391.

Mbava W., Mugisha J. Y. T., Gonsalves J. W. Prey, predator and super-predator model with disease in the super-predator // Applied Mathematics and Computation. — 2017. — Vol. 297. — P. 92–114.

McCauley E., Wilson W. G., de Roos A. M. Dynamics of age-structured and spatially structured predator-prey interactions: individual-based models and population-level formulations // The American Naturalist. — 1993. — Vol. 142 (3). — P. 412–442.

McLane A. J., Semeniuk C., McDermid G. J., Marceau D. J. The role of agent-based models in wildlife ecology and management // Ecological Modelling. — 2011. — Vol. 222 (8). — P. 1544–1556.

Miškinis P., Vasiliauskienė V. The analytical solutions of the harvesting Verhulst's evolution equation // Ecological Modelling. — 2017. — Vol. 360. — P. 189–193.

Mistro D. P., Rodrigues L. A. D., Petrovskii S. Spatiotemporal complexity of biological invasion in a space-and time-discrete predator–prey system with the strong Allee effect // Ecological Complexity. — 2012. —Vol. 9. — P. 16–32.

Mukherjee D. Persistence aspect of a predator–prey model with disease in the prey // Differential Equations and Dynamical Systems. — 2016. — Vol. 24, No. 2. — P. 173–188.

Murray J. D. Mathematical biology. — Berlin – Heidelberg – New York: Springer, 2002.

Musiani M., Anwar S. M., McDermid G. J., Hebblewhite M., Marceau D. J. How humans shape wolf behavior in Banff and Kootenay National Parks, Canada // Ecological Modelling. — 2010. — Vol. 221, No. 19. — P. 2374–2387.

Nedorezov L. V. Chaos and Order in Population Dynamics: Modeling, Analysis, Forecast. — Saarbrucken: LAP Lambert Academic Publishing, 2012.

Neverova G. P., Abakumov A. I., Yarovenko I. P., Frisman E. Ya. Mode change in thedynamics of exploited limited population with age structure // Nonlinear Dynamics. — 2018. — doi.org/10.1007/s11071-018-4396-6

Neverova G. P., Yarovenko I. P., Frisman E. Y. Dynamics of populations with delayed density dependent birth rate regulation // Ecological Modelling. — 2016. — Vol. 340. — P. 64–73.

Nicholson A. J. An outline of the dynamics of animal populations // Australian Journal of Zoology — 1954. — Vol. 2. — P. 9–65.

Nicholson A. J. Supplement: the Balance of Animal Populations // Journal of Animal Ecology. — 1933. — Vol. 2, No. 1. — P. 131–178.

Nicholson A. J. An outline of the dynamics of animal populations // Australian Journal of Zoology. — 1954. — Vol. 2. — P. 9–65.

Nicholson A. J., Bailey V. A. The Balance of Animal Populations // Proceedings of the Zoological Society of London. — 1935. — Vol. 105, No. 3. — P. 551–598.

Opdam P. Metapopulation theory and habitat fragmentation: a review of holarctic breeding bird studies // Landscape Ecology. — 1991. — Vol. 5, No. 2. — P. 93–106.

Oppo G.-L., Kapral R. Discrete models for the formation and evolution of spatial structure in dissipative systems // Phys. Rev. A. — 1984. — Vol. 33, No. 6. — P. 4219–4231.

Pearl R. The Biology of Population Growth. — NY: Alfred A. Knopf, 1925.

Pearl R., Reed L. J. On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation // ProP. National Acad. of Sci. USA. — 1920. — Vol. 6. — P. 275–288.

Pisarchik A. N., Feudel U. Control of multistability // Physics Reports. — 2014. — Vol. 540. — P. 167–218.

Pyke G. H. Optimal foraging theory: a critical review // Annual review of ecology and systematics. — 1984. — Vol. 15, No. 1. — P. 523–575.

Regehr E. V., Wilson R. R., Rode K. D., Runge M. P., Stern H. L. Harvesting wildlife affected by climate change: a modelling and management approach for polar bears // Journal of Applied Ecology. — 2017. — Vol. 54, No. 5. — P. 1534–1543.

Rolland V., Hostetler J. A., Hines T. C., Percival H. F., Oli M. K. Impact of harvest on survival of a heavily hunted game bird population // Wildlife Research. — 2010. — Vol. 37, No. 5. — P. 392–400.

Rosenzweig A., MacArthur R. H. Graphical representation and stability conditions of predator–prey interaction // Amer. Natur. — 1963. — Vol. 97. — P. 209–223.

Sahoo B. Disease control through provision of alternative food to predator: a model based study // International Journal of Dynamics and Control. — 2016. — Vol. 4, No. 3. — P. 239–253.

Saito Y., Takeuchi Y. A time-delay model for prey-predator growth with stage structure // Canadian Applied Mathematics Quarterly. — 2003. — Vol. 11, No. 3. — P. 293–302.

Sambath M., Balachandran K., Suvinthra M. Stability and Hopf bifurcation of a diffusive predator–prey model with hyperbolic mortality // Complexity. — 2016. — Vol. 21, No. S1. — P. 34–43.

Saucedo-Solorio J. M., Pisarchik A. N., Aboites V. Shift of critical points in the parametrically modulated Hénon map with coexisting attractors // Physics Letters A. — 2002. — Vol. 304, No. 1–2. — P. 21–29.

Scherer A. E., Smee D. L. A review of predator diet effects on prey defensive responses // Chemoecology. — 2016. — Vol. 26, No. 3. — P. 83–100.

Seno H. A paradox in discrete single species population dynamics with harvesting/thinning // Mathematical Biosciences. — 2008. — Vol. 214. — P. 63–69. — DOI: 10.1016/j.mbs.2008.06.004

Shepelev I. A., Bukh A. V., Vadivasova T. E., Anishchenko V. S., Zakharova A. Double-well chimeras in 2D lattice of chaotic bistable elements // Commun. Nonlinear Sci. Numer. Simulat. — 2018. — Vol. 54. — P. 50–61.

Sieber M., Hilker F. M. The hydra effect in predator–prey models //Journal of mathematical biology. — 2012. — Vol. 64, No. 1-2. — P. 341–360.

Sih A., Crowley P., MePeek M., Petranka J., Strohmeier K. Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments // Annual Review of Ecology and Systematics. — 1985. — Vol. 16, No. 1. — P. 269–311.

Skellam J. G. Random dispersal in theoretical populations // Biometrika — 1951. — Vol. 38. — P. 196–218.

Snyder K. T., Freidenfelds N. A., Miller T. E. Consequences of sex-selective harvesting and harvest refuges in experimental meta-populations // Oikos. — 2014. — Vol. 123, No. 3. — P. 309–314.

Spencer P. D., Collie J. S. A simple predator–prey model of exploited marine fish populations incorporating alternative prey // ICES Journal of Marine Science. — 1995. — Vol. 53. — P. 615–628.

Srinivasu P. D. N., Ismail S., Naidu C. R. Global dynamics and controllability of a harvested prey-predator system // Journal of Biological Systems. — 2001. — Vol. 9, No. 1. — P. 67–79.

Stéphanou A., Volpert V. Hybrid modelling in biology: a classification review // Mathematical Modelling of Natural Phenomena. — 2016. — Vol. 11, No. 1. — P. 37–48.

Sun X. K., Huo H. F., Xiang H. Bifurcation and stability analysis in predator–prey model with a stage-structure for predator // Nonlinear Dynamics. — 2009. — Vol. 58, No. 3. — P. 497–513.

Swanson B. J. Autocorrelated rates of change in animal populations and their relationship to precipitation // Conservation biology. — 1998. — Vol. 121, No. 4. — P. 801–808.

Tahvonen O., Kumpula J., Pekkarinen A.-J. Optimal harvesting of an age-structured, two-sex herbivore–plant system // Ecological Modelling. — 2014. — Vol. 272. — P. 348–361.

Tang S., Chen L. A discrete predator-prey system with age-structure for predator and natural barriers for prey // Mathematical Modelling and Numerical Analysis. — 2001. — Vol. 35, No. 4. — P. 675–690.

Thakur N. K., Upadhyay R. K., Raw S. N. Instabilities and Patterns in Zooplankton-Phytoplankton Dynamics: Effect of Spatial Heterogeneity // Mathematical Modelling and Scientific Computation. — Berlin: Springer, 2012. — P. 229–236.

Tuzinkevich A. V., Frisman E. Ya. Dissipative structures and patchiness in spatial distribution of plants // Ecol. Modelling. — 1990. — No. 52. — P. 207–223.

Udwadia F. E., Raju N. Dynamics of Coupled Nonlinear Maps and Its Application to Ecological Modeling // Applied mathematic and computation. — 1997. — Vol. 82. — P. 137–179.

Usher M. B. A matrix model for forest management // Biometrics. — 1969. — Vol. 25, No. 3. — P. 309–315.

Vandermeer J. H., Goldberg D. E. Population Ecology: First Principles. — Princeton (NJ): PrinP. Univ. Press, 2003.

Varley G. C. The natural control of population balance in the knapweed gall-fly (Urophora jaceana) // Journal of Animal Ecology. — 1947. — Vol. 16. — P. 139–187.

Vilhunen S., Hirvonen H. Innate antipredator responses of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) depend on predator species and their diet // Behavioral Ecology and Sociobiology. — 2003. — Vol. 55, No. 1. — P. 1–10.

Waller I., Kapral R. Spatial and temporal structure in systems of coupled nonlinear oscillators // Phys. Rev. A. — 1986. — Vol. 30, No. 4. — P. 2047–2055.

Walters P., Christensen V., Fulton B., Smith A. D., Hilborn R. Predictions from simple predator–prey theory about impacts of harvesting forage fishes // Ecological modelling. — 2016. — Vol. 337. — P. 272–280.

Werner E. E., Gilliam J. F. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations // Annual review of ecology and systematics. — 1984. — Vol. 15, No. 1. — P. 393–425.

Wikan A. An Analysis of Discrete Stage-Structured Prey and Prey–Predator Population Models // Discrete Dynamics in Nature and Society. — 2017. — Vol. 2017. — ID 9475854. — https://doi.org/10.1155/2017/9475854

Wikan A. From chaos to chaos. An analysis of a discrete age-structured prey-predator model // Journal of Mathematical Biology. — 2001. — Vol. 43, No. 6. — P. 471–500.

Wikström A., Ripa J., Jonzén N. The role of harvesting in age-structured populations: disentangling dynamic and age truncation effects //Theoretical population biology. — 2012. — Vol. 82, No. 4. — P. 348–354.

Wilmshurst J. F., Greer R., Henry J. D. Correlated cycles of snowshoe hares and Dall's sheep lambs // Can. J. Zool. — 2006. — Vol. 84. — P. 736–743.

Wright S. Breeding structure of population in relation to speciation // Amer. Natur. — 1940. — Vol. 74. — P. 232–248.

Wright S. Evolution and the Genetics of Population. The Theory of Gene Frequencies. — Chicago: Univ. Chicago Press, 1969.

Wysham D. B., Hastings A. Sudden Shift Ecological Systems: Intermittency and Transients in the Coupled Riker Population Model // Bulletin of Mathematical Biology. — 2008. — Vol. 70. — P. 1013–1031.

Xu R. Global dynamics of a predator–prey model with time delay and stage structure for the prey // Nonlinear Analysis: Real World Applications. — 2011. — Vol. 12, No. 4. — P. 2151–2162.

Zhdanova O. L., Kuzin A. E., Skaletskaya E. I., Frisman E. Ya. Why the population of the northern fur seals (*Callorhin usursinus*) 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