УДК 51–7: 574.34

© 2020 г. Г.П. Неверова¹, канд. физ.-мат. наук,
Е.Я. Фрисман², чл.-корр. РАН

(¹Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток,

²Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
Биробиджан)

РЕЖИМЫ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ БИОЛОГИЧЕСКОГО ВИДА С НЕПЕРЕКРЫВАЮЩИМИСЯ ПОКОЛЕНИЯМИ И СТАДИЙНЫМ РАЗВИТИЕМ ОСОБЕЙ*

Исследуется модель динамики численности популяции с неперекрывающимися поколениями и стадийным развитием особей. Изучаются возникающие динамические режимы при плотностной регуляции рождаемости. Особое внимание уделяется возникающим двухгодичным колебаниям. Показано, что авторегуляция роста может привести к возникновению периодических колебаний и смене динамического режима.

Ключевые слова: математическая модель, популяция, стадийная структура, динамические режимы, бассейны притяжения.

DOI: 10.22250/isu.2020.65.38-50

Введение

Возникновение и исчезновение колебаний в динамике численности популяций, а также механизмы и причины, их вызывающие, являются одной из самых обсуждаемых тем в экологии [1 – 9]. Ведущей концепцией о причинах колебаний является теория саморегуляции [1 – 11], в рамках которой утверждается, что в силу переуплотнения происходит снижение либо выживаемости, либо рождаемости. На наш взгляд, механизмы плотностной регуляции действительно являются тем фундаментом, на базе которого форми-

* Работа выполнена в рамках государственных заданий Института автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, а также при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект 18-04-00073 а).

руются периодические колебания численности. Так, при низкой численности, когда хватает ресурсов, будет наблюдаться рост численности популяции, причем в несколько этапов, с замедлением скорости роста, поскольку ресурсов становится меньше. Затем происходит резкое падение численности популяции в силу переуплотнения и, следовательно, возросшей межвидовой конкуренции за ресурсы, приводящей к запуску процессов саморегуляции, ведущих к снижению либо рождаемости, либо выживаемости. Однако для описания динамики реальных популяций учитывать только плотностно-зависимую регуляцию недостаточно, поскольку существуют и другие важные факторы, оказывающие влияние на развитие популяции, – например, сезонность размножения. Действительно, наиболее яркими примерами колебательных режимов динамики численности являются виды с неперекрывающимися поколениями и характеризующиеся коротким жизненным циклом, при этом процесс размножения у них приурочен к конкретному времени года, – в частности, это многие виды рыб и насекомых [1, 3, 10, 12, 13].

Как оказалось, использование дискретных во времени моделей, учитывающих сезонность размножения, позволяет получить колебания даже при размерности системы равной единице, при этом траектории модели имеют «пилообразный характер», который возникает в результате потери устойчивости нетривиального равновесия через каскад бифуркаций удвоения периода [12, 14, 15]. Еще одним важным фактором, который необходимо учитывать, является стадийная структура популяции, поскольку особи разного возраста характеризуются разной выживаемостью и разной степенью участия в размножении. Как оказалось, учет стадийной или возрастной структуры расширяет диапазон динамического поведения систем, учитывающих сезонность размножения, поскольку возникает еще один сценарий потери устойчивости – сценарий Неймарка – Сакера [15 – 19].

Как результат, дискретные во времени модели с учетом возрастной структуры способны описывать не только длиннопериодические колебания, которые наблюдаются в моделях с непрерывным временем, но и «зашумленные колебания». В данной работе рассматривается простейшая модель популяции с неперекрывающимися поколениями и стадийным развитием особей, в которой плотностно-зависимые факторы лимитируют интенсивность рождаемости, а процессы размножения приурочены к определенному годовому сезону. Основное внимание уделяется возникающим динамическим режимам и нелинейным эффектам. Исследуемая в работе модель позволяет выявить и объяснить особенности динамического поведения популяций с неперекрывающимися поколениями и стадийным развитием особей.

Модель динамики численности лимитированной популяции с неперекрывающимися поколениями

Наиболее ярким примером вида с неперекрывающимися поколениями и выраженной стадийностью развития является тихоокеанская горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*). Особи этого проходного вида созревают на втором году жизни и идут на нерест летом или ранней осенью из морской воды в пресноводный бассейн, где откладывают икру и гибнут после нереста. Вылупившиеся из икры мальки зимуют в пресноводной среде, а весной скатываются в море и там переживают лето, осень, зиму и следующую весну, вплоть до полного созревания. Таким образом, к моменту начала нереста каждая локальная популяция горбуши оказывается представлена двумя субпопуляциями разных стадий развития: 2-летними половозрелыми особями, идущими на нерест, и неполовозрелыми годовалыми особями, продолжающими нагул в море.

Построим модель динамики численности такой популяции. Обозначим X_n – численность годовалых особей, а Y_n – численность половозрелых особей в n -ом периоде размножения (точнее, к началу периода размножения в n -ом году). Между n -м и $(n + 1)$ -м периодами размножения произойдут следующие события: взрослые особи отнерестятся и погибнут, выжившая отложенная оплодотворенная икра разовьется до мальков, а выжившие мальки скатятся в море и подрастут до годовиков. Вместе с тем за то же время выжившие годовики разовьются до половозрелого возраста и пойдут на нерест.

Таким образом, к началу следующего $(n + 1)$ -го периода размножения окажется, что

$$\begin{aligned} X_{n+1} &= Q_n \cdot w \cdot v \cdot Y_n, \\ Y_{n+1} &= sX_n, \end{aligned} \tag{1}$$

где Q_n – среднее количество икры, откладываемое одной половозрелой самкой; w – доля самок в популяции; v – выживаемость икры и мальков на первом году жизни; s – выживаемость особей на втором году жизни.

Количество икры зависит от упитанности особей. Упитанность в большой степени определяется запасом кормовых ресурсов. Чем больше запасов приходится на одну особь, тем больше упитанность. В море эти ресурсы распределяются между особями разных возрастных стадий. Чем больше численность каждого из возрастных классов, тем меньше ресурсов приходится на одну особь. Падение упитанности (и соответственно количества икры) с ростом численности возрастных классов будем описывать экспоненциальной функцией следующего вида

$$Q_n = Q \cdot \exp(-\alpha X_n - \beta Y_n), \quad (2)$$

где Q – максимально возможное количество икры у самки горбуши; α и β – коэффициенты, характеризующие степени воздействия численностей особей ювильной и зрелой групп на уменьшение упитанности (определяемыми их интенсивностями потребления ресурсов и особенностями нагула). Эта зависимость выбрана по аналогии с функцией запас–пополнение, предложенной У. Рикером для популяций лососевых видов рыб [12]. Фактически (2) описывает плотностно-зависимую регуляцию уровня воспроизводства популяции горбуши.

Подставляя (2) в (1) получаем искомые уравнения динамики численности локальной популяции биологического вида, отдельные поколения которого не перекрываются, но особи проходят разные стадии развития и осуществляется плотностно-зависимая регуляция процесса воспроизводства

$$\begin{aligned} X_{n+1} &= B \cdot Y_n \exp(-\alpha X_n - \beta Y_n), \\ Y_{n+1} &= sX_n, \end{aligned} \quad (3)$$

где $B = Q \cdot w \cdot v$ – репродуктивный потенциал половозрелых особей с учетом выживаемости потомков до годовалого возраста.

Переход к безразмерным переменным – относительным численностям $s\beta X \rightarrow x$ и $\beta Y \rightarrow y$ позволяет избавиться от двух параметров и свести модель (1) к виду

$$\begin{cases} x_{n+1} = ry_n \exp(-\rho x_n - y_n), \\ y_{n+1} = x_n, \end{cases} \quad (4)$$

где $\rho = \alpha/(s\beta)$, $r = sB$. Коэффициент r характеризует репродуктивный потенциал старшей возрастной группы с учетом выживаемости потомков до взрослого возрастного класса, параметр ρ – относительный вклад младшей возрастной группы в лимитирование процесса воспроизводства.

Стационарные точки и их устойчивость

Модель (4) имеет две стационарные точки:

тривиальную

$$\bar{x} = 0, \bar{y} = 0; \quad (5)$$

нетривиальную

$$\bar{x} = \frac{\ln r}{1 + \rho}, \bar{y} = \frac{\ln r}{1 + \rho}. \quad (6)$$

Устойчивость решения (6) определяется значениями собственных чисел, удовлетворяющих уравнению

$$\lambda^2 + \lambda \cdot \frac{\rho \cdot \ln r}{1 + \rho} + \frac{\ln r}{1 + \rho} - 1 = 0.$$

Традиционный метод нахождения области устойчивости основан на следующем утверждении: корни уравнения $\lambda^2 + p\lambda + q = 0$ принадлежат кругу $|\lambda| < 1$, если и только если $|p| - 1 < q < 1$ [15, 20, 21]. Там же показано, что данные неравенства определяют на плоскости (p, q) «треугольник устойчивости», границы которого задаются прямыми:

1) $q = -1 - p$, вдоль этой прямой одно из собственных чисел λ равно 1;

2) $q = p - 1$, вдоль этой прямой одно из собственных чисел λ равно -1 ;

3) $q = 1$, вдоль этой прямой $\lambda_1 \lambda_2 = 1$, причем на отрезке, ограничивающем область (треугольник) устойчивости $(-2 < p < 2)$, собственные числа являются комплексными и сопряженными: $\lambda_1 = \exp(i\varphi)$, $\lambda_2 = \exp(-i\varphi)$.

В данном случае границы области устойчивости неподвижной точки (6) определяются следующими соотношениями:

$$\lambda = 1 : r = 1, \quad (7)$$

$$\lambda = -1 : r = 1, \quad (8)$$

$$q = 1 (\lambda = e^{\pm i\phi}) : r = e^{2(1+\rho)}. \quad (9)$$

На рис. 1 представлены: а – область устойчивости решения (6); б – карта динамических режимов системы (4) (здесь числа соответствуют длине наблюдаемого цикла: Q – квазипериодическая динамика; C – хаотическая динамика; 0 – вырождение популяции); в – бассейны притяжения существующих динамических режимов в области мультистабильности.

Рис. 1. Область устойчивости решения (6). Карта динамических режимов системы (4). Бассейны притяжения сосуществующих динамических режимов в области мультистабильности.

Область устойчивости решения (6) формируется условиями (7) – (9), (см. рис. 1а). Как видно, при $\rho < 1$ потеря устойчивости происходит по сценарию Неймарка – Сакера, при $\rho = 1$ в точке $(r = e^4, \rho = 1)$ наблюдается простейшая бифуркация коразмерности 2: резонанс 1:2, также при $\rho = 1$ реали-

зуется переход через -1 . Эволюция динамических режимов при изменении значений параметров в области неустойчивости представлена на карте динамических режимов (см. рис. 1б).

Как видно, переход через линию $q = 1$ сопровождается возникновением характерной для бифуркации Неймарка – Сакера картины, которая состоит в возникновении области квазипериодических режимов Q с погруженной в нее системой языков Арнольда (рис. 1б). Также можно наблюдать область 3-цикла, которая перекрывает область устойчивости решения (6). 3-цикл устойчив одновременно с равновесным состоянием. Как показано в наших предыдущих работах, 3-цикл реализуется в результате касательной бифуркации, т.е. в модели возникает мультистабильность. Следовательно, в этой области начальное условие оказывает влияние на тип достигаемого динамического режима. В частности, на рис. 1в представлен бассейн притяжения динамических режимов модели (4) в области мультистабильности. Как видно, при одних начальных условиях система стабилизируется, а при других демонстрирует трехгодичные колебания (рис. 1в).

Особого внимания заслуживает переход собственных чисел через -1 , т.е. прямую $\rho = 1$. Как видно на карте, здесь наблюдается каскад бифуркаций удвоения периода, который наблюдается с ростом значений параметра r при переходе через $r = 1$, а не при переходе собственных чисел характеристического многочлена через -1 , т.е. прямую $\rho = 1$. Соответственно граница $\rho = 1$ отвечает не удвоению периода, а жесткому переходу через мультипликатор -1 [21, 22].

Рассмотрим более подробно бифуркации тривиальной и нетривиальной неподвижных точек. Граница области устойчивости $r = 1$ совпадает с условием существования нетривиального равновесия (6). При ее пересечении в глубь области устойчивости нулевое решение (5) теряет устойчивость, и появляется устойчивое нетривиальное стационарное решение (6). Для более детального анализа построены графики значений собственных чисел оператора (4) для тривиальной и нетривиальной неподвижных точек (рис. 2).

Рис. 2. Динамика действительных и модулей комплексных мультипликаторов решений системы (4).

Как видно на рис. 2а и 2б, нулевое решение является устойчивым, когда $r < 1$. Отметим, что при $r = 1$ и $\rho < 1$ происходит транскритическая бифуркация, в результате которой осуществляется обмен устойчивостью между решениями (5) и (6) (рис. 2а): тривиальная неподвижная точка теряет устойчивость, а нетривиальная, наоборот, становится устойчивой. При этом видно, что с ростом значений параметра r потеря устойчивости решения (6) происходит при комплексно-сопряженных корнях характеристического уравнения, при переходе $|\lambda|$ через 1.

С другой стороны, бифуркационные границы $\lambda = 1$ и $\lambda = -1$ для нулевой неподвижной точки совпадают – это прямая $r = 1$. В частности, на рис. 2а и 2б видно, что при $r = 1$ мультипликаторы тривиального решения принимают значения ± 1 . Следовательно, при $r = 1$ и $\rho > 1$ возникает бифуркация коразмерности 2: *fold-flip*, в результате которой рождается 2-цикл (рис. 2б), а неподвижная точка (6) продолжает быть неустойчивой. Все описанные аспекты динамического поведения также можно проследить на карте динамических режимов (рис. 1б). В частности, видно, что 2-цикл рождается при переходе через $r = 1$ и далее бифурцирует через каскад бифуркаций удвоения периода.

2-циклы и их устойчивость: фазовая мультистабильность

Исследуем 2-циклы, возникающие в системе (4), более подробно. Для этого рассмотрим отображение, полученное после двукратного применения рекуррентных уравнений модели (4). Приходим к следующей системе уравнений:

$$\begin{cases} x_{n+2} = rx_n \exp(-\rho r y_n \exp(-\rho x_n - y_n) - x_n), \\ y_{n+2} = r y_n \exp(-\rho x_n - y_n). \end{cases} \quad (10)$$

Система уравнений (10) имеет четыре стационарных решения:

$$\bar{x} = 0, \bar{y} = 0; \quad (11)$$

$$\bar{x} = 0, \bar{y} = \ln r; \quad (12)$$

$$\bar{x} = \ln r, \bar{y} = 0; \quad (13)$$

$$\bar{x} = \frac{\ln r}{1 + \rho}, \bar{y} = \frac{\ln r}{1 + \rho}. \quad (14)$$

Решения (11) и (14) совпадают с неподвижными точками модели (4). Решения (12) и (13) определяют значения переменных в противофазных 2-циклах модели (4), области устойчивости которых совпадают. Характери-

стический многочлен, позволяющий определить границы области устойчивости решений (12) и (13), имеет вид

$$\lambda^2 + \lambda \cdot (\ln r - r^{1-\rho} - 1) - r^{1-\rho} (\ln r - 1) = 0. \quad (15)$$

Соответственно границы, формирующие область устойчивости 2-цикла, имеют вид:

$$\lambda = 1: r = 1, \rho = 1; \quad (16)$$

$$\lambda = -1: r = e^2. \quad (17)$$

Область устойчивости 2-циклов (12) и (13) представлена на рис. 3.

Рис. 3. Область устойчивости 2-циклов системы (4).

На рис. 3 видно, что 2-циклы (12) и (13) существуют при $r > 1$ и $\rho > 1$ и устойчивы, если $r < e^2$. В заливой серым цветом области (полуполосе) система (4) находится в режиме бистабильности: из одних начальных условий система сходится к устойчивому циклу (12), из других – к противофазному устойчивому циклу (13) (рис. 4).

Рис. 4. Бассейны притяжения (12) и (13), дополненные траекториями модели (4).

Отметим, что стационарная точка (6), она же (14), лежит на границе бассейнов притяжений. При этом граница, разделяющая бассейны притяжения решений (12) и (13), зависит от значений параметров r и ρ . Таким образом, в случае, когда популяционные параметры будут принадлежать параметрической области, заливой серым цветом на рис. 3, а начальные условия окажутся по одну сторону от границы, разделяющей бассейны притяжения,

субпопуляция четных лет будет стремиться к устойчивому значению $\bar{y} = \ln r$, а субпопуляция нечетных лет выродится. Если же начальные условия окажутся по другую сторону от этой границы, то субпопуляция четных лет выродится, а субпопуляция нечетных лет будет стремиться к устойчивому значению $\bar{y} = \ln r$ (рис. 4).

При переходе популяционных параметров через прямую $r = e^2$ 2-циклы (12) и (13) теряют устойчивость по сценарию Фейгенбаума. Здесь рождается 4-цикл, точнее, четыре 4-цикла с различающимися фазами. Два из них соответствуют ситуации, когда в субпопуляции четных лет наблюдаются колебания, аналогичные 2-циклу модели Рикера, а субпопуляция нечетных лет вырождается. Два других соответствуют ситуации, когда субпопуляция четных лет вырождается, а в субпопуляции нечетных лет происходят колебания, аналогичные 2-циклу (рис. 5).

При дальнейшем росте параметра r 4-циклы теряют устойчивость, рождаются 8-циклы и т.д., в соответствии со сценарием Фейгенбаума.

Рис. 5. Бассейны притяжения 4-циклов, дополненные траекториями модели (4).

Динамические режимы модели (4)

Интересно сравнить 4-циклы, появившиеся в результате бифуркации удвоения периода, с 4-циклом в области квазипериодической динамики, который представляет собой «язык Арнольда», опирающийся основанием на линию бифуркации Неймарка – Сакера, и располагается слева на карте динамических режимов (рис. 1б). На рис. 6а видно, что структура 4-циклов следующая: для субпопуляций как четных, так и нечетных лет наблюдаются колебания, аналогичные 2-циклу модели Рикера, а для всей системы идет чередование двух максимумов и двух минимумов этих колебаний. Фазы этих колебаний (годы максимумов и минимумов) могут различаться, но структура

– чередование двух максимумов и двух минимумов – остается неизменной.

В целом же видно, что наблюдается рост численности в несколько этапов, а затем резкое снижение (рис. 6а). Отметим, что подобная динамика отражает действие процессов саморегуляции, когда численность популяции зависит от обилия ресурсов, необходимых для жизнедеятельности вида. Аналогичная ситуация для трехлетних колебаний: всплеск численности сопровождается резким падением, причем низкая численность наблюдается в течение нескольких лет подряд (рис. 6б). Как результат, ресурсы успевают восстановиться и популяция переходит в фазу активного роста, которая сопровождается переуплотнением и увеличением внутривидовой конкуренции за ресурсы, что в итоге опять приводит к падению численности (рис. 6б).

Рис. 6. Траектории модели (4), демонстрирующие четырехгодовые (а) и трехгодовые (б) колебания.

Отметим, что характер возникающих колебаний зависит преимущественно от коэффициента, характеризующего лимитирование процессов воспроизводства (рис. 1 и 7). На рис. 7 представлены: а, з – бифуркационные диаграммы по переменной x ; б, д – графики старшего ляпуновского показателя (λ) и размерности (D) аттрактора в зависимости от значения параметра r , дополненные фазовыми портретами и соответствующими им траекториями (в, з).

Рис. 7. Бифуркационные диаграммы по переменной x и графики старшего ляпуновского показателя (λ) и размерности (D) аттрактора в зависимости от значения параметра r , дополненные фазовыми портретами и соответствующими им траекториями.

Так, если регуляция рождаемости определяется численностью взрослых особей ($\rho < 1$), то с ростом репродуктивного потенциала потеря устойчивости реализуется по сценарию Неймарка – Сакера и возникают «гладкие» колебания (рис. 7в). Если же $\rho > 1$ потеря устойчивости происходит по сценарию Фейгенбаума и наблюдаются «пилообразные» колебания (рис. 7е). Бифуркационные диаграммы, демонстрирующие изменение динамики с ростом параметра r при разных значениях коэффициента ρ , представлены на рис. 7а и 7г. Как видно, при $\rho < 1$, устойчивое равновесие сменяется 3-циклом, который далее бифурцирует по сценарию Неймарка – Сакера, в результате чего вокруг каждого элемента 3-цикла образуется инвариантная кривая и наблюдается квазипериодическая динамика. При этом на рис. 7а в области квазипериодической динамики наблюдается «разрыв»: здесь происходит смена притягивающего решения; система оказывается в области притяжения квазипериодической динамики, возникшей в результате потери устойчивости нетривиальной точки (6) по сценарию Неймарка – Сакера.

Дополнительно был найден старший ляпуновский показатель. Ляпуновские показатели были вычислены по алгоритму Бенеттина, размерность аттрактора находили по формуле Каплана – Йорка [20, 21, 23]. Динамика старшего ляпуновского показателя демонстрирует, что периодические колебания (устойчивое равновесие и 3-цикл) сменяются квазипериодическими (отрицательные значения λ становятся равными нулю), которые затем переходят в хаотические ($\lambda > 0$) (рис. 7б). Бифуркационная диаграмма и график размерности дополняют друг друга. Как видно, потеря устойчивости приводит к предельному циклу (инвариантной кривой) размерности 1, а далее наблюдаются серии переходов инвариантных кривых, циклов конечной длины, аттракторов различной размерности, включая аттракторы максимальной размерности 2.

Аттрактор дробной размерности представлен на рис. 7в. В свою очередь при $\rho > 1$ возникает 2-цикл, который бифурцирует через каскад удвоения периода вплоть до хаоса (рис. 7г). На рис. 7д показано, что в области конечных циклов старший ляпуновский показатель отрицателен. В точках бифуркаций удвоения периода он подходит к нулю. За точкой накопления каскада удвоений зависимость ляпуновского показателя от параметра r приобретает сложный характер: чередуются области хаоса с положительными его значениями и конечных циклов, для которых он отрицателен. Размерность аттрактора D , соответствующая области хаоса, больше единицы, но не достигает размерности системы. Фазовый портрет, приведенный на рис. 7е, демонстрирует часто встречающийся тип аттрактора при высоких значениях r . Этот аттрактор характеризуется большими размахами значений численно-

сти между крайними точками, при этом точки фазового портрета заполняют координатные оси, что отражает вырождение субпопуляций четных лет и хаотические колебания численности субпопуляций нечетных лет, и наоборот.

Заключение

Таким образом, в данной работе исследована простейшая модель популяции с неперекрывающимися поколениями и стадийным развитием особей; плотностно-зависимые факторы лимитируют интенсивность рождаемости, а процессы размножения приурочены к определенному годовому сезону. Отметим, что изоляция между поколениями, обусловленная гибелью зрелых особей после процесса размножения, приводит к тому, что в модели с ростом внутривидовой конкуренции наблюдается жесткий переход через мультипликатор -1 . В случае, когда уровень рождаемости уменьшается, с ростом численности ювенильной группы, т.е. $\rho > 1$, увеличение репродуктивных способностей особей приводит к реализации каскада бифуркаций удвоения периода. Если уровень рождаемости преимущественно лимитируется плотностью зрелых особей, тогда потеря устойчивости происходит по сценарию Неймарка – Сакера, т.е. возникают квазипериодические колебания, отражающие природу процессов саморегуляции. Показано, что случайная вариация текущей численности популяции может привести к смене наблюдаемого динамического режима или же фазы колебаний. Это связано с мультистабильностью, когда несколько притягивающих решений оказываются устойчивыми при одних и тех же значениях параметров.

ЛИТЕРАТУРА

1. Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975.
2. Динамическая теория биологических популяций / под ред. Р.А. Полуэктова. – М.: Наука, 1974.
3. Дажо Р. Основы экологии. – М.: Прогресс, 1975.
4. Уильямсон М. Анализ биологических популяций / пер. с англ. А.Д. Базыкина. – М.: Мир, 1975.
5. Свирежнев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. – М.: Наука, 1978.
6. Gurney W., Nisbet R. Ecological Dynamics. – New York: Oxford University Press, 1998.
7. Inchausti P., Ginzburg L. Small mammals cycles in northern Europe: patterns and evidence for the maternal effect hypothesis // J. of Animal Ecology. – 1998. – Vol. 67. – P. 180-194
8. Ginzburg L., Colyvan M. Ecological Orbits: How Planets Move And Populations Grow. – New York: Oxford University Press, 2004.
9. *Moving forward in circles: challenges and opportunities in modelling population cycles* /F. Barraquand, S. Louca, K.C. Abbott et.al. // Ecology letters. – 2017. – Vol. 20, № 8. – P.

1074-1092.

10. *Lack D.* The Natural Regulation of Animal Numbers. – New York: Oxford University Press, 1954.
11. *Boer P.J., Reddingius J.* Regulation and Stabilization Paradigms in Population Ecology. – Wageningen: Wijester Biological Station, Agricultural University, 1996.
12. *Ricker W.E.* Stock and recruitment // *J. Fish. Res. Board Can.* – 1954. – Vol. 5, No. 5. – P. 559-623.
13. *Никольский Г.В.* Экология рыб. – М.: Высшая школа, 1974.
14. *Chaos and the Dynamics of Biological Populations [and Discussion]* / May R. M., Wishart D. M. G., Bray J., Smith R. L. // *Proc. R. Soc. Lond.* – 1987. – Vol. 413. – P. 27-44.
15. *Шаниро А.П., Луннов С.П.* Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. – М.: Наука, 1983.
16. *Шаниро А.П.* Роль плотностной регуляции в возникновении колебаний численности многовозрастной популяции // *Исследования по математической популяционной экологии.* – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. – С. 3-17.
17. *Фрисман Е.Я.* Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности популяций с возрастной структурой // *Доклады РАН.* – 1994. – Т. 338, № 2. – С. 282-286.
18. *Frisman E, Neverova G., Revutskaya O.* Complex Dynamics of the Population with a Simple Age Structure // *Ecological Modelling.* – 2011. – Vol. 222. – P. 1943-1950.
19. *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.
20. *Кузнецов С.П.* Динамический хаос. – М.: Физматлит, 2001.
21. *Кузнецов А.П., Савин А.В., Седова Ю.В., Тюрюкина Л.В.* Бифуркации отображений. – Саратов: ООО Изд. центр «Наука», 2012.
22. *Кузнецов А.П., Кузнецов С.П., Поздняков М.В., Седова Ю.В.* Универсальное двумерное отображение и его радиофизическая реализация // *Нелинейная динамика.* – 2012. – Т. 8, № 3. – С. 461–471.
23. *Неймарк Ю.И., Ланда П.С.* Стохастические и хаотические колебания. – М.: Наука, 1987.

Статья представлена к публикации членом редколлегии Чье Ен Уном.

E-mail:

Неверова Галина Петровна – galina.nev@gmail.com;

Фрисман Ефим Яковлевич – frisman@mail.ru.