ОПОСРЕДОВАННЫЙ ТРОФОТАКСИС В МОДЕЛИ ХИЩНИК–ЖЕРТВА С ЭФФЕКТОМ ОЛЛИ В ПОПУЛЯЦИИ ХИЩНИКА

Ю.В. Тютюнов^{1,2}, Л.И. Титова², Д. Сен³, М. Банержи³

¹ Южный научный центр РАН (ЮНЦ РАН), г. Ростов-на-Дону, Россия

² Южный федеральный университет (ЮФУ), г. Ростов-на-Дону, Россия

³ Department of Mathematics and Statistics,

Indian Institute of Technology Kanpur (IITK), Kanpur, India

yuri.tyutyunov@yandex.ru; ltitova@sfedu.ru;

deepsen@iitk.ac.in; malayb@iitk.ac.in

Аннотация. Исследована математическая модель пространственно-временной динамики системы хищник–жертва, представляющая собой систему дифференциальных уравнений с частными производными типа таксис–диффузия–реакция. Предполагается, что воспроизводство жертв подчиняется логистическому закону, а рацион хищника описывается трофической функцией Холлинга типа II. Кроме того, в модели учтён эффект Олли в популяции хищника: уменьшение численности хищников ведёт к снижению эффективности их воспроизводства. Способность хищников к активной охоте на жертв реализована при помощи механизма опосредованного трофотаксиса: предполагается, что стимулом таксиса хищников является некоторая постоянно выделяемая жертвами субстанция, диффузионно распространяющаяся и распадающаяся с постоянной интенсивностью (запах, феромон, экзометаболит). Рассмотрены краевые условия, задающие отсутствие потоков популяционных плотностей и стимула таксиса через границы местообитания. Показано, что при отсутствии пространственных эффектов, возрастание значений параметров, характеризующих прожорливость и/или рождаемость хищника, ведёт к возникновению и дальнейшему увеличению амплитуды однородного по пространству колебательного режима, а затем, в силу эффекта Олли, – к вымиранию популяции хищников, обусловленному значительным падением их численности. Однако достаточно высокие значения таксиса хищника дестабилизируют как нетривиальное равновесие модели, так и периодический однородный по пространству режим, при установлении пространственно-неоднородных (периодических, квазипериодических и хаотических) аттракторов, которые могут интерпретироваться как переход хищников к стайной охоте на жертв. Формирование хищниками плотных локальных скоплений позволяет им преодолеть эффект Олли, предотвращая вымирание популяции.

Ключевые слова: хищник–жертва, таксис–диффузия–реакция, опосредованный таксис, пространственная неоднородность, агрегирование хищников, эффект Олли

Введение

В основе классической модели Розенцвейга – МакАртура [1], описывающей систему хищник–жертва лежат предположения, что рост популяции жертвы в отсутствии хищников подчиняется логистическому закону, а индивидуальный рацион хищника описывается трофической функцией Холлинга типа II. Известным свойством этой модели является потеря устойчивости положительного нетривиального равновесия в ответ на увеличение значений параметров, характеризующих прожорливость и/или рождаемость хищника, и мягкое рождение устойчивого предельного цикла, который становится глобальным аттрактором системы. Тот факт, что амплитуда этого периодического решения быстро возрастает с дальнейшим ростом параметров прожорливости/рождаемости хищника, позволил сделать вывод о принципиальной невозможности воспроизвести при помощи модели Розенцвейга – МакАртура ситуацию успешного биологического контроля вида–вредителя «эффективным», то есть прожорливым и быстро раз-

множающимся, агентом. Вместо долговременного и устойчивого снижения численности вредителя до некоторого приемлемого уровня, модель демонстрирует периодические всплески популяции жертвы, за которыми следуют всплески численности хищника. Поскольку лежащие в основе модели гипотезы о воспроизводстве жертв и размере рациона хищников подтверждаются лабораторными наблюдениями за небольшими трофическими системами, т.е., являются биологически обоснованными, данное противоречие между эмпирическими наблюдениями и качественными свойствами классической модели получило в литературе название «парадокс биологического контроля» (*paradox of biological control*) [2–4]. В рамках точечных (пространственно-независимых) моделей противоречие устраняется модификацией трофической функции хищника, учитывающей интерференцию хищников [4, 5], что позволяет неявно включить в модель эффекты пространственной неоднородности и поведения хищников. При использовании пространственных моделей разрешение парадокса

может быть достигнуто включением в модель явного описания направленных перемещений хищников, преследующих своих жертв – опосредованного (инерционного) трофотаксиса [6]. Стимулом таксиса хищников в таких моделях является некоторая постоянно выделяемая жертвами субстанция, диффузионно распространяющаяся и распадающаяся с постоянной интенсивностью (запах, феромон, экзосметаболит) [7].

В настоящей работе рассматривается модель трофотаксиса хищников, построенная на основе пространственно-независимой модели Розенцвейга – МакАртура [1], в которой дополнительно учтено влияние эффекта Олли [8–10] на воспроизводство хищника: при уменьшении численности хищников эффективность их воспроизводства снижается. При исследовании модели выявлены достаточно интересные свойства, которые, в частности, помогают лучше понять роль, которую пространственная активность хищника играет в обеспечении живучести его популяции. Представим модель и полученные результаты более подробно.

Модель

Рассматриваемая модель, описывающая пространственно-временную динамику системы хищник–жертва в пределах замкнутого одномерного местообитания $\Omega=[0,1]$, представляет собой следующую систему дифференциальных уравнений с частными производными:

$$\begin{cases} \frac{\partial N}{\partial t} = N(1-N) - \frac{NP}{\beta + N} + \delta_N \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}; \\ \frac{\partial P}{\partial t} = \frac{\alpha NP}{\beta + N} \cdot \frac{P}{P + \theta} - \mu P - \frac{\partial}{\partial x} \left(P \frac{\partial S}{\partial x} \right) + \delta_P \frac{\partial^2 P}{\partial x^2}; \\ \frac{\partial S}{\partial t} = \kappa N - \eta S + \delta_S \frac{\partial^2 S}{\partial x^2}, \end{cases} \quad (1)$$

дополненную граничными условиями, задающими отсутствие потоков популяционных плотностей и стимула таксиса через границы местообитания:

$$\frac{\partial N}{\partial x} \Big|_{x=0,1} = \frac{\partial P}{\partial x} \Big|_{x=0,1} = \frac{\partial S}{\partial x} \Big|_{x=0,1} = 0 \quad (2)$$

Здесь $N=N(t,x)$ и $P=P(t,x)$ – плотности популяций жертв и хищников, соответственно, определённые в момент времени t и в пространственной координате $x \in [0,1]$; β – плотность жертв, при которой индивидуальный рацион хищника $g(N)=N/(\beta+N)$ достигает половины своего максимального значения; α – эффективность конверсии потребляемых жертв в численность хищников. Множитель $P/(P+\theta)$ в уравнении хищников позволяет учесть влияние на воспроизводство хищников эффекта Олли: при $N \rightarrow 0$ + рождаемость хищников снижается и, таким образом, может стать ниже естественной смертности μ . Степень влияния эффекта определяется коэффициентом Олли θ . Чувствительность хищников к неоднородности распределения жертв задаётся коэффициентом

таксиса κ ; $S=S(t,x)$ – концентрация стимула таксиса; η – коэффициент распада стимула; δ_N , δ_P и δ_S – коэффициенты диффузии жертв, хищника и стимула, соответственно. Для удобства исследования часть параметров в системе (1), включая ёмкость среды популяции жертв, интенсивность атак жертв хищниками, время обработки хищником одной жертвы, обезразмерены, то есть их значения равны единице.

Результаты исследования

Случай пространственной однородности

При однородности начальных условий члены с пространственными производными в уравнениях модели (1)–(2) пропадают, и её динамика полностью описывается пространственно-независимой моделью, представляющей собой систему обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \dot{N} = N(1-N) - NP/(\beta + N) \equiv N f_1(N, P); \\ \dot{P} = \alpha NP^2/((\beta + N)(P + \theta)) - \mu P \equiv P f_2(N, P). \end{cases} \quad (3)$$

Система (3) имеет тривиальное равновесие $E_0=(0,0)$, являющееся седлом на плоскости (N,P) переменных, а также аксиальное равновесие $E_1=(1,0)$, сохраняющее локальную устойчивость при любых значениях модельных параметров. Нетривиальные равновесия $E_l^*=(N_l^*, P_l^*)$, $l=1,2$ определяются как точки пересечения нулевых изоклин системы (3) (см. рис. 1), которые задаются уравнениями:

$$IsoN : f_1(N, P)=0; IsoP : f_2(N, P)=0. \quad (4)$$

Равновесие с большей абсциссой E_2^* всегда (если существует) является седловой точкой. Если обозначить матрицу значений элементов якобиана системы (3), в точке E_1^* через $J(E_1^*)=[J_{ij}]$, $i, j=1,2$, то критерий локальной устойчивости равновесия E_1^* представляется в виде системы неравенств:

$$\text{tr}(J) < 0; \det(J) > 0. \quad (5)$$

Поскольку положительность определителя $\det(J)$ является необходимым условием существования нетривиальных равновесий E_l^* , критерий (5) упрощается до $\text{tr}(J) < 0$. При устойчивости E_1^* $J_{11} < 0$, $J_{12} < 0$, $J_{21} > 0$, $J_{22} > 0$.

Рис. 1а иллюстрирует случай устойчивости однородного равновесия E_1^* . При неустойчивости E_1^* локальным аттрактором системы (3) является однородный периодический режим C , показанный на рис. 1б, либо, в случае отсутствия цикла C (не показано на рисунке), глобальным аттрактором системы становится аксиальное равновесие $E_1=(1,0)$. Обратим внимание на значительные размеры бассейна притяжения равновесия E_1 , соответствующего вымиранию популяции хищника в системе, в сравнении с небольшими размерами бассейнов притяжения устойчивого равновесия E_1^* и устойчивого предельного цикла C (граница между бассейнами обозначена голубой линией).

Рис. 1. Фазовые траектории системы (3) для $\alpha=0.8$; $\beta=0.3$; $\mu=0.2$ и (а) $\theta=0.58$, (б) $\theta=0.55$.

Пространственно-неоднородная динамика модели

Дестабилизация стационарного режима

Выполнен линейный анализ устойчивости однородного стационарного режима модели (1)–(2) $E^*=(N^*, P^*, S^*)=(N_1^*, P_1^*, \kappa N_1^*/\eta)$, соответствующего равновесию E_1^* , к пространственно-неоднородным возмущениям вида

$$\begin{aligned} n(x,t) &= \sum_k n_k \cos(kx) e^{\lambda_k t}, \quad p(x,t) = \sum_k p_k \cos(kx) e^{\lambda_k t}; \\ s(x,t) &= \sum_k s_k \cos(kx) e^{\lambda_k t}, \end{aligned} \quad (6)$$

где $k=n\pi$ – волновое число, которое для рассматриваемого одномерного местообитания $\Omega=[0,1]$ соответствует моде с номером n ($n=0, \pm 1, \pm 2, \dots$). Показано, что возможны два сценария потери устойчивости режима E^* и установления неоднородной по пространству динамики:

1) **Обусловленная таксисом неустойчивость** может иметь место при существовании критического значения коэффициента таксиса $\kappa_{cr}(k^2)>0$. Тогда условие колебательного возбуждения моды возмущения (6) с волновым числом k имеет вид:

$$\kappa > \kappa_{cr}(k^2) = \frac{b_6 k^6 + b_4 k^4 + b_2 k^2 + b_0}{-J_{12} P^* k^2}, \quad (7)$$

где

$$b_6 = \delta_N (\delta_P + \delta_S)^2 + \delta_P (\delta_P^2 + \delta_S^2) + \delta_S (\delta_N^2 + \delta_P^2); \quad (7)$$

$$b_4 = J_{11} \delta_N^2 + J_{22} \delta_P^2 - \text{tr}(\mathbf{J})(\delta_N + \delta_P + \delta_S)^2 + \eta((\delta_N + \delta_P)^2 + 2\delta_S(\delta_N + \delta_P)); \quad (8)$$

$$b_2 = \delta_N (J_{22} \text{tr}(\mathbf{J}) + \det(\mathbf{J})) + \delta_P (J_{11} \text{tr}(\mathbf{J}) + \det(\mathbf{J})) + \delta_S \text{tr}(\mathbf{J})^2 - 2(\delta_N + \delta_P + \delta_S) \text{tr}(\mathbf{J}) \eta + (\delta_N + \delta_P) \eta; \quad (9)$$

$$b_0 = \text{tr}(\mathbf{J})^2 \eta - \text{tr}(\mathbf{J})(\det(\mathbf{J}) + \eta)^2 \quad (10)$$

2) **Диффузионная неустойчивость** может возникнуть при достаточно высоких значениях коэффициента диффузии жертв (причём, и при $\kappa>0$, и при $\kappa=0$):

$$\delta_N > \delta_{Ncr}(k^2), \quad (12)$$

если для некоторой моды существует положительное критическое значение:

$$\delta_{Ncr}(k^2) = \frac{J_{11} \delta_P \delta_S k^4 + (\kappa J_{12} P^* + J_{11} \delta_P \eta - \det(\mathbf{J}) \delta_S) k^2 - \det(\mathbf{J}) \eta}{J_{12} P^* k^2}. \quad (13)$$

В первом случае однородный стационарный режим теряет устойчивость в результате бифуркации Хопфа, и аттрактором системы становится возникающий пространственно-неоднородный периодический режим. Во втором случае имеет место бифуркация Тьюринга, ведущая к установлению либо стационарных, либо динамических пространственных структур.

Интересно, что в частном случае, когда диффузия жертв ниже диффузии хищников, т.е. если $\delta_N \leq \delta_P$, диффузионная неустойчивость невозможна, то есть при отсутствии у хищников способности к активному поиску скоплений жертв ($\kappa=0$), изначально устойчивый однородный стационарный режим сохраняет устойчивость при любых значениях диффузионных коэффициентов. Что касается возможности колебательного возбуждения, то при достаточно высоких значениях параметра оно имеет место для каждой моды.

На рис. 2 показаны критические кривые, построенные для первых трёх мод на плоскости (δ_N, κ) при следующих значениях параметров: $\alpha=0.8$, $\beta=0.3$, $\theta=0.58$, $\mu=0.2$, $\eta=0.2$, $\delta_N=0.02$, $\delta_S=0.1$. С этими параметрами, при однородный стационарный режим E^* модели (1)–(2), асимптотически устойчивый в отсутствии пространственных эффектов (см. рис. 1а), является также устойчивым и относительно малых пространственно-неоднородных возмущений. Соответствующие равновесные значения популяционных плотностей равны $N^* \approx 0.454$ и $P^* \approx 0.412$.

В соответствии с условием (7), увеличение коэффициента таксиса хищников приводит к колебательному возбуждению первой моды, соответствующей волновому числу $\kappa=\pi$ (см. рис. 2), причём,

критическое значение k возрастает с увеличением δ_N . С ростом моды возбуждаются последовательно. С выбранными значениями параметров диффузионной неустойчивости при варьировании коэффициента δ_N в модели не наблюдается.

Рис. 2 – Критические кривые колебательной неустойчивости (бифуркации Хопфа) однородного стационарного режима N для первых трёх мод.

Результаты анализа модели проиллюстрированы вычислительными экспериментами (см. рис. 3). В дополнение к приведённым выше параметрам, коэф-

фициент диффузии жертв был положен равным $\delta_N=0.05$, а для коэффициента таксиса хищников использовалось значение $\kappa=0$. Как видно из рис. 2, такая комбинация значений δ_N и k соответствует условию колебательного возбуждения первой моды. Характерные особенности возникшего в результате данной бифуркации Хопфа периодического пространственно-неоднородного режима представлены на рис. 3.

Аналогичные численные эксперименты были проведены и для случая формирования в системе стационарных структур Тьюринга, обусловленных диффузионной неустойчивостью стационарного режима E .

Дестабилизация однородного периодического режима

Увеличение значения коэффициента таксиса в модели (1)–(2) ведёт также к дестабилизации однородного периодического режима, соответствующего предельному циклу точечной модели (3). Пример такого предельного цикла приведён на рис. 16, иллюстрирующем результаты вычислительного эксперимента, параметры которого отличаются от рассмотренного случая с устойчивым равновесием лишь значением коэффициента Олли $\theta=0.55$.

Рис. 3. Периодический режим, устанавливающийся при $\theta=0.58$; $\delta_N=0.02$; $\kappa=0$: (а) типичный профиль волн хищников и жертв; (б) Фазовая траектория осреднённых по пространству плотностей популяций; (в) Пространственно-временная динамика модели.

При достаточно высоком значении коэффициента таксиса, $\kappa=10$, вместо теряющего устойчивость однородного периодического режима С, локальным

аттрактором системы становится представленный на рис. 4 пространственно-неоднородный квазипериодический режим.

Рис. 4 Квазипериодический режим, устанавливающийся при $\theta=0.58$; $\delta_N=0.05$; $\kappa=10$: (а) Типичный профиль волн хищников и жертв; (б) Фазовая траектория осреднённых по пространству плотностей популяций в сравнении с однородным циклом; (в) Пространственно-временная динамика модели.

Несмотря на то, что для этого режима характерны обусловленные эффектом Олли локальные вымирания хищников, способность хищников формировать плотные скопления и концентрироваться в местах высокой плотности жертв (см. профиль волны на рис. 4а), позволяет хищникам преодолевать негативные последствия эффекта Олли на глобальном уровне функционирования трофической системы. Данный вывод подтверждается сравнением проекции траектории системы на плоскость пространственно-осреднённых плотностей популяций с однородным периодическим режимом С (рис. 4б). Как можно заметить, траектория модели большую часть времени не покидает область на фазовой плоскости $(\langle N \rangle, \langle P \rangle)$, которая в точечной (пространственно-независимой) модели (3) соответствует бассейну притяжения аксиального равновесия (см. рис. 1б). Итак, направленные пищевые миграции хищника, реализованные в модели (1)–(2) как опосредованный

трофотаксис, являются ключевым фактором, обеспечивающим выживание хищника, рост популяции которого подвержен эффекту Олли.

Публикация подготовлена в ходе реализации ГЗ ЮНЦ РАН, тема «Разработка методов геоинформационного моделирования морских и наземных экосистем» № проекта 01201363188; Базовой части ГЗ ЮФУ, тема «Фундаментальные и прикладные задачи математического моделирования» № 1.5169.2017/8.9; Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Обеспечение устойчивого развития Юга России в условиях климатических, экологических и техногенных вызовов», проект № 00-18-31 «Сохранение природно-ресурсного потенциала экологически уязвимых районов юга России в условиях климатических и техногенных вызовов»; Проекта РФФИ № 18-01-00453 А, «Мультистабильные пространственно-временные сценарии в популяционных системах».

Список литературы

1. *Rosenzweig M.L., MacArthur R.H.*, 1963. Graphical representation and stability conditions of predator–prey interactions // *American Naturalist*. Vol. 97. No. 895. P. 217–223. <https://doi.org/10.1086/282272>
2. *Luck R.F.*, 1990. Evaluation of natural enemies for biological control: a behavioral approach // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 5. No. 4. P. 196–199. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90210-5](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90210-5)
3. *Berryman A.A.*, 1999. The theoretical foundations of biological control / *Hawkins B.A., Cornell H.V.*, eds. *Theoretical Approaches to Biological Control*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 3–21.
4. *Arditi R., Berryman A.A.*, 1991. The biological control paradox // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 6. No. 1. P. 32. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(91\)90148-Q](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90148-Q)
5. *Arditi R., Ginzburg L.R.*, 1989. Coupling in predator–prey dynamics: ratio-dependence // *Journal of Theoretical Biology*. Vol. 139. No. 3. P. 311–326. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(89\)80211-5](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(89)80211-5)
6. *Sapoukhina N., Tyutyunov Yu., Arditi R.*, 2003. The role of prey taxis in biological control: a spatial theoretical model // *American Naturalist*. Vol. 162. No. 1. P. 61–76. <https://doi.org/10.1086/375297>
7. *Tyutyunov Yu.V., Titova L.I., Senina I.N.*, 2017. Prey–taxis destabilizes homogeneous stationary state in spatial Gause–Kolmogorov–type model for predator–prey system // *Ecol. Complexity*. V. 31. P. 170–180. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2017.07.001>
8. *Allee W.C.*, 1931. *Animal Aggregations: A Study in General Sociology*. Chicago: Chicago Univ. Press. 431 p.
9. *Stephens P.A., Sutherland W.J.*, 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 14. No. 10. P. 401–405. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01684-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01684-5)
10. *Zhou S.-R., Liu Y.-F., Wang G.*, 2005. The stability of predator–prey systems subject to the Allee effects // *Theoretical Population Biology*. Vol. 67. P. 23–31. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2004.06.007>

INDIRECT TROPHO-TAXIS IN PREDATOR-PREY MODEL WITH ALLEE EFFECT IN PREDATOR POPULATION

Yu.V. Tyutyunov^{1,2}, L.I. Titova², D. Sen³, M. Banerjee³

¹ Southern Scientific Center of Russian Academy of Sciences (SSC RAS), Rostov-on-Don, Russia

² Southern Federal University (SFedU), Rostov-on-Don, Russia

³ Department of Mathematics and Statistics, Indian Institute of Technology Kanpur (IITK), Kanpur, India
yuri.tyutyunov@yandex.ru; ltitova@sfedu.ru; deeptsen@iitk.ac.in; malayb@iitk.ac.in

Abstract. We have built and studied a mathematical model describing spatiotemporal dynamics of predator-prey system. The model is a taxis-diffusion-reaction system of partial differential equations, with logistic reproduction of prey and the Holling type II trophic function of predator. The model takes into account the Allee effect in the predator population, assuming that efficiency of the predator reproduction decreases with lowering the predator population abundance. The ability of predators to detect and locate the patches of higher prey density is modelled as indirect prey-taxis, according to hypothesis that the taxis stimulus is a substance being continuously emitted by the prey, diffusing in space and decaying with constant rate in time (e.g., odour, pheromone, exometabolite). We considered boundary conditions determining the absence of fluxes of population densities and stimulus concentration through the habitat boundaries. In the absence of spatial effects, increase of parameters characterizing voracity and/or fertility of the predator causes emergence of spatially homogeneous periodic regime, which is further increasing in amplitude that due to the Allee effect, leads the predator population to extinction. However, if the taxis activity of predators is sufficiently high, then both the homogeneous equilibrium and the limit cycle become unstable; and a spatially heterogeneous (periodic, quasiperiodic or chaotic) dynamic regime emerges as an attractor of the system. Such heterogeneous patchy dynamics can be interpreted as self-organization of packs of predators hunting the prey. Such formation of dense local aggregations allows the predators to avoid the extinction, overcoming the Allee effect in its population growth.

Keywords: predator-prey, taxis-diffusion-reaction, indirect taxis, spatial heterogeneity, predator aggregation, Allee effect

References

1. Rosenzweig M.L., MacArthur R.H., 1963. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions // *American Naturalist*. Vol. 97. No. 895. P. 217–223. (In English) <https://doi.org/10.1086/282272>
2. Luck R.F., 1990. Evaluation of natural enemies for biological control: a behavioral approach // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 5. No. 4. P. 196–199. (In English) [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90210-5](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90210-5)
3. Berryman A.A., 1999. The theoretical foundations of biological control / Hawkins B.A., Cornell H.V., eds. *Theoretical Approaches to Biological Control*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 3–21. (In English)
4. Arditi R., Berryman A.A., 1991. The biological control paradox // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 6. No. 1. P. 32. (In English) [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(91\)90148-Q](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90148-Q)
5. Arditi R., Ginzburg L.R., 1989. Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependence // *Journal of Theoretical Biology*. Vol. 139. No. 3. P. 311–326. (In English) [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(89\)80211-5](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(89)80211-5)
6. Sapoukhina N., Tyutyunov Yu., Arditi R., 2003. The role of prey taxis in biological control: a spatial theoretical model // *American Naturalist*. Vol. 162. No. 1. P. 61–76. (In English) <https://doi.org/10.1086/375297>
7. Tyutyunov Yu.V., Titova L.I., Senina I.N., 2017. Prey-taxis destabilizes homogeneous stationary state in spatial Gause-Kolmogorov-type model for predator-prey system // *Ecol. Complexity*. V. 31. P. 170–180. (In English) <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2017.07.001>
8. Allee W.C., 1931. *Animal Aggregations: A Study in General Sociology*. Chicago: Chicago Univ. Press. 431 p. (In English)
9. Stephens P.A., Sutherland W.J., 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 14. No. 10. P. 401–405. (In English) [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01684-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01684-5)
10. Zhou S.-R., Liu Y.-F., Wang G., 2005. The stability of predator-prey systems subject to the Allee effects // *Theoretical Population Biology*. Vol. 67. P. 23–31. (In English) <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2004.06.007>