

УДК 574.34

© 2018 г. **О.Л. Жданова**, д-р физ.-мат. наук,

Г.П. Неверова, канд. физ.-мат. наук

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

Е.Я. Фрисман, чл.-корр. РАН

(Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан)

МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ СООБЩЕСТВА "ХИЩНИК – ЖЕРТВА" С УЧЕТОМ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ВЗАИМОДЕЙСТВУЮЩИХ ВИДОВ*

Предложена модель сообщества «хищник – жертва», в которой каждый из рассматриваемых видов обладает возрастной структурой с двумя стадиями развития, а также выраженной сезонностью жизненного цикла. Моделируется ситуация, характерная для сообщества «песец – мышевидные грызуны». Исследованы динамические режимы предложенной модели, а также возможности смены динамического режима.

Ключевые слова: математическая модель, сообщество, хищник – жертва, устойчивость, динамические режимы, возрастная структура.

DOI: 10.22250/isu.2018.58.34-45

Введение

Среди современных исследований пространственно-временной динамики популяций, взаимодействующих по принципу «хищник – жертва», встречаются весьма интересные работы, учитывающие выраженную сезонность жизненного цикла многих биологических видов и основанные на уравнениях с дискретным временем [1 – 5]. В частности, флуктуации дискретной по времени системы «хищник – жертва» обстоятельно исследованы при помощи методов теории динамического хаоса [3]. Похожие работы, направленные на изучение возникающих динамических режимов, проводятся и на основе традиционного аппарата дифференциальных уравнений [4].

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

Как правило, в этих исследованиях рассматривается динамика каждой составляющей сообщества и ее изменения в результате взаимодействия между популяциями. При этом возрастная структура взаимодействующих популяций зачастую не учитывается. В действительности же каждая популяция, входящая в сообщество, может обладать выраженной возрастной структурой, что, безусловно, сказывается на динамике как отдельных популяций, так и системы в целом. Имеется огромное количество работ по математической биологии, посвященных изучению влияния возрастной структуры локальной популяции на динамику ее численности [6 – 11]. Исследования, в которых изучается динамика системы «хищник – жертва» с учетом возрастной детализации, встречаются крайне редко и преимущественно в моделях с непрерывным временем [12 – 15].

Кроме того, рассматривается ситуация, когда возрастной структурой обладает либо хищник, либо жертва, но не обе взаимодействующие популяции. При этом реальные популяции, как правило, обладают возрастной структурой и моделирование сообщества, состоящего из неоднородных популяций, представляется перспективным.

Интересный пример взаимодействия «хищник – жертва» представляет собой сообщество «песец – мышевидные грызуны». Известно, что естественные популяции песцов (*Alopex lagopus*), населяющие континентальные территории, питаются мелкими грызунами, главным образом полевками, численность которых характеризуется циклическими колебаниями [16]. В годы, когда пищи мало, популяции континентальных песцов имеют очень низкий репродуктивный уровень; в годы с обильной пищей (когда в популяциях жертвы наблюдается подъем численности) количество детенышей в пометах вырастает в несколько раз. При этом каждый из видов, составляющий сообщество «песец – мышевидные грызуны», обладает возрастной структурой, и для моделирования динамики сообщества возрастную подразделенность необходимо учитывать.

В данной работе предложена и исследована модель «хищник – жертва», учитывающая возрастную структуру взаимодействующих видов, характерную для сообщества «песец – мышевидные грызуны».

Математическая модель динамики сообщества "хищник – жертва"

Уравнения динамики численности популяций мелких млекопитающих, являющихся кормовой базой для таких хозяйственно-ценных видов как соболи и песцы, имеют вид [17]:

$$\begin{cases} x_1(n+1) = (r_1 x_1(n)(1-u) + r_2 x_2(n)) \cdot e^{-\beta_1 \cdot x_1(n)(1-u) + \beta_2 x_2(n)}, \\ x_2(n+1) = s \cdot x_1(n)(1-u) + v \cdot x_2(n), \end{cases} \quad (1)$$

где x_1 и x_2 – численность соответственно сеголеток и перезимовавших половозре-

лых особей; r_1 и r_2 – репродуктивные потенциалы половозрелых групп; s и v – их выживаемости; β_1 и β_2 – коэффициенты самолимитирования, отражающие интенсивность влияния конкурентных взаимодействий между половозрелыми особями разного возраста на уровень рождаемости, причем $\beta_1 = \beta_2 r_1 / r_2$; u – доля численности сеголеток, изъятых хищником, которая зависит от численности жертвы и хищника и будет формализована позже.

Жизненный цикл песка может быть описан моделью двухвозрастной популяции [18], поскольку продолжительность жизни половозрелых особей составляет несколько лет, а молодые особи, как правило, вступают в процесс размножения на втором году жизни:

$$\begin{cases} y_1(n+1) = w \cdot \alpha(x_1(n)) \cdot y_2(n), \\ y_2(n+1) = y_1(n)(1 - y_1(n)) + c \cdot y_2(n), \end{cases} \quad (2)$$

где y_1 и y_2 – относительные численности младшего возрастного класса и репродуктивной части популяции (т.е. емкость экологической ниши хищника считается единичной, $y_1 \leq 1$, $y_2 \leq 1$); c – выживаемость половозрелых особей при переходе к следующему сезону размножения; $W = w \cdot \alpha(x_1(n))$ – репродуктивный потенциал хищника, а w – его максимально возможное значение.

В качестве функции питания хищника $\alpha(x_1)$ будем использовать функцию, учитывающую насыщение хищника или трофическую функцию Холлинга второго типа:

$$\alpha(x(n)) = \frac{x_1(n)}{x^* + x_1(n)},$$

где x^* – численность жертвы, при которой репродуктивный потенциал хищника будет равен половине от максимально возможного.

В результате питания хищника меняется численность жертвы (в основном сеголеток):

$$\begin{aligned} x_1(n) &\rightarrow x_1(n) - \alpha_0 \cdot y_2(n) \cdot \alpha(x(n)) = \\ &= x_1(n)(1 - \alpha_0 \cdot y_2(n) \cdot \alpha(x_1(n)) / x_1(n)) = x_1(n)(1 - u), \end{aligned}$$

где $u = \alpha_0 \cdot y_2(n) \cdot \alpha(x_1(n)) / x_1(n) = \frac{\alpha_0 \cdot y_2(n)}{x^* + x_1(n)}$ – доля численности сеголеток, изъя-

тая хищником; α_0 коэффициент преобразования биомассы ($\alpha_0 \gg 1$). Таким образом, происходит влияние хищника на процессы размножения, конкуренции и выживания в популяции жертвы.

Отметим, что четырехкомпонентная модель динамики сообщества включает двухкомпонентные модели разного типа – у жертвы плотностное лимитирование осуществляется экспоненциально, что связано с ярко выраженной плотностно зависимой регуляцией рождаемости в популяциях грызунов; у хищника процессы

плотностного лимитирования выражены слабее, поэтому линейная зависимость оказывается вполне адекватной. Кроме того, каждая из составляющих моделей ранее была успешно применена для моделирования динамики отдельных популяций полевых [17] и песцов [18].

Стационарные точки. Система уравнений (1), (2) имеет три стационарные точки:

1) тривиальная стационарная точка, соответствует вымиранию обеих популяций: $\{y_1 = 0; y_2 = 0; x_1 = 0; x_2 = 0\}$;

2) полутривиальная, соответствует свободному существованию популяции

жертвы в отсутствие хищника: $\left\{ y_1 = 0, y_2 = 0, x_1 = \frac{1-v}{\beta_1(1-v) + s \cdot \beta_2} \ln \frac{r_1(1-v) + r_2 \cdot s}{1-v}, \right.$
 $\left. x_2 = \frac{s}{\beta_1(1-v) + s \cdot \beta_2} \ln \frac{r_1(1-v) + r_2 \cdot s}{1-v} \right\}$;

3) нетривиальная, соответствует устойчивому существованию сообщества хищник – жертва и определяется как решение трансцендентного уравнения относительно x_1 :

$$x_1(1-u)(\beta_1 + \beta_2 s/(1-v)) = \ln \frac{(1-u)(r_1(1-v) + r_2 \cdot s)}{(1-v)},$$

где $1-u = 1 - \alpha_0 \cdot y_2 \cdot \alpha(x_1)/x_1 = 1 - \frac{\alpha_0 \cdot y_2}{x^* + x_1}$; $y_2 = \frac{W+c-1}{W^2}$; $y_1 = W \cdot y_2$; $x_2 = s \cdot x_1(1-u)/(1-v)$.

Условия существования нетривиальной стационарной точки системы (1), (2) сле-

дующие: $0 < u < 1$, $W + c > 1$ и $r_1 > \frac{1}{1-u} - r_2 \cdot s/(1-v)$, что эквивалентно:

$$w \frac{x_1}{x^* + x_1} + c > 1, \alpha_0 < (x^* + x_1)/y_2 \text{ и } r_1 > \frac{1}{1-u} - r_2 \cdot s/(1-v).$$

Классификация динамики сообщества в зависимости от параметров системы

Рассмотрим сценарии перехода от стационарной динамики к колебаниям численности хищника и жертвы при различных значениях внутривидовых параметров, определяющих динамику каждого из взаимодействующих видов, и параметра их взаимодействия (x^* или константы полунасыщения).

Для понимания, каким образом внутривидовые параметры определяют динамику каждого из взаимодействующих видов, начнем с краткой характеристики динамики изолированных видов, составляющих рассматриваемое сообщество «хищник – жертва».

Динамика изолированной популяции жертвы. Уравнения динамики численности изолированной популяции мелких млекопитающих представимы в виде:

$$\begin{cases} x_1(n+1) = (r_1 x_1(n)(1-u) + r_2 x_2(n)) \cdot e^{-\beta_1 x_1(n) + \beta_2 x_2(n)}, \\ x_2(n+1) = s \cdot x_1(n) + v \cdot x_2(n). \end{cases} \quad (3)$$

Модель (3), помимо тривиальной, имеет одну неподвижную точку

$$\left\{ x_1 = \frac{1-v}{\beta_1(1-v) + s \cdot \beta_2} \ln \frac{r_1(1-v) + r_2 \cdot s}{1-v}, x_2 = \frac{s}{\beta_1(1-v) + s \cdot \beta_2} \ln \frac{r_1(1-v) + r_2 \cdot s}{1-v} \right\},$$

которая существует при условии $r_1 > 1 - \frac{r_2 \cdot s}{1-v}$.

Исследование границ треугольника устойчивости нетривиальной неподвижной точки системы (4) показало, что переход возможен как через границу ($|\lambda| = 1$, комплексные значения) с реализацией сценария Неймарка – Сакера, так и по сценарию Фейгенбаума через границу ($\lambda = -1$) [17]:

$$\lambda = 1 : s(\beta_2 x_1 - \frac{r_2(1-v)}{r_1(1-v) + r_2 \cdot s}) = \frac{r_1(1-v)}{r_1(1-v) + r_2 \cdot s} + v - 1 - \beta_1 x_1;$$

$$\lambda = -1 : s(\beta_2 x_1 - \frac{r_2(1-v)}{r_1(1-v) + r_2 \cdot s}) = \beta_1 x_1 - \frac{r_1(1-v)}{r_1(1-v) + r_2 \cdot s} - v - 1;$$

$$|\lambda| = 1, \text{ комплексные: } s(\beta_2 x_1 - \frac{r_2(1-v)}{r_1(1-v) + r_2 \cdot s}) = 1.$$

Динамика изолированной популяции хищника. Ситуацию, когда доступность пищи не меняется год от года, можно наблюдать в естественных популяциях песцов, населяющих прибрежные территории. Они питаются морской птицей, рыбой, тюленями и морскими беспозвоночными; доступность этих ресурсов практически не изменяется год от года [19]. Прибрежные песцы дают приплод небольшого размера каждый год, и их репродуктивный уровень оказывается постоянным. В этом случае модель (2) можно переписать в виде [20]:

$$\begin{cases} y_1(n+1) = w \cdot y_2(n), \\ y_2(n+1) = y_1(n)(1-y_1(n)) + c \cdot y_2(n). \end{cases} \quad (4)$$

Модель (4), помимо тривиальной, имеет одну неподвижную точку:

$$\left\{ y_1 = \frac{w+c-1}{w}, y_2 = \frac{w+c-1}{w^2} \right\},$$

которая существует при условии $w+c > 1$ и устойчива, если $2c+w < 3$.

При переходе через эту границу $w+2c > 3$ потеря устойчивости нетривиальной стационарной точки реализуется по сценарию Неймарка – Сакера (рис. 1) через комплексные значения собственных чисел.

Динамика сообщества. Параметры обоих видов внутри треугольника устойчивости. В этом случае происходит стабилизация динамики в нетривиальной

стационарной точке (3), если пищи достаточно (рис. 2), или в полутривиальной (2), если пищи недостаточно.

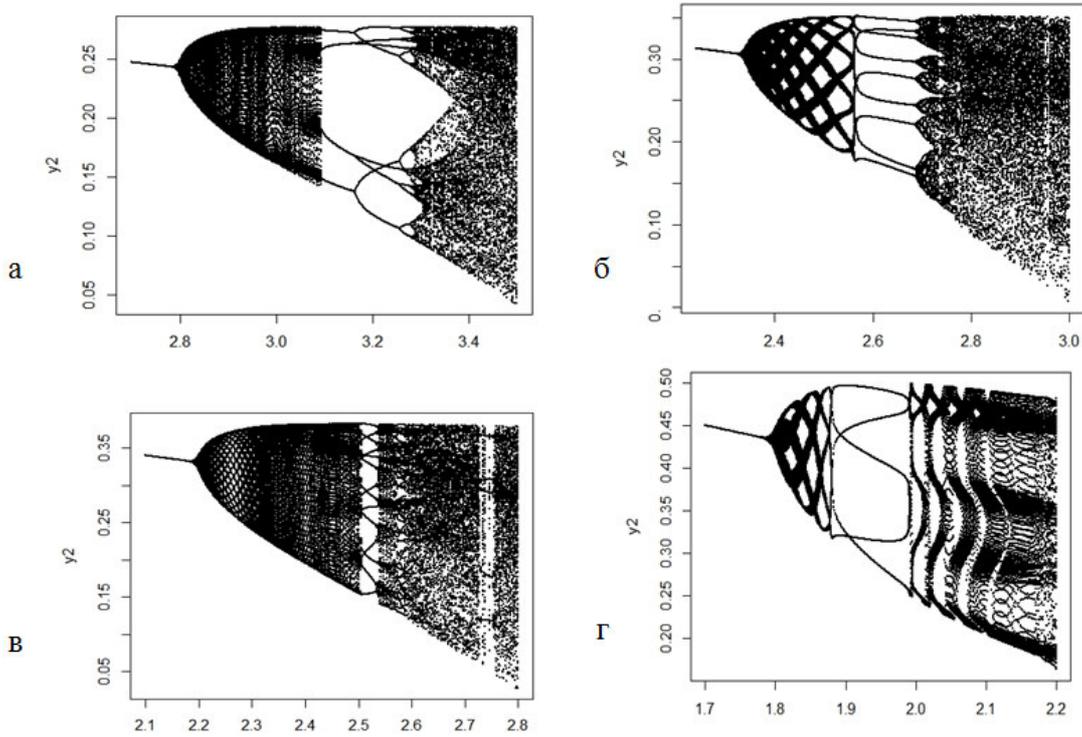


Рис. 1. Бифуркационные диаграммы численности половозрелого хищника (y_2) в модели (3) при изменении бифуркационного параметра w и фиксированных значениях параметра c :

а) $c = 0.1$; б) $c = 0.33$; в) $c = 0.4$; г) $c = 0.7$.

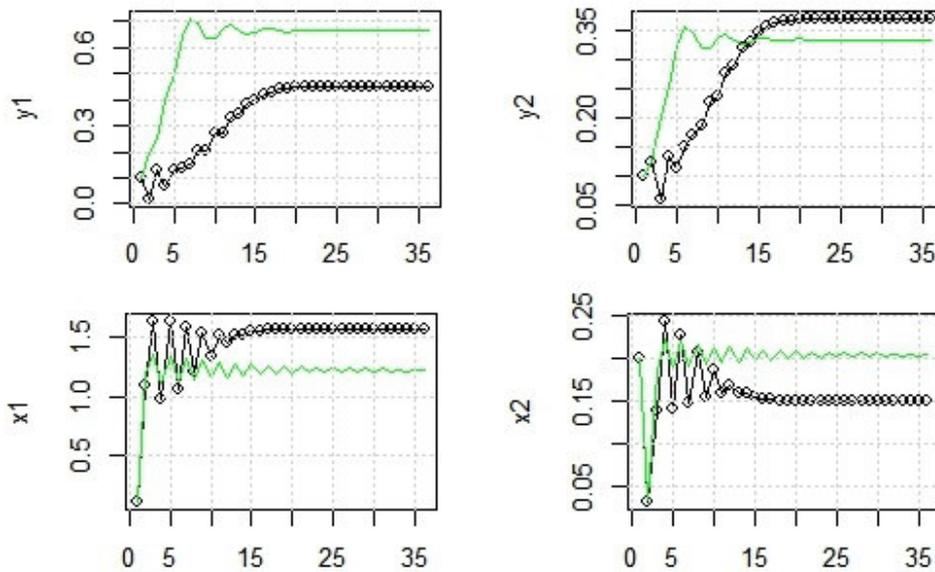


Рис. 2. Динамика возрастных классов хищника (y) и жертвы (x) – линия с маркерами в модели взаимодействующих видов (1), (2); без маркеров – динамика отдельных видов (3), (4).

Значения параметров: $w = 2.0$; $c = 0.33$; $\alpha_0 = 3$; $x^* = 1$; $r_1 = 7.5$; $r_2 = 4.8$; $\beta_2 = 1$; $v = 0.1$; $s = 0.15$.

Достаточность численности сеголеток (x_1) в популяции жертвы для обеспечения существования хищника сложным образом зависит от параметров модели и определяется выполнением условия $W + c > 1$ (рис. 3).

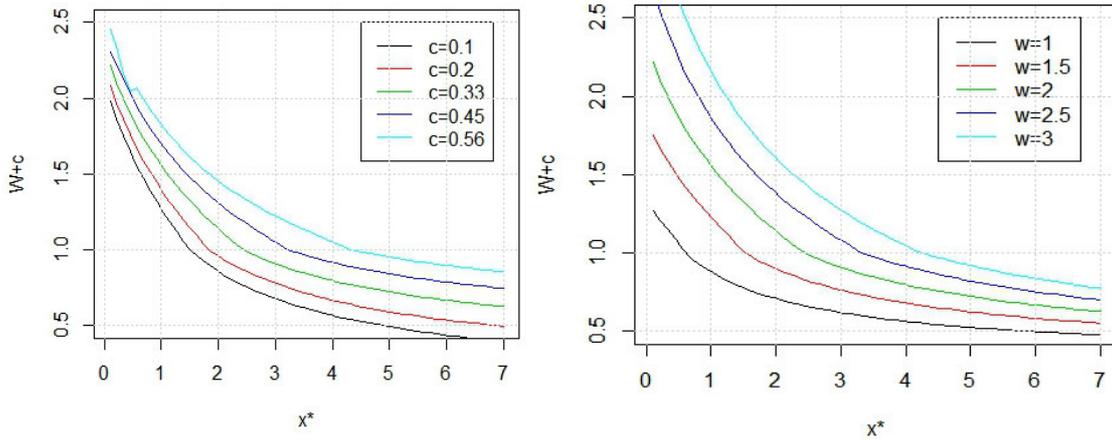


Рис. 3. Зависимость W (в стационарной точке) от x^* . Кривые соответствуют различным значениям параметра c (слева, при $w = 2.0$) и w (справа, при $c = 0.33$).

Другие параметры соответствуют рис. 2.

Высокий репродуктивный потенциал жертвы; параметры хищника внутри треугольника устойчивости. Если пищи достаточно, то динамика хищника подстраивается под динамику жертвы. На рис. 4 пример динамики сообщества, где потеря устойчивости стационарной точкой произошла через значение $\lambda = -1$ (по сценарию Фейгенбаума (рис. 5)).

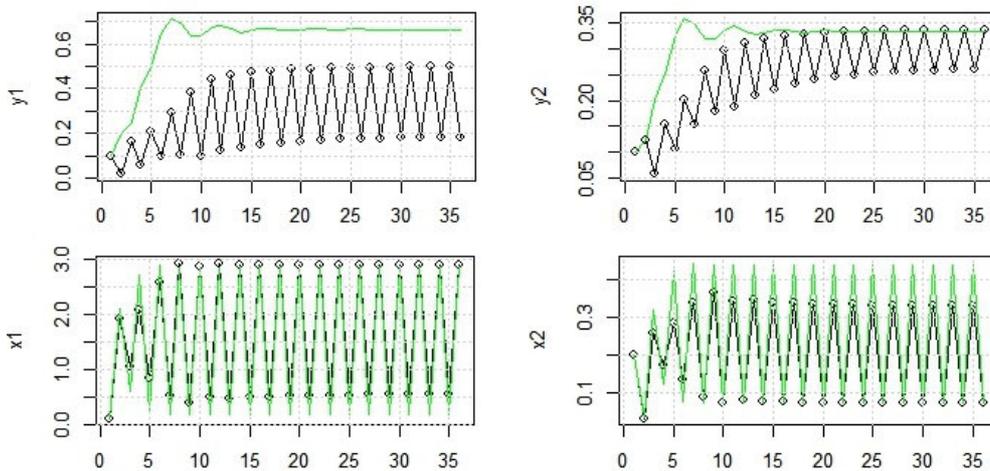


Рис. 4. Динамика возрастных классов хищника (y) и жертвы (x) – линия с маркерами в модели взаимодействующих видов (1), (2); без маркеров – динамика отдельных видов (3), (4).

Значения параметров совпадают с рис. 2, кроме: $r_1 = 15$ и $r_2 = 8$.

Максимальное по модулю собственное значение $\lambda = -1.61$.

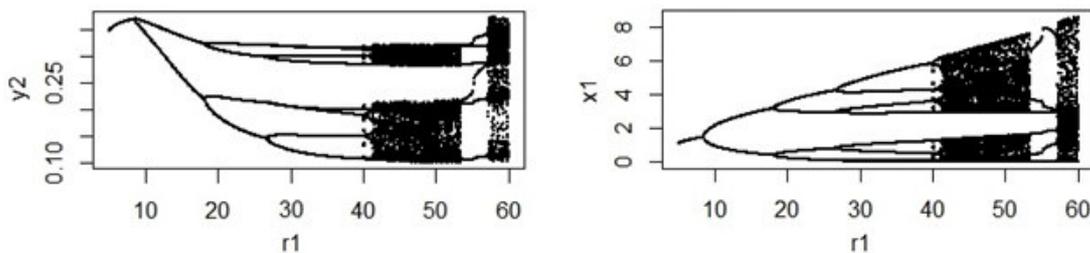


Рис. 5. Бифуркационные диаграммы численности сеголеток (x_1) и репродуктивной группы популяции хищника (y_2). Потеря устойчивости по сценарию Фейгенбаума при изменении бифуркационного параметра r_1 . Другие параметры совпадают с рис. 4.

Высокий репродуктивный потенциал хищника; параметры жертвы внутри треугольника устойчивости. Хотя с биологической точки зрения такая ситуация, по-видимому, маловероятна, но с точки зрения динамики она весьма интересна.

Поскольку количество пищи лимитирует реальный репродуктивный потенциал хищника $\{W = w \cdot \alpha(x_1(n))\}$, динамика сообщества может быть стационарной (рис. 6).

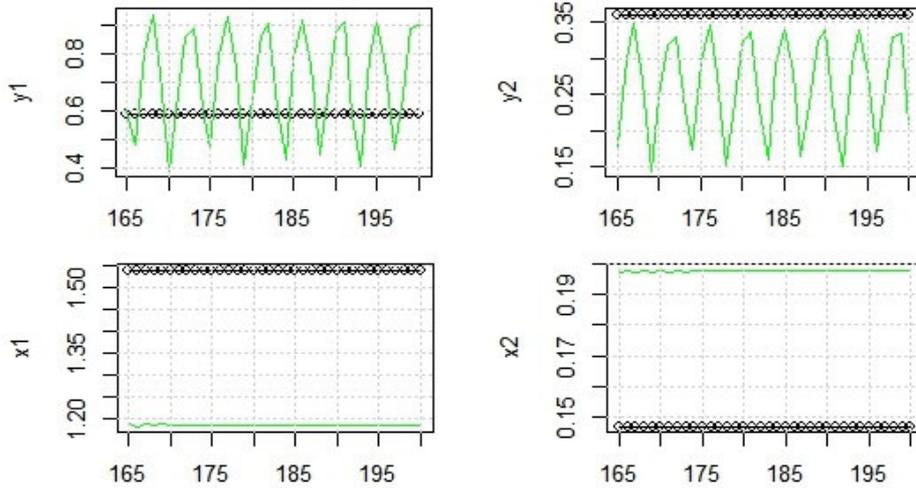


Рис. 6. Динамика возрастных классов хищника (y) и жертвы (x) – линия с маркерами в модели взаимодействующих видов (1), (2); без маркеров – динамика отдельных видов (3), (4). Значения параметров совпадают с рис. 2, кроме: $w = 2.7, r_1 = 8$.

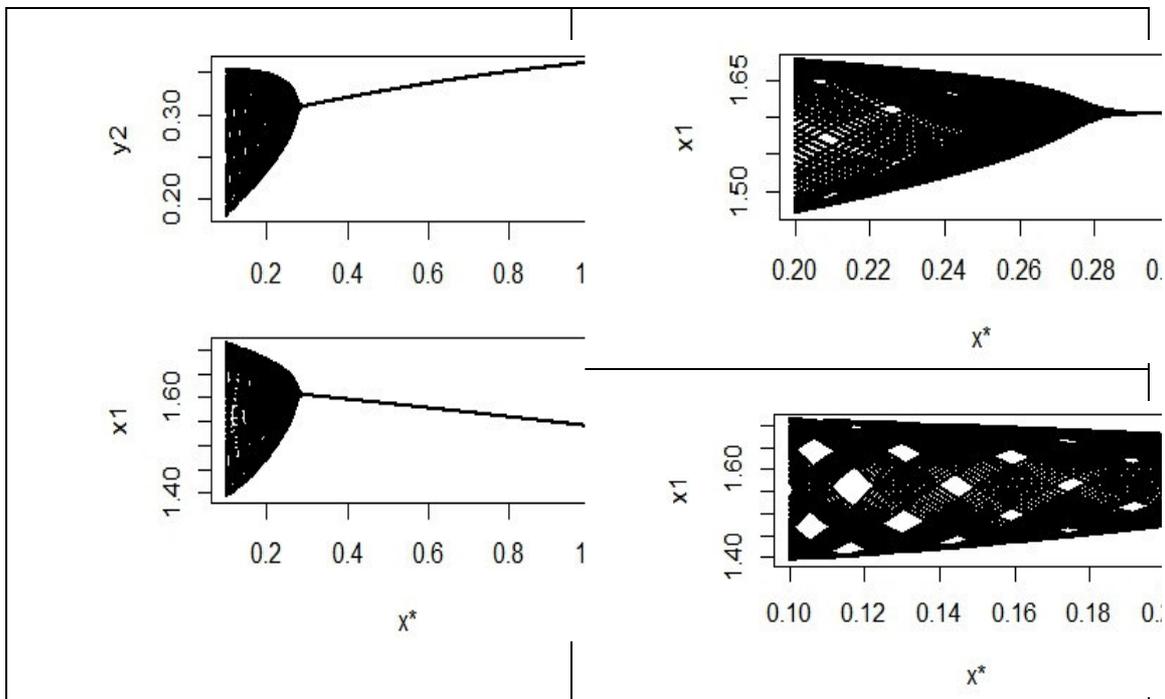


Рис. 7. Бифуркационные диаграммы численности сеголеток (x_1) и репродуктивной группы популяции хищника (y_2). Потеря устойчивости по сценарию Неймарка – Сакера при уменьшении бифуркационного параметра x^* (другие параметры совпадают с рис. 6).

Однако если хищник обладает очень умеренным аппетитом ($x^* \ll x_1$), что может быть связано с наличием у него альтернативного типа пищи, то доступное

количество пищи данного вида (x_1) может в недостаточной степени уменьшать его репродуктивный потенциал, и тогда сообщество будет демонстрировать флуктуации численности обоих видов (рис. 8). В этом случае колебания численности в популяции жертвы оказываются инициированы изъятием с переменной долей и потеря устойчивости стационарной точки происходит по сценарию Неймарка – Сакера через комплексные значения собственных чисел (рис. 7).

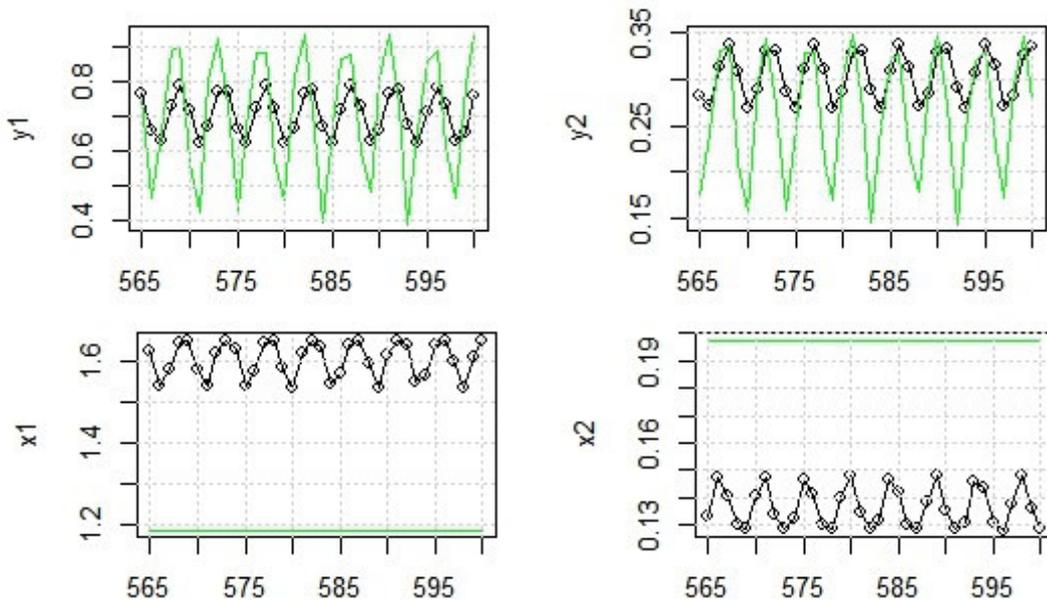


Рис. 8. Динамика возрастных классов хищника (y) и жертвы (x) – линия с маркерами в модели взаимодействующих видов (1), (2); без маркеров – динамика отдельных видов (3), (4).

Значения параметров: $x^* = 0.25$, другие параметры совпадают с рис. 6.

Максимальное по модулю собственное значение: $\lambda = 0.18 \pm i$.

Высокие репродуктивные потенциалы обоих видов (вне треугольника устойчивости). В случае, когда обе популяции обладают высокими репродуктивными потенциалами, достаточными для выхода за границу треугольника устойчивости, динамика сообщества будет нестационарной. В зависимости от соотношения параметров популяций определять динамику может как динамика жертвы, так и хищника.

На рис. 9 популяционные параметры заданы так, что в изолированной популяции жертвы точный 4-летний цикл; у хищника – нерегулярная динамика. Уменьшение параметра x^* сопровождается усложнением динамики сообщества по сценарию Фейгенбаума: увеличение – вымиранием хищника и сохранением 4-летнего цикла в популяции жертвы. В зависимости от уровня полунасыщения хищника (x^*) динамика сообщества может быть как регулярной, так и нерегулярной (рис. 10).

Изменение динамического режима в популяции жертвы может быть обусловлено влиянием хищника, если он имеет альтернативные источники питания и в зависимости от их доступности меняется константа его полунасыщения x^* . При

небольших ее значениях режим динамики может быть более сложным (рис. 9, $x^* < 1.1$), а при больших динамика жертвы станет более простой, – например, вместо нерегулярной динамики или 4-летнего цикла установится 2-летний цикл (рис. 9, $x^* > 1.15$).

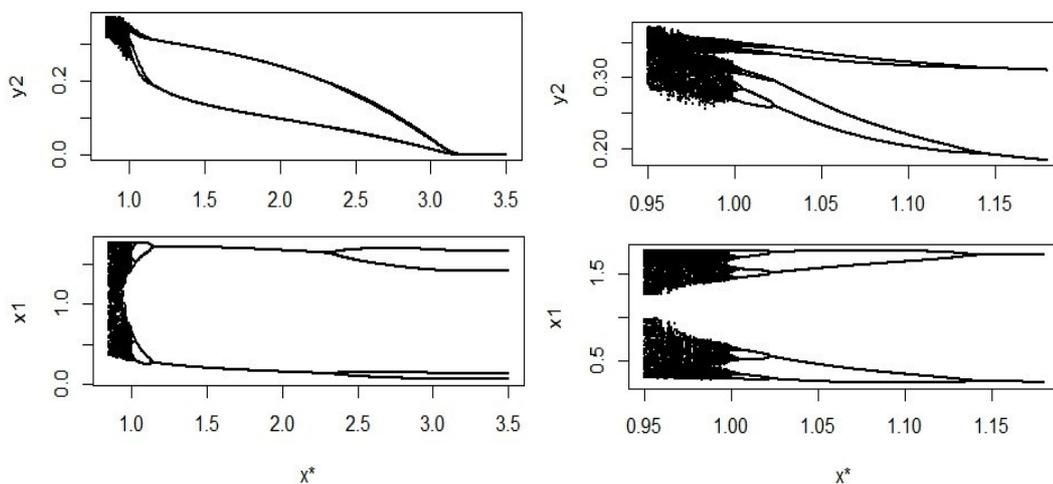


Рис. 9. Бифуркационные диаграммы численности сеголеток (x_1) и репродуктивной группы популяции хищника (y_2) при изменении бифуркационного параметра x^* (другие параметры совпадают с рис. 10).

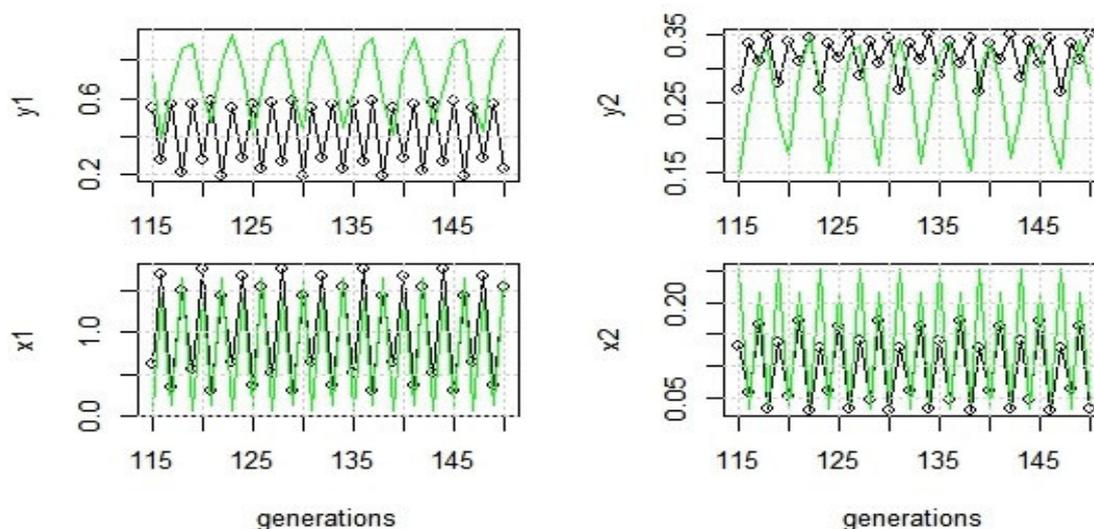


Рис. 10. Динамика возрастных классов хищника (y) и жертвы (x) – линия с маркерами в модели взаимодействующих видов (1), (2); без маркеров – динамика отдельных видов (3), (4).

Значения параметров: $w = 2.7$, $r_1 = 18$, другие параметры совпадают с рис. 2.

Максимальное по модулю собственное значение: $\lambda = -1.8$.

Заключение

В работе предложена модель сообщества популяций двух видов, взаимодействующих по типу «хищник – жертва». При этом каждый из рассматриваемых видов обладает возрастной структурой, представленной двумя стадиями развития, а также выраженной сезонностью жизненного цикла. Соответственно, модель содержит четыре компонента и дискретна во времени. Моделируется ситуация, ха-

рактерная для сообщества «песец – мышевидные грызуны».

Проанализированы сценарии перехода от стационарной динамики к колебаниям численности хищника и жертвы при различных значениях внутривидовых параметров, определяющих характер динамики каждого из составляющих сообщество видов, и параметра их взаимодействия (константы полунасыщения хищника). Показано, что, наряду с устойчивым сосуществованием сообщества со стационарной динамикой при небольших репродуктивных потенциалах обоих видов, существует огромное разнообразие сложной динамики. При этом, как правило, характер динамики жертвы определяет и динамику хищника: колебания численности в популяции жертвы инициируют колебания численности хищника такого же типа, при этом внутривидовые параметры хищника могут соответствовать другим режимам динамики как стационарным, так и флуктуирующим. С другой стороны, и хищник может менять динамику жертвы, но лишь в случае очень «умеренного» аппетита, что возможно лишь при наличии у хищника альтернативного вида пищи.

ЛИТЕРАТУРА

1. *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, № 1. – P. 116-129.
2. *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, № 4. – P. 2356-2377.
3. *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.
4. *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.
5. *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, №. 3. – P. 200-208.
6. *Caswell H.* Matrix population models: Construction, analysis and interpretation, 2nd Edition. – Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 2001.
7. *Логофет Д.О., Клочкова И.Н.* Математика модели Лефковича: репродуктивный потенциал и асимптотические циклы // *Мат. моделирование*. – 2002. – Т. 14, №10. – С. 116-126.
8. *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.
9. *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.
10. *Logofet D.O.* Convexity in projection matrices: projection to a calibration problem // *Ecological Modelling*. – 2008. – Vol. 216, № 2. – P. 217-228.

11. *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.
12. *Saito Y., Takeuchi Y.* A time-delay model for prey-predator growth with stage structure // Canadian Applied Mathematics Quarterly. – 2003. – Vol. 11, № 3. – P. 293-302.
13. *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, № 2. – P. 188-200.
14. *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, № 3. – P. 497-513.
15. *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.
16. *Angerbjörn A., Tannerfeldt M., Erlinge S.* Predator-prey relationships: Arctic foxes and lemmings // J Anim Ecol. – 1999. – Vol. 68. – P. 34-49.
17. *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.
18. *Жданова О.Л., Фрисман Е.Я.* Математическое моделирование механизма дифференциации репродуктивных стратегий в естественных популяциях (на примере песцов, *Alopex lagopus*) // Компьютерные исследования и моделирование. – 2016. – Т. 8, № 2. – С. 213-228.
19. *Hersteinsson P., Macdonald D.W.* Diet of Arctic foxes (*Alopex lagopus*) in Iceland // J. Zool. – 1996. – Vol. 240. – P. 457-474.
20. *Фрисман Е.Я.* Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности популяций с возрастной структурой // Доклады РАН. – 1994. – Т. 338, № 2. – С. 282-286.

Статья представлена к публикации членом редколлегии Чье Ен Уном.

E-mail:

Жданова Оксана Леонидовна – axanka@iacp.dvo.ru

Неверова Галина Петровна – galina.nev@gmail.com

Фрисман Ефим Яковлевич – frisman@mail.ru.