

УДК: 574.34

Моделирование динамики сообщества «хищник – жертва» при наличии возрастных структур

Неверова Г.П.^{* 1,2,3}, Жданова О.Л.^{† 1,2}, Фрисман Е.Я.^{‡ 2}

¹Институт автоматки и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия

²Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан,
Россия

³Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия

Аннотация. 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». Проведено аналитическое и численное исследование предложенной модели. Показано, что в системе могут возникать периодические, квазипериодические и хаотические колебания, а также смена режима динамики в результате изменений текущей численности одного из видов в сообществе. В предложенной модели возникают длиннопериодические колебания с запаздыванием, подобные автоколебаниям в классической модели Лотки – Вольтерры. Показано, что в системе возможен переход от устойчивой динамики к квазипериодическим колебаниям и обратно к стационарному состоянию, при этом рост значений константы полунасыщения уменьшает возможность возникновения квазипериодических колебаний. Обширные численные эксперименты демонстрируют, что рост потребления среднего количества жертв хищником расширяет зону мультистабильности и квазипериодической динамики в области устойчивости нетривиального равновесия: вариация текущих численностей в популяциях сообщества может привести к смене наблюдаемого динамического режима. 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 существованием и развитием сообщества, возможны разнообразные сложные колебания взаимодействующих видов. При этом характер динамики жертвы определяет и динамику хищника: колебания численности популяции жертвы инициируют колебания численности хищника такого же типа, который характерен для жертвы, при этом внутривидовые параметры хищника могут соответствовать другим режимам динамики как стационарным, так и флуктуирующим.

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

* galina.nev@gmail.com

† axanka@iacp.dvo.ru

‡ frisman@mail.ru

ВВЕДЕНИЕ

Уравнения Лотки – Вольтерры являются наиболее известной моделью, описывающей динамику системы «хищник – жертва», в ходе исследования которой было показано, что в подобном сообществе могут возникать периодические изменения численностей [1]. Периодические изменения обусловлены тем, что рост численности хищника невозможен без жертвы, при этом высокая плотность хищника ведет к сокращению плотности жертвы; как результат колебания численности хищника запаздывают относительно динамики жертвы. Дальнейшее развитие идей Лотки – Вольтерры шло по пути усложнения и обобщения [2–12] при этом рассматривались модели как в непрерывном, так и дискретном времени. Широкое распространение получили исследования, посвященные непосредственному применению моделей, разного уровня сложности и детализации к описанию и анализу динамики реальных природных сообществ «хищник – жертва», и их апробации на натурных данных [13–17].

Среди современных исследований пространственно-временной динамики популяций, взаимодействующих по принципу «хищник – жертва» и описываемых уравнениями с дискретным временем, следует отметить ряд весьма интересных работ [18–25]. В частности, были исследованы флуктуации дискретной по времени системы «хищник – жертва» при помощи методов теории динамического хаоса [20, 26–28]. Похожие работы, направленные на изучение возникающих динамических режимов, проводятся и на основе аппарата дифференциальных уравнений, например [29, 30]. Нередко встречаются исследования, посвященные изучению динамики сообществ типа «хищник – жертва», когда жертва или хищник представлены несколькими видами [8, 31–37], или же когда одна из составляющих сообщества подвергается изъятию [38–40].

В работах, посвященных изучению динамики системы «хищник – жертва» с учетом возрастной детализации или стадий развития, используются в основном модели с непрерывным временем [41–53], при этом системы с дискретным временем применяются реже [54–56]. В частности, можно выделить работы, в которых рассматривается влияние возрастной структуры либо хищника [42, 55], либо жертвы на развитие сообщества [56–58]. При этом следует отметить, что ситуация, когда возрастной структурой обладают обе взаимодействующие популяции, рассматривается крайне редко. Исходя из того, что реальные популяции имеют выраженную возрастную структуру, моделирование сообщества, состоящего из неоднородных популяций, представляется весьма перспективным.

Сообщество «песец – мышевидные грызуны» представляет собой яркий пример взаимодействия по принципу «хищник – жертва». Природные популяции песцов *Alopex lagopus*, населяющие континентальные территории, питаются мелкими грызунами, главным образом, полевками, численность которых характеризуется циклическими колебаниями [59]. 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, составляющих сообщество «песец – мышевидные грызуны», характеризуется своей возрастной структурой, которую необходимо учитывать в процессе моделирования динамики сообщества в целом.

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

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ СООБЩЕСТВА «ХИЩНИК – ЖЕРТВА» И ЕЕ НЕПОДВИЖНЫЕ ТОЧКИ

Модель динамики численности сообщества хищник – жертва, в которой мелкие млекопитающие являются кормовой базой для таких хозяйственно-ценных видов, как соболи и песцы, имеет вид [60, 61]:

$$\begin{cases} y_1(n+1) = w \cdot \alpha(x_1(n)) \cdot y_2(n) \\ y_2(n+1) = y_1(n)(1 - y_1(n)) + c \cdot y_2(n) \\ x_1(n+1) = (r_1 x_1(n)(1 - u) + r_2 x_2(n)) \cdot e^{-\beta_1 \cdot x_1(n)(1-u) - \beta_2 \cdot x_2(n)} \\ x_2(n+1) = s \cdot x_1(n)(1 - u) + v \cdot x_2(n) \end{cases} \quad (1)$$

где y_1 и y_2 – относительные численности младшего возрастного класса и репродуктивной части популяции хищника (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, w – его максимально возможное значение а $\alpha(x_1(n))$ зависимость от упитанности особи, определяемой уровнем питания. Эта зависимость будет формализована ниже. Символами x_1 и x_2 обозначены численности сеголеток и перезимовавших половозрелых особей грызунов (жертвы), соответственно, r_1 и r_2 – репродуктивные потенциалы этих 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; u – доля численности сеголеток, изъятых хищником, которая зависит от численностей жертвы и хищника и будет формализована позже. Отметим, что масштабирование и вычисление численности жертвы будем проводить, считая β_2 равным 1.

Четырехкомпонентная модель динамики сообщества включает две 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 проявляются слабее, поэтому линейная зависимость оказывается вполне адекватной. Кроме того, каждая из составляющих моделей ранее была успешно применена для моделирования динамики отдельных популяций полевков [60] и песцов [61].

В результате потребления хищником меняется численность жертвы (в основном сеголеток: $x_1(n)$). В качестве функции питания хищника $\alpha(x_1)$ будем использовать функцию, учитывающую насыщение хищника или трофическую функцию Холлинга второго типа: $\alpha(x_1(n)) = x_1(n) / (x^* + x_1(n))$, где x^* – численность жертвы, при которой репродуктивный потенциал хищника будет равен половине максимально возможного. Таким образом, если в процессе размножения в n -ом году появилось $x_1(n)$ сеголеток, то после выедания хищником их осталось

$$x_1(n) - \alpha_0 \cdot y_2(n) \cdot \alpha(x_1(n)) = x_1(n)(1 - \alpha_0 \cdot y_2(n) \cdot \alpha(x_1(n)) / x_1(n)) = x_1(n)(1 - u),$$

где $u = \alpha_0 \cdot y_2(n) \cdot \alpha(x_1(n)) / x_1(n) = \alpha_0 \cdot y_2(n) / (x^* + x_1(n))$ – доля численности сеголеток, изъятая хищником, а α_0 – среднее значение количества жертв (выраженное в относительных единицах), потребляемое одной (опять же относительной) единицей хищника. Таким образом, происходит влияние хищника на процессы размножения, конкуренции и выживания в популяции жертвы.

Отметим, что для корректности модели необходимо выполнение условия $\alpha_0 y_2(n) / (x^* + x_1(n)) < 1$, т.е. соблюдение определенных пропорций между численностями хищника и жертвы. Когда это условие нарушается, могут появиться

отрицательные значения численности. Аналогично, в случае, когда $w \cdot \alpha(x_1(n))y_2(n) > 1$ выживаемость молоди хищника принимает отрицательные значения, и, модель (1) также лишена биологического содержания.

Модельная траектория системы (1) длины n представляет собой решение отображения (1), итерированного n раз при конкретных начальных значениях $(x_1(0), x_2(0), y_1(0), y_2(0))$ следовательно, модель (1) имеет содержательный биологический смысл, тогда, когда на каждом шаге итерирования n выполняются условия $0 < \alpha_0 y_2(n) / (x^* + x_1(n)) < 1$ и $w \cdot \alpha(x_1(n)) \cdot y_2(n) < 1$. В связи с этим, на параметры исследуемой модели и ее начальные численности накладываются условия «физичности» модели. При этом если параметры оказались в области недопустимых значений, то можно говорить о гибели сообщества или его части в результате переуплотнения.

Например, если $\alpha_0 y_2(n) / (x^* + x_1(n)) > 1$, тогда численность хищника существенно превышает численность жертвы, которая способна его прокормить, и сообщество деградирует в результате «истребления» жертвы и далее гибели хищника из-за голода. Если $w \cdot \alpha(x_1(n)) \cdot y_2(n) > 1$, тогда выживаемость молоди хищника принимает отрицательные значения, что в свою очередь также можно понимать как гибель части сообщества в силу переуплотнения хищника и гибели его молоди в результате внутривидовой конкуренции.

На рисунках 1,а и 1,б приведена область допустимых значений модели (1) в плоскости параметров (β_1, r_1) при фиксированных значениях остальных коэффициентов и начальном условии $x_1(0) = x_2(0) = y_1(0) = y_2(0) = 0.1$. Белые области соответствуют значениям, при которых модель теряет физический смысл. Отметим, что даже с учетом нарушения условий адекватности на некотором шаге итерирования траектория системы (1) в асимптотике может притягиваться к некоторому положительному аттрактору, а может уйти в отрицательную область. При этом вариация начального условия может существенно изменить картину (рис. 1,а и 1,в).

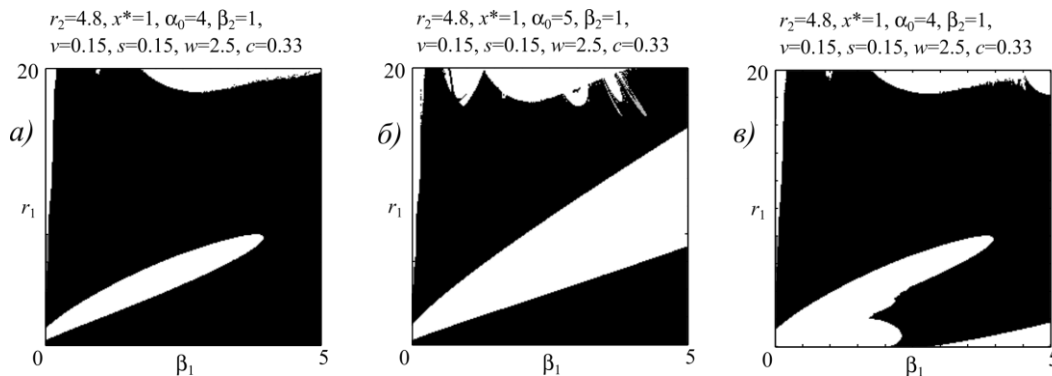


Рис. 1. Области допустимых значений системы (1) при вариации значений параметра α_0 и начального условия **а), б)** $x_1(0) = x_2(0) = y_1(0) = y_2(0) = 0.1$, **в)** $x_1(0) = 0.5, x_2(0) = 1, y_1(0) = 0.2, y_2(0) = 0.3$. В белой области модель теряет содержательный смысл.

Однако нужно понимать, что поведение системы при значениях параметров из белой области вполне может быть интерпретировано как полная или частичная гибель как определенной возрастной группы на некотором этапе развития, так и сообщества в целом. Действительно, если на конкретном шаге итерирования нарушается условие адекватности модели (1), например величина $1 - \alpha_0 y_2(n) / (x^* + x_1(n))$ оказывается отрицательной, тогда целесообразно значение выражения $1 - \alpha_0 y_2(n) / (x^* + x_1(n))$ положить равным нулю, что будет соответствовать полному съеданию сеголеток жертвы хищником в данный момент времени.

Аналогично, для второго условия: если $w \cdot \alpha(x_1(n)) \cdot y_2(n) > 1$, тогда обнуление выражения $1 - w \cdot \alpha(x_1(n)) \cdot y_2(n)$, характеризующего выживаемость молоди хищника, будет описывать гибель незрелых особей. Таким образом, модель (1) с учетом выше представленных рассуждений принимает вид:

$$\begin{cases} y_1(n+1) = w \cdot \alpha(x_1(n)) \cdot y_2(n) \\ y_2(n+1) = y_1(n) \cdot V + c \cdot y_2(n) \\ x_1(n+1) = (r_1 x_1(n) \cdot U + r_2 x_2(n)) \cdot e^{-\beta_1 x_1(n) \cdot U - \beta_2 x_2(n)}, \\ x_2(n+1) = s \cdot x_1(n) \cdot U + v \cdot x_2(n) \end{cases} \quad (2)$$

где $V = \begin{cases} 1 - y_1(n), & y_1(n) < 1 \\ 0, & y_1(n) > 1 \end{cases}$ и $U = \begin{cases} 1 - \frac{\alpha_0 \cdot y_2(n)}{x^* + x_1(n)}, & \frac{\alpha_0 \cdot y_2(n)}{x^* + x_1(n)} < 1 \\ 0, & \frac{\alpha_0 \cdot y_2(n)}{x^* + x_1(n)} > 1 \end{cases}$.

Модельные траектории, соответствующие динамике переменных x_1 и y_1 систем (1) и (2), а также значения выражений $1 - w \cdot \alpha(x_1(n)) \cdot y_2(n)$ и $1 - \alpha_0 \cdot y_2(n) / (x^* + x_1(n))$ представлены на рисунке 2. Как видно, на отдельных шагах итерирования происходит нарушение условий адекватности модели, однако значения численностей модели (1) положительные и траектория модели демонстрирует нерегулярную динамику. При этом для тех же фиксированных значений параметров решение системы (2) может быть классифицировано как интервально-периодические трехлетние колебания [62], т.е. картина на карте динамических режимов не изменится. Отметим, что подобные колебания с резкими всплесками численности раз в три-четыре года наблюдаются в реальных популяциях мышевидных грызунов [63, 64].

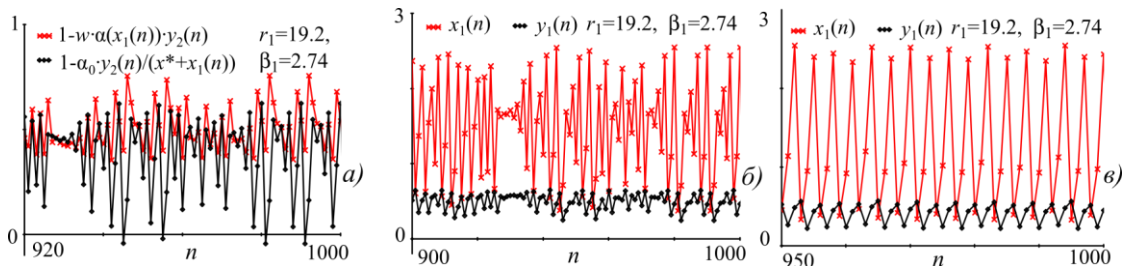


Рис. 2. а) Условия адекватности модели (1) на каждом шаге итерирования; б) модельные траектории, соответствующие динамике переменных x_1 и y_1 системы (1); в) модельные траектории, соответствующие динамике переменных x_1 и y_1 системы (2). Фиксированные значения параметров и начальное условие составляют $r_1 = 4.8$, $x^* = 1$, $\alpha_0 = 4$, $\beta_2 = 1$, $v = 0.15$, $s = 0.15$, $w = 2.5$, $c = 0.33$, $x_1(0) = x_2(0) = y_1(0) = y_2(0) = 0.1$.

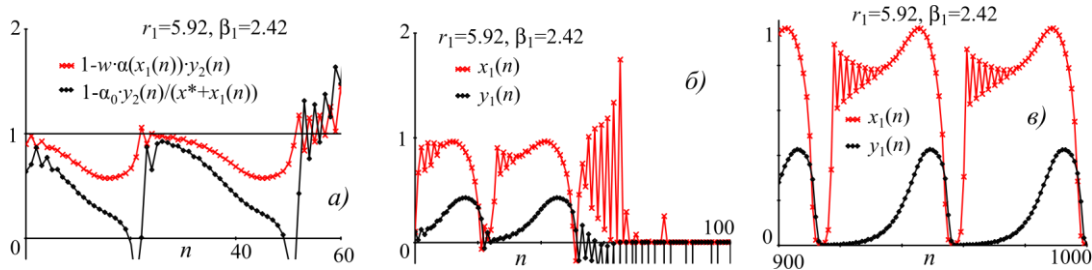


Рис. 3. а) Условия адекватности модели (1) на каждом шаге итерирования; б) модельные траектории, соответствующие динамике переменных x_1 и y_1 системы (1); в) модельные траектории, соответствующие динамике переменных x_1 и y_1 системы (2). Фиксированные значения параметров и начальное условие составляют $r_1 = 4.8$, $x^* = 1$, $\alpha_0 = 4$, $\beta_2 = 1$, $v = 0.15$, $s = 0.15$, $w = 2.5$, $c = 0.33$, $x_1(0) = x_2(0) = y_1(0) = y_2(0) = 0.1$.

На рисунке 3 представлена ситуация, когда значения численностей модели (1) принимают отрицательные значения, и в итоге траектории «уходят» в минус бесконечность. Применение здесь модели (2) существенно изменяет динамику: наблюдаются длиннопериодические колебания, характер которых схож с динамикой траекторий системы (1) на начальном этапе итерирования.

Неподвижные точки модели (1) и их устойчивость

Система уравнений (1) имеет три неподвижные точки:

1. Тривиальная стационарная точка соответствует вымиранию обеих популяций: $\bar{y}_1 = 0, \bar{y}_2 = 0, \bar{x}_1 = 0, \bar{x}_2 = 0$.

2. Полутривиальное решение соответствует свободному существованию популяции жертвы в отсутствие хищника:

$$\bar{y}_1 = 0, \bar{y}_2 = 0, \bar{x}_1 = \frac{1-v}{\beta_1(1-v) + s\beta_2} \ln \frac{r_1(1-v) + r_2s}{1-v}, \bar{x}_2 = \frac{s}{\beta_1(1-v) + s\beta_2} \ln \frac{r_1(1-v) + r_2s}{1-v}.$$

3. Нетривиальное равновесие соответствует устойчивому существованию сообщества «хищник – жертва» и определяется как решение трансцендентного уравнения относительно x_1 :

$$\bar{x}_1(1-u) \left(\beta_1 + \frac{s\beta_2}{1-v} \right) = \ln \frac{(1-u)(r_1(1-v) + r_2s)}{1-v},$$

где $1-u = 1 - \frac{\alpha_0 \cdot \bar{y}_2 \cdot \alpha(\bar{x}_1)}{x_1} = 1 - \frac{\alpha_0 \cdot \bar{y}_2}{x^* + x_1}$, $\bar{y}_2 = \frac{W+c-1}{W^2}$, $\bar{y}_1 = W \cdot \bar{y}_2$, $\bar{x}_2 = \frac{s\bar{x}_1(1-u)}{1-v}$.

Условия существования нетривиальной стационарной точки модели (1) следующие: $0 < u < 1$, $W + c > 1$ и $r_1 > 1 / (1 - u) - r_2s / (1 - v)$, что эквивалентно:

$$w \frac{\bar{x}_1}{x^* + \bar{x}_1} + c > 1, \alpha_0 < 1 - \frac{x^* + \bar{x}_1}{y_2} \text{ и } r_1 > \frac{1}{1-u} - \frac{s \cdot r_2}{1-v}.$$

Достаточность численности сеголеток (x_1) в популяции жертвы для обеспечения существования хищника сложным образом зависит от параметров модели (1) и определяется выполнением условия: $W + c > 1$ (рис. 4). Как видно, чем больше значения коэффициентов c и w , тем шире диапазон значений x^* , при которых модель (1) имеет содержательный смысл.

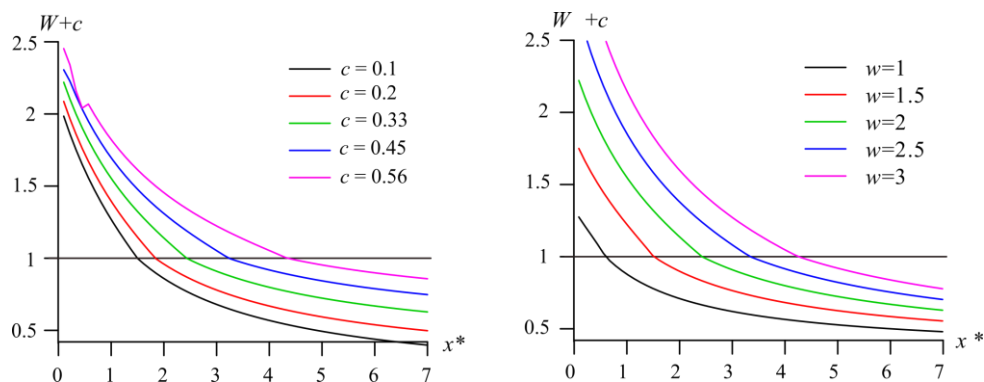


Рис. 4. Зависимость $W + c$ (в ненулевой стационарной точке) от x^* . Кривые разных цветов соответствуют различным значениям параметра c (слева, при $w = 2.0$) и w (справа, при $c = 0.33$). Значения других параметров: $\alpha_0 = 3$; $x^* = 1$; $r_1 = 7.5$; $r_2 = 4.8$; $\beta_1 = 1.56$; $\beta_2 = 1$; $v = 0.1$; $s = 0.15$.

Условия для бифуркаций коразмерности 1 системы (1), состоящей из четырех уравнений, находятся на основе ее характеристического многочлена $\lambda^4 - S\lambda^3 + H\lambda^2 - L\lambda + J = 0$, и имеют вид [65]:

- транскритическая бифуркация $\lambda = 1: H = S + L - J - 1$;
- бифуркация удвоения периода $\lambda = -1: H = -S - L - J - 1$;
- бифуркация Неймарка – Сакера $\lambda = e^{\pm i\theta}: (S - L)(L - SJ) = (1 - J)^2(H - J - 1)$.

Для системы (1) характеристический многочлен задается уравнением:

$$(W(2\bar{y}_1 - 1) - c\lambda + \lambda^2)(e^{\beta_1 \bar{x}_1(u-1) - \beta_2 \bar{x}_2}(1-u)((r_2 \bar{x}_2 + r_1 \bar{x}_1(1-u))(\beta_1(\lambda - v) + \beta_2 s) - r_1(\lambda - v) - r_2 s) + v\lambda - \lambda^2) = 0$$

Нетрудно показать, что условием транскритической бифуркации [66] для нулевой неподвижной точки является кривая $r_2 s = (1 - r_1)(1 - v)$, при переходе через которую происходит обмен устойчивостью между тривиальным и полутривиальным равновесиями, в результате чего тривиальное решение теряет устойчивость, а полутривиальное приобретает.

Область устойчивости полутривиального равновесия помимо границы $r_2 s = (1 - r_1)(1 - v)$ формируется линией транскритической бифуркации, разделяющей области устойчивости полутривиальной и нетривиальной неподвижных точек,

$$(1 - v)(1 - c - w)Ln - x^*(1 - c)(\beta_1(1 - v) + \beta_2 s) = 0$$

и линиями бифуркации удвоения периода:

$$(1 - v)(r_1(1 - v) + r_2 s)(\beta_1(1 + v) - \beta_2 s)Ln + 2(r_1(1 - v^2) + r_2 sv)(\beta_1(1 - v) + \beta_2 s) = 0,$$

$$(1 - v)(1 - c - w)Ln + x^*(1 + c)(\beta_1(1 - v) + \beta_2 s) = 0,$$

где $Ln = \ln \frac{1 - v}{r_1(1 - v) + r_2 s}$.

Границы области устойчивости нетривиального равновесия также находятся на основе характеристического многочлена. Они представляют собой громоздкие выражения, поэтому приводить их нецелесообразно.

ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА И ЕЕ ЭВОЛЮЦИЯ В РЕЗУЛЬТАТЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПАРАМЕТРОВ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ РАЗВИТИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВУЮЩИХ ВИДОВ

Используя карты динамических режимов, можно подробно изучить особенности изменения области устойчивости неподвижных точек системы (1), а также сценарии перехода от стационарной динамики к колебаниям численностей хищника и жертвы с ростом значений внутривидовых параметров, определяющих динамику каждого из взаимодействующих видов и коэффициента взаимодействия (x^* – константы полунасыщения).

Рассмотрим динамические режимы системы (1) в плоскости параметров (β_1, r_1) при фиксированных значениях остальных коэффициентов и начальном условии $x_1(0) = x_2(0) = y_1(0) = y_2(0) = 0.1$ (рис. 5). Как видно на картах, потеря устойчивости полутривиального равновесия реализуется через каскад бифуркаций удвоения периода. Нетривиальная неподвижная точка с ростом значений параметров теряет устойчивость как по сценарию Неймарка – Сакера, так и по сценарию Фейгенбаума. При этом с ростом значений константы полунасыщения x^* наблюдается значительное сужение области устойчивости нетривиального равновесия.

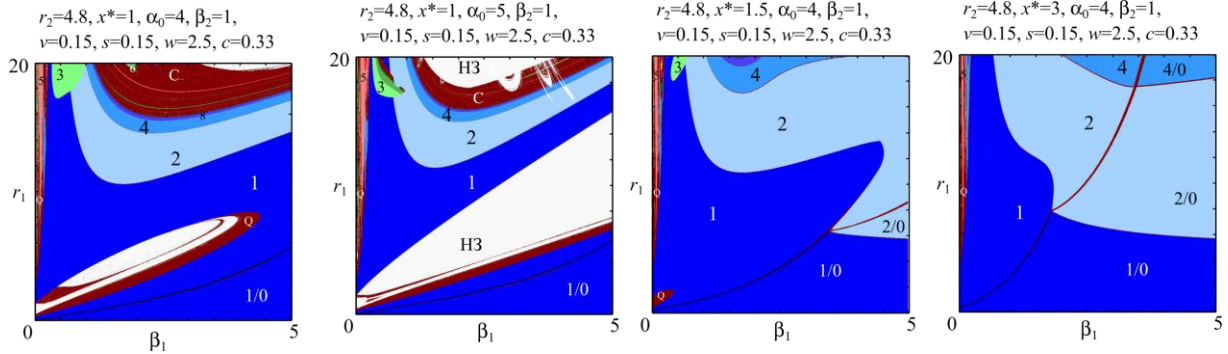


Рис. 5. Карты динамических режимов модели (1) в плоскости параметров (β_1, r_1) . Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла, $i/0$ – полутривиальное решение, Q – квазипериодическая динамика, C – хаотическая динамика, H3 – значения параметров, при которых модель теряет содержательный смысл.

В левом верхнем углу первых трех карт рисунка 5 располагается область 3-цикла, которая лежит поверх областей устойчивости нетривиального равновесия и 2-цикла, возникшего в результате потери устойчивости решения 3 по сценарию Фейгенбаума. На основе этого можно заключить: в модели (1) возникает мультирежимность [60], и соответственно реализация 1- или 3-циклов, 2-или 3-циклов определяется значениями начальных условий (текущих численностей популяций в сообществе). При этом видно, что рост значений параметров α_0 и x^* сужает область 3-цикла, и режимов, возникших в результате его бифуркаций по сценарию Фейгенбаума, и ведет к ее смещению вверх вдоль оси ординат. Отметим, что при высоких значениях α_0 возникают достаточно обширные области значений параметров, при которых система (1) теряет содержательный смысл и траектории убегают на бесконечность.

Также следует отметить наличие внутри области устойчивости ненулевого решения области квазипериодической динамики, которая существенно расширяется при увеличении значений α_0 . Соответственно при изменении значений параметров возможен переход от устойчивой динамики к квазипериодическим колебаниям и обратно к стационарному состоянию. С ростом значений константы полунасыщения x^* «островок» квазипериодической динамики сужается вплоть до полного исчезновения. На рисунке 6 изображены модельные траектории при значениях параметров из областей квазипериодической и хаотической динамики первой карты динамических режимов рисунка 5. Следует отметить, что модельные траектории в рамках «квазипериодического острова» представляют собой длиннопериодические колебания с запаздыванием, подобные автоколебаниям в классической модели Лотки – Вольтерры [11] (рис. 6,а).

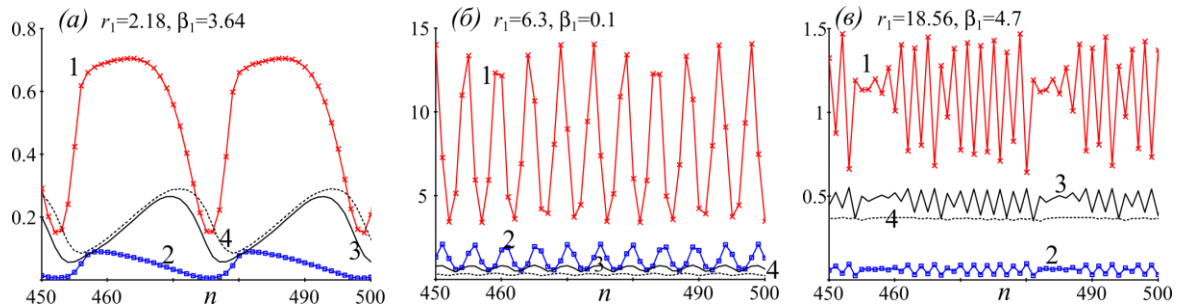


Рис. 6. Траектории модели (1) при значениях параметров из области (а) «острова», (б) квазипериодической динамики (область между осью ординат и областью устойчивости нетривиального равновесия), (в) хаотической динамики. 1 – динамика x_1 , 2 – динамика x_2 , 3 – динамика y_1 , 4 – динамика y_2 .

В плоскости параметров (w, r_1) , как и в предыдущем случае, потеря устойчивости нетривиального равновесия осуществляется как по сценарию Неймарка – Сакера, так и по сценарию Фейгенбаума. На рисунке 7 видно, что потеря устойчивости может произойти только при комплексных собственных числах и переходе $|\lambda|$ через 1. Однако каскад бифуркаций удвоения периода здесь также реализуется, но при более высоких значениях r_1 . Как и в плоскости параметров (β_1, r_1) , сохраняется возможность перехода от стационарной динамики к квазипериодическим колебаниям, а затем опять к равновесию, при этом колебания в области нерегулярной динамики, заключенной внутри области устойчивости нетривиального равновесия, подобны флуктуациям, представленным на рисунке 6,а.

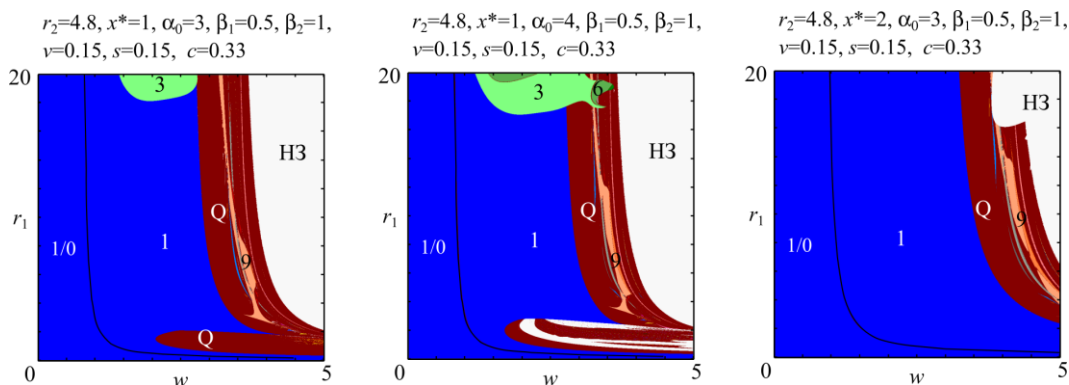


Рис. 7. Карты динамических режимов модели (1) в плоскости параметров (w, r_1) . Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла, $i/0$ – полутривиальное решение, Q – квазипериодическая динамика, С – хаотическая динамика, НЗ – значения параметров, при которых модель теряет содержательный смысл.

Анализ карт на рисунке 7 позволяет заключить, что рост значений параметра α_0 расширяет зоны мультистабильности и квазипериодической динамики в области устойчивости нетривиального равновесия, в то время как увеличение константы полунасыщения расширяет области параметрического пространства, в которых сообщество (или только жертва) устойчиво.

Некоторое представление о структуре фазового пространства модели (1) в области мультистабильности позволяют получить бассейны притяжения динамических режимов (рис. 8). На рисунке 8 видно, что вариация начального условия может привести не только к смене динамического режима, но и к потере физического смысла модели, которую можно интерпретировать как гибель особей в популяциях и, следовательно, деградацию сообщества.

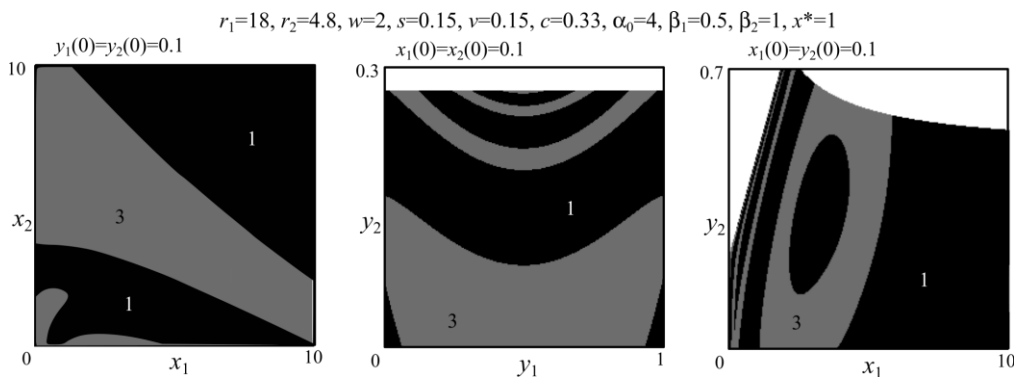


Рис. 8. Бассейны притяжения динамических режимов модели (1) в области мультистабильности, в белой области нарушаются условия $\alpha_0 \cdot y_2(n) / (x^* + x_1(n)) < 1$ и $w \cdot \alpha(x_1(n)) \cdot y_2(n) < 1$, при которых модель (1) имеет содержательный смысл. Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла.

Дополнительно были построены карты динамических режимов в пространстве параметров (α_0, r_1) (рис. 9). Как видно, здесь потеря устойчивости по сценарию Фейгенбаума невозможна. Увеличение репродуктивных возможностей популяции хищника, существенно сужает область устойчивости нетривиального равновесия. Чем больше значения w , тем больше окон периодичности возникает в области квазипериодической динамики. В частности, на карте при $w = 3.5$ явно видны области мультистабильности, в которых сосуществует несколько динамических режимов. Рисунок 10 демонстрирует, что тип достигаемого динамического режима сложно зависит от начальных или же текущих численностей популяций в сообществе.

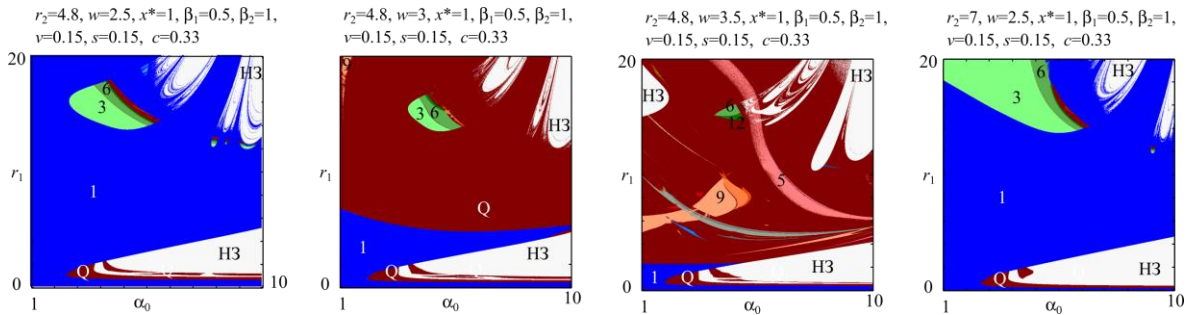


Рис. 9. Карты динамических режимов модели (1) в плоскости параметров (w, r_1) . Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла, Q – квазипериодическая динамика, $H3$ – значения параметров, при которых модель теряет содержательный смысл.

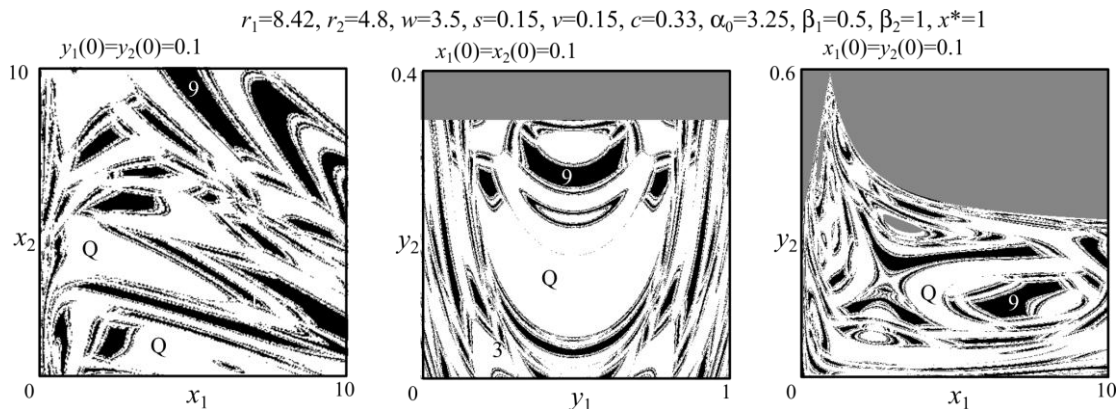


Рис. 10. Бассейны притяжения динамических режимов модели (1) в области мультистабильности. Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла. В области, заливной серым цветом, нарушаются условия $\alpha_0 \cdot y_2(n) / (x^* + x_1(n)) < 1$ и $w \cdot \alpha(x_1(n)) \cdot y_2(n) < 1$, при которых модель (1) имеет содержательный смысл.

ВЛИЯНИЕ МЕЖВИДОВОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ НА ДИНАМИКУ КАЖДОГО ИЗ ВИДОВ СООБЩЕСТВА «ХИЩНИК – ЖЕРТВА»

Для понимания механизмов влияния межвидового взаимодействия на динамику каждого из видов сообщества, необходимо сравнить динамику популяций каждого вида, в случаях, когда межвидовое взаимодействие оказывает и не оказывает на них влияние. Действительно если обилие пищи не меняется год от года, то репродуктивный потенциал можно рассматривать как постоянную величину. Такая ситуация наблюдается 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 [67]. Как результат, прибрежные песцы дают приплод небольшого размера каждый год, и их репродуктивный уровень оказывается постоянным. В рамках модели (1) это

справедливо, когда $\alpha(x_1(n)) = 1$. В свою очередь равенство нулю коэффициента u в системе (1) отражает тот факт, что популяция жертвы развивается локально и не подвержена воздействию хищников. Отметим, что когда $\alpha(x_1(n)) = 1$ и $u = 0$, модель (1) представляет собой совокупность двух несвязанных систем уравнений, каждая из которых может рассматриваться отдельно и соответствует ситуации, когда межвидовое взаимодействие отсутствует.

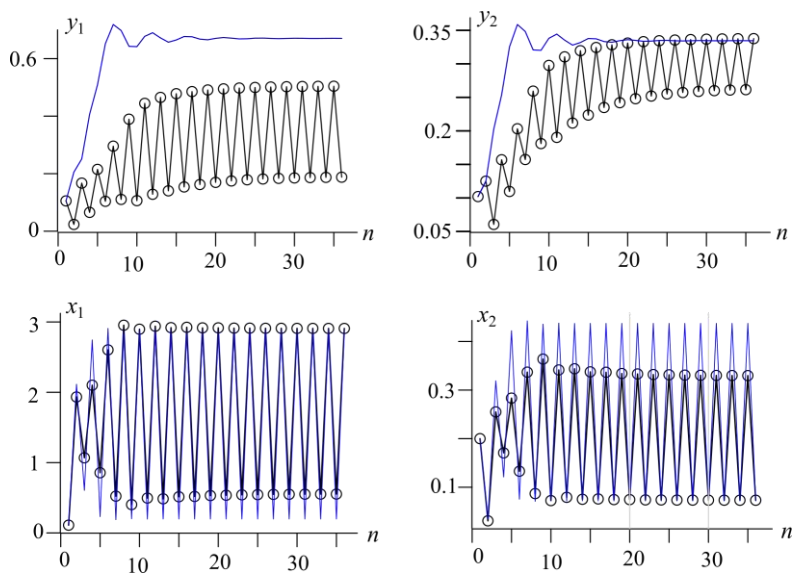


Рис. 11. Динамика возрастных классов хищника (y) и жертвы (x) – линия с маркерами в модели взаимодействующих видов (1); без маркеров – динамика отдельных видов, когда $\alpha(x_1(n)) = 1$ и $u = 0$. Значения параметров: $w = 2.0$; $c = 0.33$; $\alpha_0 = 3$; $x^* = 1$; $r_1 = 15$; $r_2 = 8$; $\beta_1 = 1.875$; $\beta_2 = 1$; $v = 0.1$; $s = 0.15$. Максимальное по модулю собственное значение $\lambda = -1.61$.

На рисунке 11 представлена динамика возрастных классов хищника (y) и жертвы (x) как с учетом влияния, межвидового взаимодействия, так и без него. Как видно, при выбранных значениях демографических параметров популяция хищника демонстрирует стабильное развитие в случае, когда пищи достаточно, а численность локальной популяции жертвы колеблется с двухлетним периодом. При этом зависимость популяции хищника от численности жертвы приводит к тому, что динамика хищника подстраивается под динамику жертвы. В свою очередь воздействие хищника вызывает уменьшение размаха колебаний жертвы.

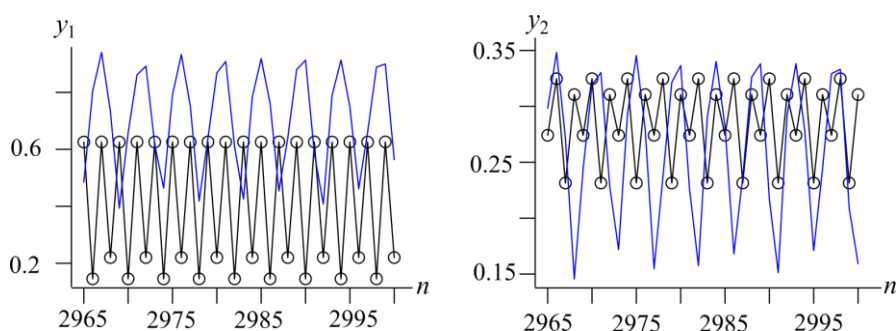


Рис. 12. Динамика возрастных классов хищника (y) – линия с маркерами в модели взаимодействующих видов (1–2); без маркеров – динамика отдельных видов, когда $\alpha(x_1(n)) = 1$ и $u = 0$. Значения параметров: $w = 2.7$; $c = 0.33$; $\alpha_0 = 3$; $x^* = 0.25$; $r_1 = 18$; $r_2 = 8$; $\beta_1 = 1.875$; $\beta_2 = 1$; $v = 0.1$; $s = 0.15$. Максимальное по модулю собственное значение: $\lambda = -1.8$.

Подобная ситуация наблюдается и в случае, когда популяция хищника демонстрирует нерегулярную динамику в условиях обилия пищи. Так если, популяция

жертвы колеблется с периодом 4 года, в случае межвидового взаимодействия нерегулярная динамика хищника подстраивается под динамику жертвы и начинает флуктуировать с четырехлетним периодом (рис. 12), при этом размах колебаний популяции жертвы уменьшается с сохранением длины периода.

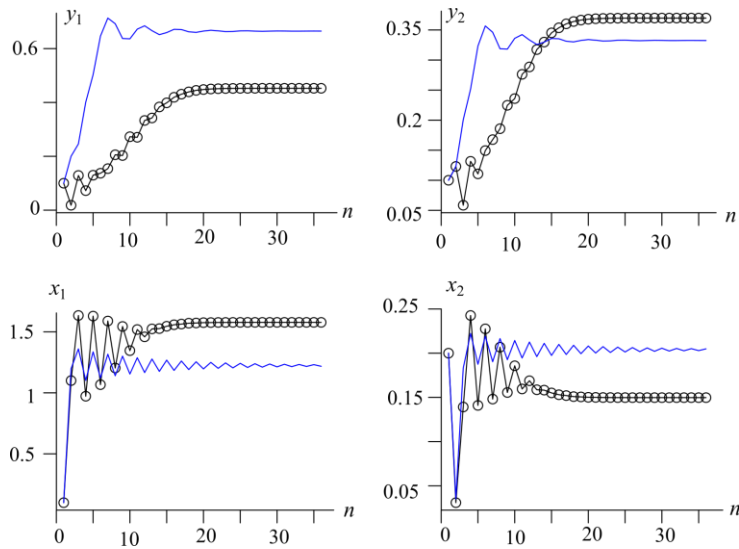


Рис. 13. Динамика возрастных классов хищника (y) и жертвы (x) – линия с маркерами в модели взаимодействующих видов (1); без маркеров – динамика отдельных видов, когда $\alpha(x_1(n)) = 1$ и $u = 0$. Значения параметров: $w = 2.0$; $c = 0.33$; $\alpha_0 = 3$; $x^* = 1$; $r_1 = 7.5$; $r_2 = 4.8$; $\beta_2 = 1$; $\beta_1 = 1.56$; $v = 0.1$; $s = 0.15$.

В случае, когда параметры обоих видов внутри треугольника устойчивости, динамика сообщества стабилизируется в нетривиальной стационарной точке, если пищи достаточно (рис. 13), или в полутривиальной, если кормовых ресурсов не хватает.

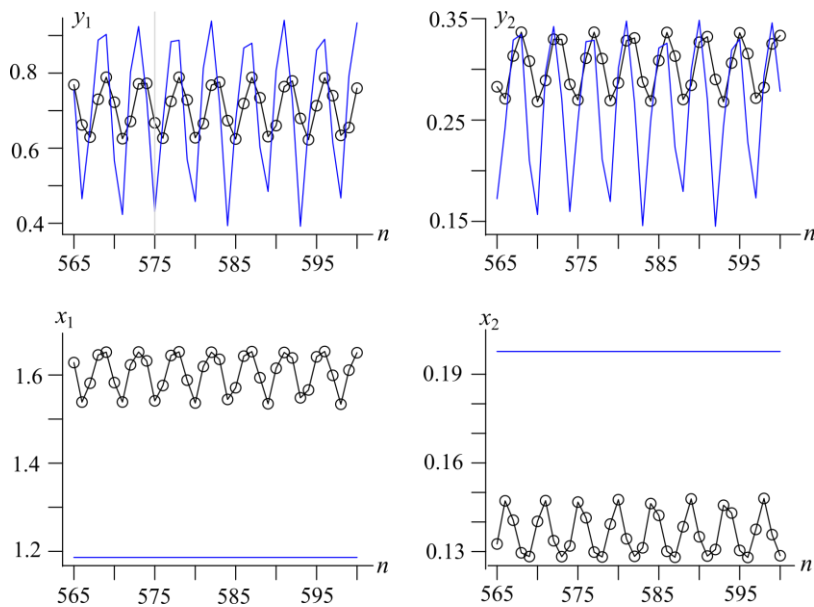


Рис. 14. Динамика возрастных классов хищника (y) и жертвы (x) – линия с маркерами в модели взаимодействующих видов (1); без маркеров – динамика отдельных видов, когда $\alpha(x_1(n)) = 1$ и $u = 0$. Значения параметров: $x^* = 0.25$; $w = 2.7$; $r_1 = 8$; $c = 0.33$; $\alpha_0 = 3$; $r_2 = 4.8$; $\beta_1 = 1.66$; $\beta_2 = 1$; $v = 0.1$; $s = 0.15$.

Обилие жертвы, т.е. количество пищи, лимитирует реальный репродуктивный потенциал хищника $\{W = w \cdot \alpha(x_1(n))\}$, в свою очередь хищник играет регуляционную

роль для популяции жертвы: как результат, динамика сообщества может быть стационарной. 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. 14). В этом случае колебания численности в популяции жертвы инициированы изъятием с переменной долей, и потеря устойчивости стационарной точки происходит по сценарию Неймарка – Сакера, т.е. в сообществе наблюдаются квазипериодические колебания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложена дискретная во времени модель динамики сообщества, взаимодействующего по принципу «хищник – жертва», ориентированная на описание динамики численности сообщества «песец – мышевидные грызуны». При этом каждый из рассматриваемых видов обладает возрастной структурой, представленной двумя стадиями развития, а также выраженной сезонностью жизненного цикла.

Проведено аналитическое исследование предложенной модели. Показано, что в системе могут возникать периодические, квазипериодические и хаотические колебания, а также смена режима динамики в результате изменений текущей численности одного из сообществ. Исследованы динамические режимы предложенной модели, а также возможности смены динамического режима. Показано, что рост потребления среднего количества жертв хищником расширяет зону мультистабильности и квазипериодической динамики в области устойчивости нетривиального равновесия, в то время как увеличение константы полунасыщения расширяет области параметрического пространства, в которых сообщество (или только жертва) устойчиво.

В системе возможен переход от устойчивой динамики к квазипериодическим колебаниям и обратно к стационарному состоянию, при этом рост значений константы полунасыщения уменьшает возможность возникновения квазипериодических колебаний. Показано, что в модели возникают длиннопериодические колебания с запаздыванием, подобные автоколебаниям в классической модели Лотки – Вольтерры [11].

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 существованием и развитием сообщества, возможны разнообразные сложные колебания взаимодействующих видов. При этом, как правило, характер динамики жертвы определяет и динамику хищника: колебания численности популяции жертвы инициируют колебания численности хищника такого же типа, что и у жертвы, 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 с биологической точки зрения возможно лишь при наличии у хищника альтернативного вида пищи. Показано, что зависимость популяции хищника от численности жертвы приводит к тому, что динамика хищника подстраивается под динамику жертвы. В свою очередь воздействие хищника вызывает уменьшение размаха колебаний численности жертвы.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вольтерра В. *Математическая теория борьбы за существование*. М.: Наука, 2004. 288 с.
2. Nicholson A.J. Supplement: the Balance of Animal Populations. *Journal of Animal Ecology*. 1933. V. 2. No. 1. P. 131–178.
3. Nicholson A.J., Bailey V.A. The Balance of Animal Populations. *Proceedings of the Zoological Society of London*. 1935. V. 105. No. 3. P. 551–598.
4. 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.
5. Rosenzweig A., MacArthur R.H. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interaction. *Amer. Natur.* 1963. V. 97. P. 209–223.
6. Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций. *Проблемы кибернетики*. 1972. № 5. С. 100–106.
7. Базыкин А.Д. *Математическая биофизика взаимодействующих популяций*. М.: Наука, 1985. 181 с.
8. Hassell M P. Host-parasitoid population dynamics. *Journal of Animal Ecology*. 2000. V. 69. P. 543–566.
9. Абакумов А.И. Моделирование сообществ с учетом неопределенности данных. *Сибирский экологический журнал*. 2001. № 5. С. 559–563.
10. Абакумов А.И., Казакова М.Г. Пространственная модель сообщества видов. *Дальневосточный математический журнал*. 2002. Т. 3. № 1. С. 102–107.
11. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. *Биофизическая динамика продукционных процессов*. Москва-Ижевск: Регулярная и хаотическая динамика, Ижевский институт компьютерных исследований, 2004. 464 с.
12. Nedorezov L.V. *Chaos and Order in Population Dynamics: Modeling, Analysis, Forecast*. Saarbrücken: LAP Lambert Academic Publishing, 2012.
13. Hebblewhite M. *Wolf and elk predator–prey dynamics in Banff National Park*: Masters of Science Thesis. USA: University of Montana, 2000.
14. 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. V. 48. No. 3. P. 167–179.
15. Keim J.L., DeWitt P.D., Lele S.R. Predators choose prey over prey habitats: evidence from a lynx–hare system. *Ecological Applications*. 2011. V. 21. No. 4. P. 1011–1016.
16. 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. V. 27. No. 1. P. 1–8.
17. 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](https://doi.org/10.17537/2015.10.416).
18. 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. V. 10. No. 1. P. 116–129.
19. 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. V. 12. No. 4. P. 2356–2377.
20. 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. V. 9. P. 16–32.

21. He Z., Li B. Complex dynamic behavior of a discrete-time predator-prey system of Holling-III type. *Advances in Difference Equations*. 2014. Article No. 180. doi: [10.1186/1687-1847-2014-180](https://doi.org/10.1186/1687-1847-2014-180).
22. 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.
23. Khan A.Q. Neimark-Sacker bifurcation of a two-dimensional discrete-time predator-prey model. *SpringerPlus*. 2016. V. 5. No. 1. Article No. 126. doi: [10.1186/s40064-015-1618-y](https://doi.org/10.1186/s40064-015-1618-y).
24. Huang T., Zhang H. Bifurcation, chaos and pattern formation in a space-and time-discrete predator-prey system. *Chaos, Solitons & Fractals*. 2016. V. 91. P. 92–107.
25. 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. V. 43. P. 182–199.
26. Kon R. Multiple attractors in host-parasitoid interactions: Coexistence and extinction. *Mathematical Biosciences*. 2006. V. 201. Is. 1–2. P. 172–183.
27. Kang Y., Armbruster D., Kuang Y. Dynamics of a plant-herbivore model. *Journal of Biological Dynamics*. 2008. V. 2. Is. 2. P. 89–101.
28. 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. V. 4. No. 3. P. 255–274.
29. 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. V. 3. No. 3. P. 200–208.
30. Sambath M., Balachandran K., Suvinthra M. Stability and Hopf bifurcation of a diffusive predator-prey model with hyperbolic mortality. *Complexity*. 2016. V. 21. No. S1. P. 34–43.
31. Hogarth W.L., Diamond P. Interspecific competition in larvae between entomophagous parasitoids. *American Naturalist*. 1984. V. 124. P. 552–560.
32. Kakehashi 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. V. 21. P. 115–131.
33. Liao X., Ouyang Z., Zhou S. Permanence and stability of equilibrium for a two-prey one-predator discrete model. *Applied Mathematics and Computation*. 2007. V. 186. P. 93–100.
34. 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. V. 1. Article No. 285. doi: [10.1186/s13662-016-1011-3](https://doi.org/10.1186/s13662-016-1011-3).
35. Liu M., Bai P. Dynamics of a stochastic one-prey two-predator model with Lévy jumps. *Applied Mathematics and Computation*. 2016. V. 284. P. 308–321.
36. 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. V. 82. No. 2. P. 396–423.
37. 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. V. 297. P. 92–114.

38. Srinivasu P.D.N., Ismail S., Naidu C.R. Global dynamics and controllability of a harvested prey-predator system. *Journal of Biological Systems*. 2001. V. 9. No. 1. P. 67–79.
39. 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. V. 337. P. 272–280.
40. 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. V. 28. P. 87–104.
41. Saito Y., Takeuchi Y. A time-delay model for prey-predator growth with stage structure. *Canadian Applied Mathematics Quarterly*. 2003. V. 11. No. 3. P. 293–302.
42. 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. V. 49. No. 2. P. 188–200.
43. 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. V. 68. No. 4. P. 253–266.
44. 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. V. 58. No. 3. P. 497–513.
45. Xu R. Global dynamics of a predator–prey model with time delay and stage structure for the prey. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*. 2011. V. 12. No. 4. P. 2151–2162.
46. 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. V. 5. No. 4. P. 613–625.
47. 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. V. 217. No. 21. P. 8778–8792.
48. 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. V. 218. No. 18. P. 9271–9290.
49. Bhattacharyya J., Pal S. The role of space in stage-structured cannibalism with harvesting of an adult predator. *Computers & Mathematics with Applications*. 2013. V. 66. No. 3. P. 339–355.
50. 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. V. 24. No. 3. P. 345–366.
51. 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. V. 119. P. 91–107.
52. Khajanchi S. Modeling the dynamics of stage-structure predator-prey system with Monod–Haldane type response function. *Applied Mathematics and Computation*. 2017. V. 302. P. 122–143.
53. 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. V. 314. P. 193–198.
54. Wikan A. From chaos to chaos. An analysis of a discrete age-structured prey-predator model. *Journal of Mathematical Biology*. 2001. V. 43. No. 6. P. 471–500.

55. 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. V. 35. No. 4. P. 675–690.
56. Wikan A. An Analysis of Discrete Stage-Structured Prey and Prey-Predator Population Models. *Discrete Dynamics in Nature and Society*. 2017. V. 2017. Article ID 9475854. doi: [10.1155/2017/9475854](https://doi.org/10.1155/2017/9475854).
57. Agarwal M., Devi S. Persistence in a ratio-dependent predator-prey-resource model with stage structure for prey. *International Journal of Biomathematics*. 2010. V. 3. No. 3. P. 313–336.
58. Agarwal M., Devi S. A stage-structured predator-prey model with density-dependent maturation delay. *International Journal of Biomathematics*. 2011. V. 4. No. 3. P. 289–312.
59. Angerbjörn A., Tannerfeldt M., Erlinge S. Predator–prey relationships: arctic foxes and lemmings. *Journal of Animal Ecology*. 1999. V. 68. No. 1. P. 34–49.
60. 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. doi: [10/17537/2014.9.414](https://doi.org/10/17537/2014.9.414).
61. 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.
62. Шлюфман К.В., Фишман Б.Е., Фрисман Е.Я. Интервально периодическая динамика рекуррентных уравнений. *Информатика и системы управления*. 2013. № 3. С. 66–73.
63. Kaikusalo A., Angerbjörn A. The arctic fox population in Finnish Lapland during 30 years, 1964–93. *Annales Zoologici Fennici*. 1995. V. 32. P. 69–77.
64. Angerbjörn A., Tannerfeldt M., Lundberg H. Geographical and temporal patterns of lemming population dynamics in Fennoscandia. *Ecography*. 2001. V. 24. No. 3. P. 298–308.
65. Кузнецов А.П., Седова Ю.В. Бифуркации трехмерных и четырехмерных отображений: Универсальные свойства. *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*. 2012. Т. 20. № 5. С. 26–43.
66. Ван Д., Ли Ч., Чоу Ш.-Н. *Нормальные формы и бифуркации векторных полей на плоскости*. Перевод с английского под редакцией Ю.С. Ильяшенко. М.: МЦНМО, 2005. 416 с.
67. Hersteinsson P., Macdonald D.W. Diet of Arctic foxes (*Alopex lagopus*) in Iceland. *J. Zool.* 1996. V. 240. P. 457–474.

Рукопись поступила в редакцию 11.12.2018, переработанный вариант поступил 01.02.2019.
Дата опубликования 20.02.2019.