

УДК: 577.95

## Анализ динамики численности сосновой пяденицы с помощью дискретных математических моделей

Недорезов Л. В.<sup>1</sup>

Центр междисциплинарных исследований по проблемам окружающей среды РАН,  
наб. Кутузова, 14, 191187 Санкт-Петербург, Россия

**Аннотация.** В работе рассматривается несколько временных рядов, описывающих динамику плотности сосновой пяденицы (*Bupalus piniarius* L.). Для аппроксимации каждого из рядов использовались пять моделей с дискретным временем, которые описывают влияние только саморегуляторных механизмов на популяционную динамику (и при этом содержат минимальное число параметров). Оценки параметров моделей получались при минимизации суммы квадратов отклонений эмпирических и модельных траекторий (глобальное приближение). Совокупности отклонений эмпирических и модельных траекторий проверялись на «нормальность» со средним, равным нулю (критерии Колмогорова – Смирнова и Шапиро – Вилка), а также на наличие сериальной корреляции (критерий Дарбина – Ватсона). Проведенный анализ показал, что модифицированная дискретная логистическая модель является единственной моделью, дающей удовлетворительную аппроксимацию имеющихся эмпирических данных. Это позволяет высказать предположение о том, что в соответствующем местообитании динамика численности пяденицы может быть объяснена влиянием одних только внутривидовых саморегуляторных механизмов.

**Ключевые слова:** сосновая пяденица, математические модели с дискретным временем, временные ряды.

### ВВЕДЕНИЕ

Сосновая пяденица (*Bupalus piniarius* L.) относится к числу наиболее опасных вредителей хвойных насаждений [1–6]. Поэтому вопросы, связанные с анализом и моделированием динамики ее численности и с построением научно-обоснованных кратко- и долгосрочных прогнозов, являются весьма актуальными [7–9].

К настоящему моменту времени накоплен огромный объем фактического материала, имеющего отношение к анализу динамики численности данного вида. Однако современные математические модели не позволяют использовать всю накопленную информацию для описания динамики численности и/или построения прогнозов различной заблаговременности. Более того, как правило, современные модели не позволяют учитывать даже наиболее важные элементы регуляторного процесса популяционной динамики.

Отчасти это связано с несовершенством методологии моделирования популяционных процессов и, в частности, с отсутствием критериев выбора наиболее

---

<sup>1</sup> [l.v.nedorezov@gmail.com](mailto:l.v.nedorezov@gmail.com)

подходящей (для аппроксимации данных) математической модели [1,2]. Это связано также и с тем, что качество накопленного материала столь различно, что нередко вызывает серьезные затруднения с учетом этих данных в рамках одной какой-либо математической модели (см., например, [10–12]).

Не смотря на обилие фактического материала, существует и еще одна важная проблема, тесно связанная с моделированием и анализом популяционной динамики – это проблема *достаточности* имеющегося материала. Понятно, что за 15 лет наблюдений можно собрать огромный фактический материал по динамике численности сосновой пяденицы [6]. Но является ли этот материал достаточным для того, чтобы правильно идентифицировать тип динамики численности? Можно ли найти наиболее важный регулятор численности и доказать это, опираясь на собранный материал? Без решения этих ключевых вопросов построение IPM (Integrated Pest Management) практически невозможно.

Сосновая пяденица относится к эруптивным открытоживущим видам насекомых [1,2], динамика численности которых характеризуется фазовым портретом с весьма сложной структурой. Это означает, что добиться достаточно хорошей аппроксимации исходных данных (по изменению численности пяденицы по годам) с помощью каких-либо простейших математических моделей динамики численности практически невозможно. Поэтому возникает вполне закономерный вопрос – если все же удастся найти простую математическую модель, дающую удовлетворительное описание динамики численности пяденицы, то что это означает?

Ответов на последний вопрос может быть несколько. Это может означать, например, что анализируемые временные ряды достаточно коротки, что и позволяет найти простые модели, дающие удовлетворительную аппроксимацию данных. Однако, заметим, даже относительно короткие временные ряды не всегда допускают хорошую аппроксимацию простейшими моделями [13,14]. Это также может означать, что в данном локальном местообитании пяденица не проявляет своих эруптивных свойств и, соответственно, фазовый портрет динамики ее численности не столь сложен, как в тех местообитаниях, где эруптивные свойства проявляются в полностью. Наконец, возможен и еще один ответ: в течение всего периода наблюдений реализовался достаточно простой режим изменения численности (например, монотонное изменение численности популяции или относительно небольшие флуктуации около стабильного уровня). Таким образом, решение вопроса о том, имеются ли простейшие математические модели, дающие удовлетворительное описание динамики популяции, может привести к появлению целого ряда дополнительных вопросов. Решение же последних – недостаточность данных, или специфика местообитания, или что-то иное, – видимо, должно носить экспертный характер.

В настоящей работе рассматриваются известные данные Г. Кломпа [6], которые вызывают значительные трудности при идентификации типа динамики численности [1,2]. Основная цель работы заключается в том, чтобы показать, что простейшие математические модели с дискретным временем дают удовлетворительную аппроксимацию имеющихся временных рядов. Определение того, что именно понимается под удовлетворительной или неудовлетворительной аппроксимацией временного ряда, дается ниже при обсуждении статистических критериев, используемых для анализа отклонений теоретических (модельных) и эмпирических данных.

## ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ МОДЕЛИ

В современной литературе можно найти огромное количество самых разнообразных моделей динамики численности популяции (см., например, [15–21] и мн. др.). В

таблице 1 указаны наиболее простые математические модели, которые могут быть представлены в следующем виде:

$$x_{k+1} = F(x_k, a, b), \quad (1)$$

где  $F$  – соответствующая нелинейная функция,  $a$ ,  $b$  – неотрицательные параметры,  $x_k$  – численность (или плотность) популяции в  $k$ -ый момент времени. Кроме уравнения (1) для получения траекторий модели необходимо знать начальное значение численности популяции  $x_0$ . Таким образом, все рассматриваемые в настоящей работе модели содержат по три неизвестных параметра (кроме параметров  $a$  и  $b$ , указанных в табл. 1, неизвестным параметром, значение которого также необходимо оценить по используемым эмпирическим данным, является начальная численность популяции  $x_0$ ).

**Таблица 1.** Модели, используемые для аппроксимации данных

Модели*	Источники	Название модели (общее и/или принятое в данной публикации)
1 $x_{k+1} = ax_k(1 + bx_k)^{-1}$	[22]	Модель Костицына**
2 $x_{k+1} = ax_k(b - x_k)$	[23,24]	Дискретная логистическая модель
3 $x_{k+1} = a(1 - e^{-bx_k})$	[25]	Модель Скеллама
4 $x_{k+1} = ax_k^{1-b}$	[26-28]	Модель Морриса – Варли – Градуэлла
5 $x_{k+1} = ax_k e^{-bx_k}$	[23,24]	Модель Морана – Риккера

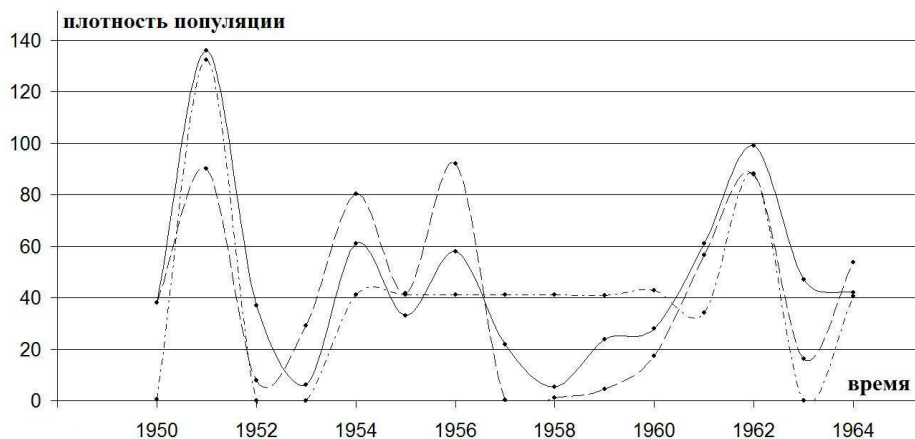
\* Нумерация моделей во всех таблицах одинаковая

\*\* Данная модель известна в литературе также под именами «модель Скеллама» [25] и «модель Бевертон – Холта» [29], однако, соответствующие публикации, в которых встречается эта модель, вышли гораздо позже работы В.А. Костицына [22]

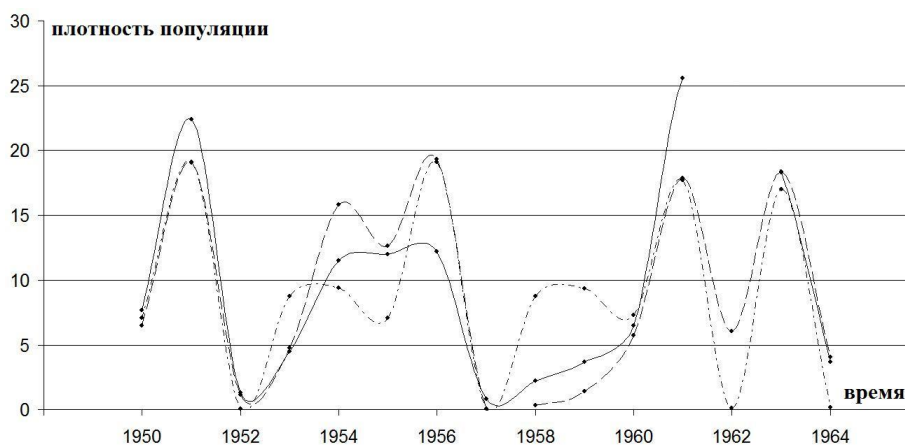
При проведении расчетов и оценке параметров все модели использовались в том виде, в каком они представлены в таблице 1. Исключение составляет дискретная логистическая модель. В рамках этой модели предполагалось, что численность популяции может превысить пороговое значение  $b$ , после чего численность считалась тождественно равной нулю. Это можно вполне трактовать как некое значительное увеличение численности популяции, приводящее к (локальному) разрушению экосистемы. Заметим также, что данная модификация дискретной логистической модели не имеет дополнительных ограничений на значения параметров (кроме очевидного ограничения, продиктованного биологическим смыслом параметров: все параметры должны быть неотрицательны), но это может в некоторых случаях привести к ограничению прогностических свойств этой модели [13,14].

## ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ ДАННЫЕ

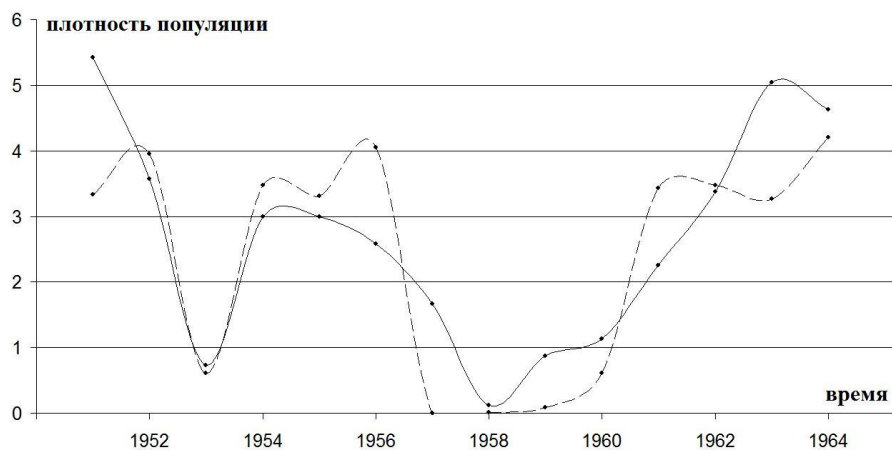
Используемые в настоящей работе данные по колебаниям численности сосновой пяденицы (рис. 1, 2, 3) имеются в свободном доступе в базе данных в Интернете (NERC Centre for Population Biology, Imperial College (1999) The Global Population Dynamics Database, N 2727, N 2728 и N 2729). Эти данные по колебаниям численности пяденицы в первом случае (N 2727, рис. 1) представлены в единицах «среднее число отложенных яиц на квадратный метр», во втором случае (N 2728, рис. 2) – «среднее число гусениц на квадратный метр», в третьем случае (N 2729, рис. 3) – «средняя плотность куколок на квадратный метр».



**Рис. 1.** Колебания плотности пяденицы на плоскости «среднее число отложенных яиц на квадратный метр – время». Сплошная линия – эмпирические данные. Штриховая линия – траектория, полученная с помощью дискретной логистической модели при наилучших значениях параметров. Штрихпунктирная линия – траектория, полученная с помощью модели Морана – Риккера при наилучших значениях параметров.



**Рис. 2.** Колебания плотности пяденицы на плоскости «среднее число гусениц на квадратный метр – время». Сплошная линия – эмпирические данные (данные за 1962 год отсутствуют). Штриховая линия – траектория, полученная с помощью дискретной логистической модели при наилучших значениях параметров. Штрихпунктирная линия – траектория, полученная с помощью модели Морана – Риккера при наилучших значениях параметров.



**Рис. 3.** Колебания плотности пяденицы на плоскости «среднее число куколок на квадратный метр – время». Сплошная линия – эмпирические данные. Штриховая линия – траектория, полученная с помощью дискретной логистической модели при наилучших значениях параметров.

В первом случае объем выборки равен 15 (первое значение получено в 1950 году), во втором случае объем выборки равен 14 (первое значение также получено в 1950 году, но данные по плотности гусениц за 1962 год отсутствуют), в третьем случае имеем 14 значений (первое значение получено в 1951 году).

Данные для всех временных рядов собраны в Нидерландах, в национальном парке De Hoge Veluwe (общая площадь парка – 20 га), в северо-западной части парка, где располагаются посадки сосны шотландской.

Учитывая то, что данные собирались в одном месте, в данном случае мы имеем «связанные» временные ряды (имеющие непосредственное отношение к одному и тому же популяционному процессу). В таком случае естественно ожидать, что, если какая-либо модель дает удовлетворительное описание одного временного ряда (с минимальными отклонениями теоретических и эмпирических данных среди всех рассматриваемых моделей), то именно эта же модель должна давать наилучшую аппроксимацию и для других временных рядов. Если же этого не происходит, то это дает дополнительный аргумент к утверждению о недостаточности имеющихся данных.

Если бы методики сбора данных позволяли бы получать требуемые оценки плотности популяции с достаточно высокой точностью, то следовало бы ожидать, что не только одна и та же модель дает удовлетворительную аппроксимацию для данных связанных временных рядов, но и получаемые оценки параметров (или их комбинации) модели близки по своим значениям. Однако, учитывая то, что и методики сбора разные, и, по всей видимости, дисперсии получаемых оценок велики, для достаточно коротких временных рядов требовать близости оценок параметров модели не приходится.

## ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ СТАТИСТИЧЕСКИЕ КРИТЕРИИ

От выбора вида статистического критерия, которому должны удовлетворять параметры модели, как и от выбора самой модели, существенно зависят результаты анализа [30–32]. Выбор критерия, не соответствующего рассматриваемой проблеме, может не только исказить значения искомых параметров, но и привести в итоге к неверным результатам.

Пусть нам дана выборка  $\{\tilde{x}_t\}$  (результаты наблюдений за изменением численности или плотности пяденицы во времени),  $t = 0, 1, \dots, N$ , где  $\tilde{x}_t$  – значения плотности пяденицы в  $t$ -ый момент времени,  $N + 1$  – общее число наблюдений. Пусть также  $F$  – неотрицательная нелинейная функция, стоящая в правой части уравнения (1), значения которой зависят от плотности популяции и от совокупности неизвестных параметров. Требуется оценить по имеющейся выборке  $\{\tilde{x}_t\}$  значения параметров уравнения (1). Для этих целей использовался следующий критерий:

$$Q(x_0, \vec{\alpha}) = \sum_{t=0}^N (\tilde{x}_t - F^{(t)}(x_0, \vec{\alpha}))^2 \rightarrow \min_{\vec{\alpha}, x_0}, \quad (2)$$

где  $F^{(t)}(\cdot)$  – итерации функции  $F$ ,  $F^{(0)}(x_0, \vec{\alpha}) = x_0$ ,  $F^{(1)}(x_0, \vec{\alpha}) = x_1$  и так далее;  $\vec{\alpha}$  – вектор неизвестных параметров модели. В выражении (2) минимизируется сумма квадратов отклонений значений экспериментальной траектории и соответствующих значений траектории модели (1).

Нахождение минимального значения функционала (2) позволяет ранжировать рассматриваемые модели по этому показателю, но не позволяет дать окончательный ответ о пригодности или непригодности той или иной модели для аппроксимации данных. Прежде всего, нужно убедиться в том, что среднее арифметическое отклонений эмпирических значений от модельных равно нулю (точнее, убедиться в том, что у нас нет оснований для отклонения соответствующей гипотезы). И, кроме этого, распределение отклонений должно быть симметричным и унимодальным

(иными словами, методики сбора данных таковы, что получаемые оценки могут отклоняться от некоторого истинного значения в обе стороны и с одинаковыми вероятностями). Проверка нормальности распределения отклонений может вполне рассматриваться как достаточное условие для реализации данных свойств распределения отклонений. Для проверки нормальности распределения отклонений использовались критерии Колмогорова – Смирнова и Шапиро – Вилка [33,34]. Кроме этого, в последовательности отклонений не должно быть зависимостей (необходимо, чтобы с определенным уровнем значимости мы могли рассматривать отклонения как значения независимых случайных величин). Для этих целей использовался критерий Дарбина – Ватсона [35,36].

Если какой-либо из используемых статистических критериев давал негативный результат, то предположение о пригодности соответствующей модели для аппроксимации данных отклонялось (соответственно, модель считалась непригодной для данных целей). Если же все используемые критерии давали положительный результат (то есть гипотеза о равенстве нулю среднего арифметического отклонений не отвергалась, не отклонялась гипотеза о нормальности распределения отклонений и так далее), то это означало, что модель позволяет получить *удовлетворительную аппроксимацию данных*. После проведения всех вычислений модели, которые позволили получить удовлетворительную аппроксимацию данных, сравнивались между собой по соответствующему минимальному значению функционала (2).

### РЕЗУЛЬТАТЫ РАСЧЕТОВ

Полученные оценки значений параметров моделей из таблицы 1 для всех рассматриваемых временных рядов (рис. 1–3) представлены в таблице 2.

**Таблица 2.** Оценки значений параметров моделей и соответствующие минимальные значения функционала

Модели	Параметры			Функционал
	$x_0$	$a$	$b$	$Q_{\min}$
Результаты для первого временного ряда (GPDD N 2727)				
1	66.51	1.371	0.0089	15632.5
2	38.23	0.0437	92.158	7290.8
3	38.0	47.12	8.0	16360.8
4	68.2	3.23	0.315	15559.2
5	0.575	248.7	0.134	8762.9
Результаты для второго временного ряда (GPDD N 2728)				
1	7.7	$1.22 \cdot 10^{11}$	$1.27 \cdot 10^{10}$	818.0
2	6.5	0.227	19.33	152.6
3	7.7	9.592	13.258	818.0
4	11.12	2.67	0.443	816.9
5	7.11	141.36	0.558	259.2
Результаты для третьего временного ряда (GPDD N 2729)				
1	5.45	3.39	0.99	27.0
2	3.33	1.64	4.05	15.4
3	5.43	2.91	0.73	27.1
4	5.46	1.95	0.76	26.9
5	5.4	1.69	0.22	27.2

Наилучшее приближение для первого временного ряда (рис. 1) получено при использовании дискретной логистической модели. Для модели Морана – Риккера

результаты аппроксимации данного временного ряда несколько хуже. Однако для той и другой модели результаты аппроксимации существенно лучше, чем для трех других моделей.

Не смотря на то, что значения функционала (2) существенно рознятся, применение критериев Колмогорова – Смирнова и Шапиро – Вилка [33,34] показывает (таблица 3), что оснований для отклонения гипотез о нормальности распределения отклонений (с нулевым средним) теоретических и эмпирических данных у нас нет. Также нет оснований для утверждения о наличии в последовательностях этих отклонений сериальной корреляции (по критерию Дарбина – Ватсона; таблица 3). Критические значения критерия Дарбина – Ватсона для 5% уровня значимости (при объеме выборки равном 15 и одной предикторной переменной) таковы:  $d_L = 1.08$  и  $d_U = 1.36$ . Для 1% уровня значимости  $d_L = 0.81$  и  $d_U = 1.07$ .

Важно отметить, что дискретная логистическая модель при наилучших значениях параметров не позволяет найти стационарный режим популяционных колебаний. Дело в том, что при данных параметрах решение системы к 21 шагу (к 1971 году) выходит за предел  $b = 92.158$ , после чего становится тождественно равным нулю.

Наилучшее приближение для второго временного ряда (рис. 2) также получено для дискретной логистической модели (таблица 2). Как показывает анализ отклонений теоретических и эмпирических данных, оснований для отклонения гипотез о нормальности распределения отклонений (с нулевым средним арифметическим) для всех рассматриваемых моделей, как и в предыдущем случае, нет.

**Таблица 3.** Результаты анализа отклонений реальных данных от теоретических траекторий

Модели	Среднее ± ошибка среднего	KS <sup>1</sup>	SW <sup>2</sup>	DW <sup>3</sup>
Результаты для первого временного ряда (GPDD N 2727)				
1	0.077±8.628	0.17369/p>0.2	0.90593/p=0.1173	2.099
2	-5.345±5.716	0.08054/p>0.2	0.98812/p=0.99816	1.628
3	0.0±8.827	0.20904/p>0.2	0.8851/p=0.05657	1.848
4	0.04±8.608	0.17003/p>0.2	0.90898/p=0.13063	2.109
5	-7.415±6.148	0.09316/p>0.2	0.97806/p=0.95454	1.381
Результаты для второго временного ряда (GPDD N 2728)				
1	0.7062±2.096	0.17216/p>0.2	0.91086/p=0.13961	1.662
2	0.1152±0.981	0.2436/p>0.2	0.90894/p=0.13045	1.319
3	0.7062±2.096	0.17216/p>0.2	0.91086/p=0.13961	1.662
4	0.6779±2.085	0.19682/p>0.2	0.89849/p=0.0902	1.761
5	-0.0023±1.114	0.15262/p>0.2	0.95318/p=0.5759	1.796
Результаты для третьего временного ряда (GPDD N 2729)				
1	0.0014±0.385	0.10707/p>0.2	0.96695/p=0.83343	0.805
2	-0.254±0.282	0.12381/p>0.2	0.95776/p=0.68609	1.967
3	0.0019±0.386	0.10758/p>0.2	0.96750/p=0.8416	0.812
4	0.0008±0.385	0.11408/p>0.2	0.96594/p=0.81817	0.795
5	0.0028±0.387	0.10778/p>0.2	0.96791/p=0.84755	0.821

<sup>1</sup>KS – критерий Колмогорова – Смирнова

<sup>2</sup>SW – критерий Шапиро – Вилка

<sup>3</sup>DW – критерий Дарбина – Ватсона

Наименьшее значение критерия Дарбина – Ватсона получено для последовательности отклонений между эмпирической траекторией и траекторией

дискретной логистической модели (табл. 3). Это значение лежит вблизи границы зоны неопределенности критерия и зоны отсутствия сериальной корреляции. В любом случае оснований для утверждения, что в последовательности отклонений имеется отрицательная сериальная корреляция, нет. Учитывая то, что минимальное значение функционала (2) для дискретной логистической модели существенно меньше, чем у остальных моделей, то следует признать, что в данном случае эта модель является наилучшей для аппроксимации данных. Но, как и в предыдущем случае, при данных параметрах решение системы к 21 шагу (к 1971 году) выходит за предел  $b = 19.33$ , после чего становится тождественно равным нулю.

Наилучшее приближение для третьего временного ряда (рис. 3) получено, как и в двух предыдущих случаях для дискретной логистической модели (таблица 2). Как показывает анализ отклонений теоретических и эмпирических данных, оснований для отклонения гипотез о нормальности распределения отклонений (с нулевым средним арифметическим) для всех рассматриваемых моделей нет. Однако в последовательностях отклонений для всех моделей (кроме дискретной логистической модели) наблюдается отрицательная сериальная корреляция (таблица 3). Таким образом, единственной пригодной моделью для аппроксимации данных является дискретная логистическая модель.

Здесь, однако, возникает парадоксальная ситуация. Модель существует, и эта модель является единственной пригодной для аппроксимации третьего временного ряда. Но при найденных оценках параметров значение  $x_{1964} = 4.2 > b = 4.05$ . Это означает, что все последующие значения, получаемые с помощью модели, становятся тождественно равными нулю. Иными словами, при найденных оценках параметров модель не позволяет не только выявить асимптотический режим колебаний плотности пяденицы, но даже и построить прогноз на один шаг вперед.

Таким образом, проведенные расчеты показывают, что для всех рассматриваемых временных рядов существует ровно одна (дискретная логистическая) модель, дающая удовлетворительное описание популяционной динамики. Отсюда получаем следующий важный результат: динамика численности пяденицы в рассматриваемом случае может быть объяснена воздействием только одних внутривидовых саморегуляторных механизмов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ временных рядов по изменению плотности сосновой пяденицы [6] показывает, что в Нидерландах, в национальном парке De Hoge Veluwe, где собирались рассматриваемые в работе данные, пяденица скорее всего не проявляет своих эруптивных свойств [1,2]. Для всех трех временных рядов, описывающих изменение плотности отложенных яиц, гусениц и куколок, существует ровно одна математическая модель – дискретная логистическая модель, – дающая удовлетворительную аппроксимацию эмпирических данных. Иными словами, используемые статистические критерии показывают, что нет оснований для отклонения ряда важных гипотез для совокупностей отклонений теоретических и эмпирических данных (а именно, гипотезы о равенстве среднего нулю, гипотезы о нормальности распределения отклонений, а также гипотезы об отсутствии сериальной корреляции в последовательности остатков). Отсутствие оснований для отклонения данных гипотез и означает, что модель позволяет получить удовлетворительную аппроксимацию имеющихся данных.

Существование модели, дающей удовлетворительную аппроксимацию временных рядов, позволяет сделать вывод о том, что наблюдаемые флуктуации популяционных показателей могут быть объяснены влиянием только саморегуляторных механизмов. Однако свойства используемой модифицированной дискретной логистической модели таковы, что при найденных оценках параметров нельзя не только определить



асимптотический режим популяционных колебаний, но иногда и построить прогноз на один шаг вперед. Именно поэтому следовало бы продолжить поиск модели в рамках семейства (1), близкой по своим свойствам к дискретной логистической модели, но при этом лишенной указанных негативных свойств.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Киселев В.В., Кондаков Ю.П. *Динамика численности лесных насекомых*. Новосибирск: Наука, 1984. 224 с.
2. Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Киселев В.В., Кондаков Ю.П., Суховольский В.Г. *Популяционная динамика лесных насекомых*. М.: Наука, 2001. 347 с.
3. Воронцов А.И. *Патология леса*. М.: Лесн. Промышленность, 1978. 272 с.
4. Воронцов А.И. *Лесная энтомология*. М.: Высшая школа, 1982. 384 с.
5. Пальникова Е.Н., Свидерская И.В., Суховольский В.Г. *Сосновая пяденица в лесах Сибири: Экология, динамика численности, влияние на насаждения*. Новосибирск: Наука, 2002. 232 с.
6. Klomp H. The dynamics of a field population of the pine looper, *Bupalus piniarius* L. (Lep., Geom.). *Advances in Ecological Research*. 1966. V. 3. P. 207–305.
7. Уильямсон М. *Анализ биологических популяций*. М.: Мир, 1975. 271 с.
8. Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г., Тарасова О.В. *Лесная энтомология. Методы анализа популяционной динамики и состояния особей лесных насекомых*. Красноярск: СибГТУ, 2005. 68 с.
9. Пальникова Е.Н., Метелева М.К., Суховольский В.Г. Влияние модифицирующих факторов на динамику численности лесных насекомых и развитие вспышек массового размножения. *Лесоведение*. 2006. № 5. С. 29–35.
10. Turchin P. *Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton: Princeton University Press, 2003. 536 pp.
11. Turchin P., Wood S.N., Ellner S.P., Kendall B.E., Murdoch W.W., Fischlin A., Casas J., McCauley E., Briggs C.J. Dynamical effects of plant quality and parasitism on population cycles of larch budmoth. *Ecology*. 2003. V. 84. № 5. P. 1207–1214.
12. Недорезов Л.В. Влияние качества корма и паразитизма на циклические колебания серой лиственничной листовёртки. *Евразийский энтомологический журнал*. 2007. Т. 6. Вып. 2. С. 229–244.
13. Недорезов Л.В., Садыкова Д.Л. К проблеме выбора математической модели динамики популяции (на примере зеленой дубовой листовёртки). *Евразийский энтомологический журнал*. 2005. Т. 4. Вып. 4. С. 263–272.
14. Недорезов Л.В., Садыков А.М., Садыкова Д.Л. 2010. Динамика численности зеленой дубовой листовёртки: применение дискретно-непрерывных моделей с плотностно-зависимой немонотонной рождаемостью. *Журн. общ. биол.* 2010. Т. 71. № 1. С. 41–51.
15. Базыкин А.Д. *Математическая биофизика взаимодействующих популяций*. М.: Наука, 1985. 181 с.
16. Мейнард Смит Дж. *Модели в экологии*. М.: Мир, 1976. 184 с.
17. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. *Устойчивость биологических сообществ*. М.: Наука, 1978. 352 с.
18. Bellows T.S. Jr. The descriptive properties of some models for density dependence. *J. Anim. Ecol.* 1981. V. 50. P. 139–156.
19. Ашихмина Е.В., Куликов А.Н., Скалецкая Е.И., Фрисман Е.Я. Математическое моделирование динамики величины заготовок локальной популяции маньчжурской белки (*Sciurus vulgaris mantchuricus*). *Журнал общей биологии*. 1982. Т. 43. № 5. С. 705–711.

20. Фрисман Е.Я., Сычева Э.В. Математическая модель динамики численности однородной популяции с дискретно-непрерывным временем. *Дальневосточный математический сборник*. 1998. Вып. 6. С. 149–157.
21. Фрисман Е.Я., Сычева Э.В., Израильский Ю.Г. Динамическая неустойчивость популяции промыслового вида, связанная с воздействием промысла. *Доклады РАН*. 2001. Т. 380. № 3. С. 425–429.
22. Kostitzin V.A. *La Biologie Mathematique*. Paris: A.Colin, 1937. 236 p.
23. Moran P.A.P. Some remarks on animal population dynamics. *Biometrics*. 1950. V. 6. № 3. P. 250–258.
24. Ricker W.E. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. board of Canada*. 1954. V. 11. № 5. P. 559–623.
25. Skellam J.G. 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrics*. 1951. V. 38. P. 196–218.
26. Morris R.F. Single-factor analysis in population dynamics. *Ecology*. 1959. V. 40. P. 580–588.
27. Varley G.C., Gradwell G.R. Key factors in population studies. *J. Anim. Ecol.* 1960. V. 29. P. 399–401.
28. Varley G.C., Gradwell G.R. Recent advances in insect population dynamics. *Ann. Rev. Ent.* 1970. V. 15. P. 1–24.
29. Beverton R.J., Holt S.J. On the dynamics of the exploited fish populations. *Great Brit. Min. Agr. Fish, Food, Fish. Invest.* 1957. Ser. 2, V.19. 533 p.
30. Kendall B.E., Briggs C.J., Murdoch W.W., Turchin P., Ellner S.P., McCauley E., Nisbet R.M., Wood S.N. Why do population cycle? A synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches. *Ecology*. 1999. V. 80. P. 1789–1805.
31. Wood S.N. Minimizing model fitting objectives that contain spurious local minima by bootstrap restarting. *Biometrics*. 2001. V. 57. P. 240–244.
32. Wood S.N. Partially specified ecological models. *Ecological Monographs*. 2001. V. 71. P. 1–25.
33. Большев Л.Н., Смирнов Н.В. *Таблицы математической статистики*. М.: Наука, 1983. 416 с.
34. Shapiro S.S., Wilk M.B., Chen H.J. A comparative study of various tests of normality. *J. of the American Statistical Association*. 1968. V. 63. P. 1343–1372.
35. Дрейпер Н., Смит Г. *Прикладной регрессионный анализ*. М.: Финансы и статистика, 1986. Т. 1. 366 с.
36. Дрейпер Н., Смит Г. *Прикладной регрессионный анализ*. М.: Финансы и статистика, 1987. Т. 2. 351 с.

Материал поступил в редакцию 08.11.2010, опубликован 30.11.2010