

УДК 574.34:575.174.4

© 2013 г. **О.Л. Жданова**, 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 ЭВОЛЮЦИИ ПОПУЛЯЦИИ С ДВУМЯ ВОЗРАСТНЫМИ КЛАССАМИ*

В рамках эколого-генетического подхода детально рассматриваются механизмы наследования адаптивных признаков в популяции, состоящей из двух возрастных классов. В результате моделирования получены новые результаты, дополняющие интуитивное представление об эволюции структурированной популяции.

Ключевые слова: математическая модель, эволюция, полиморфизм, естественный отбор, колебания, устойчивость, популяция, возрастная структура.

Введение

Динамическая теория популяций традиционно рассматривается как смежный раздел теоретической популяционной биологии и популяционной биофизики, – например, [1 – 3]. Основной проблемой, рассматриваемой в рамках динамической теории, является описание природы и объяснение механизмов колебательной (квазипериодической и хаотической) динамики популяций. Эта проблема примыкает к важной прикладной задаче, состоящей в разработке оптимальной стратегии эксплуатации промысловых видов (или оптимизации промысла). Из смысла рассматриваемых задач понятно, что теоретическая популяционная экология изучает динамику лимитированных популяций, развивающихся в условиях ограниченных жизненных ресурсов.

С 30-х годов прошлого столетия активно развивается математическая популяционная генетика, которая является другой ветвью популяционной динамической теории. Построено и изучено множество моделей эволюционных изменений генетической структуры популяции. При этом особенности динамики численности популяции, как правило, не рассматриваются, так как численность считается либо достаточно большой (фактически, бесконечной – в детерминистических моделях), либо постоянной (при изучении генетического дрейфа). Объединение популяци-

* Исследование проведено при частичной поддержке РФФИ (грант №11-01-98512) и ДВО РАН в рамках программы Президиума РАН (проекты № 12-I-П28-02, 12-I-П15-02, 12-II-СО-06-019, 12-06-007, 13-III-B-01I-002).

онно-экологического и популяционно-генетического подходов определило два типа проблем, которые могут быть рассмотрены в рамках эколого-генетической теории. Во-первых, это естественное продолжение изучения роли эволюционных факторов (в первую очередь, естественного отбора) в формировании динамики генетической структуры и численности популяций, живущих в условиях ограниченности жизненных ресурсов. Развитие этих идей получило развитие во многих работах и было сформулировано в виде концепции К-г-отбора (например, в [4 – 6]). Во-вторых, это необходимость анализа последствий промысла, поскольку эксплуатируемые популяции находятся в других экологических условиях относительно неэксплуатируемых, в результате чего условия естественного отбора и приспособленности генотипических групп могут измениться из-за промысловых воздействий [7].

Вместе с тем многие свойства популяции определяются особенностями ее возрастной структуры. Глубокое понимание результатов действия внутривидовых механизмов самоорганизации в структурированной популяции необходимо для дальнейшего исследования того, что происходит с биологической популяцией при изменении факторов внешней среды (например, промысле), тем более, что многие ценные промысловые виды имеют сложную возрастную структуру. Для моделирования динамики таких популяций разработаны и активно используются матричные модели [8 – 15], которые позволяют детально описать возрастную структуру популяции и определить ее роль и значение в поддержании и эволюции популяционных циклов [16 – 19].

Исследование изменений в генетической структуре и поведении численности структурированной популяции, связанных с действием эволюционных факторов (в первую очередь с естественным отбором), на данный момент остается слабо проработанным. В ходе представленной работы продолжается исследование эволюции структурированной популяции. Рассматривается достаточно простая модельная ситуация, когда популяцию составляют две возрастные группы и один из ее экологических параметров определяется генетически с учетом менделевских законов наследования. Такой более детальный модельный подход позволяет заглянуть внутрь эволюционных процессов и выявить ряд неочевидных внутренних свойств, присущих эволюции структурированной популяции, которые остаются не освещенными в рамках экологического моделирования.

Моделирование эволюции двухвозрастной популяции с дискретными поколениями

Жизненные циклы многих биологических видов имеют ярко выраженную временную периодичность, которая, как правило, связана с природной периодичностью климата Земли. Подавляющее большинство таких видов имеет четко очерченный (весьма небольшой) сезон размножения, во время которого каждая локальная популяция представляет собой совокупность дискретных непересекающихся возрастных классов. Во многих случаях численности каждого из этих классов определяются, в основном, численностями предшествующих возрастных классов в предыдущий репродуктивный период. Динамика численностей возрастных

групп в рассматриваемой популяции может быть описана системой рекуррентных уравнений.

Динамика популяции с двумя возрастными классами

Пусть в рассматриваемой популяции продолжительность жизни каждого поколения оказывается существенно больше времени, протекающего между сезонами размножения, тогда каждая локальная популяция во время размножения состоит из особей, принадлежащих к разным возрастным группам. В этом случае численности каждой выделяемой возрастной группы естественно рассматривать в качестве переменных модели. Способ разбиения популяции на возрастные группы обычно определяется биологическими особенностями рассматриваемого вида [16 – 18].

Рассмотрим модель популяции с возрастной структурой, которая может быть представлена совокупностью двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении.

Обозначим через X_n численность младшего возрастного класса в n -й сезон размножения, а Y_n – численность репродуктивной части популяции. Период размножения заканчивается появлением новорожденных особей следующего поколения. Будем предполагать, что времени, протекающего между двумя последовательными периодами размножения, достаточно для развития особей младшего возраста до половозрелого состояния, а новорожденных (или личинок) – до состояния младшего возраста. Допустим, что выживаемость и репродуктивная способность половозрелых особей не зависит от их хронологического возраста. Это правомерно для организмов с небольшим временем жизни, включающим два-три периода размножения, как у многих насекомых, рыб, мелких млекопитающих, двух-, трехлетних растений и др.

Пусть лимитирование численности младшего возрастного класса осуществляется по линейному закону $f(X) = 1 - X/K$, по аналогии с моделью Ферхюльста. Здесь K – это емкость экологической ниши или максимальная равновесная численность младшей возрастной группы. Перейдем далее от абсолютных численностей возрастных классов к относительным: $x = X/K$; $y = Y/K$. Получим следующую систему уравнений, описывающую относительные численности рассматриваемых возрастных групп в смежных поколениях:

$$\begin{cases} x_{n+1} = wy_n, \\ y_{n+1} = x_n(1 - x_n) + cy_n, \end{cases} \quad (1)$$

где w – репродуктивный потенциал старшей возрастной группы, а c – их выживаемость на последующих годах жизни.

Ситуация, когда выживаемость приплода в большей степени зависит от его собственной численности, и практически (либо совсем) не зависит от величины половозрелой группы, широко распространена в природе. Так, у видов с выраженной стадийностью возрастные группы могут быть разделены географически и развиваются в разных условиях, не вступая между собой в конкурентные отношения.

Примером могут служить многие виды рыб, которые, отложив икру, мигрируют в другие места, мальки же развиваются отдельно и присоединяются к основному стаду, лишь достигнув определенной стадии зрелости. Вместе с тем сравнительный модельный анализ [20] показал, что падение выживаемости приплода с увеличением его численности является одним из самых эффективных механизмов регуляции размера популяции.

Режимы динамики двухвозрастной популяции (модель (1)) подробно проанализированы в [21]. Показано, что рост средней приспособленности w и выживаемости c сопровождается усложнением популяционной динамики. При небольших значениях этих параметров численность популяции постоянна, а их увеличение приводит к возникновению регулярных и даже хаотических колебаний численности (рис. 1).

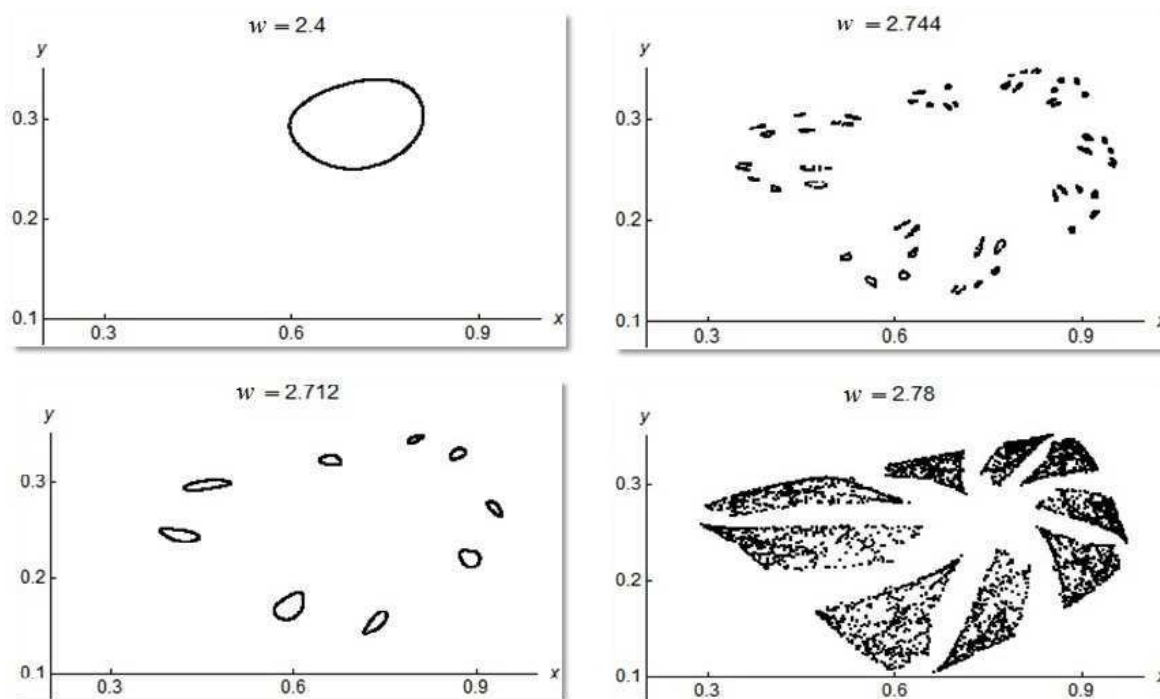


Рис. 1. Изменение фазового портрета системы (1) при увеличении репродуктивного потенциала (w) и фиксированной выживаемости репродуктивной группы $c = 0.326$.

Естественно было бы предположить, что рост как плодовитости, так и выживаемости особей в природных популяциях происходит в результате эволюции под действием естественного отбора. Это значит, что эволюция биологической популяции с выраженной сезонностью жизненного цикла должна сопровождаться переходом от стабильной динамики популяционной численности к колебаниям (как регулярным, так и хаотическим), т.е. переходом от равновесных режимов динамики к неравновесным. Этот факт значительно противоречит интуитивному пониманию действия эволюции как увеличению популяционной стабильности с ростом ее средней приспособленности.

Моделирование действия естественного отбора в двухвозрастной популяции

Механизм закономерного эволюционного усложнения динамики структурированной популяции можно проиллюстрировать, рассмотрев эффект действия ес-

тестового отбора на примере простых модельных ситуаций, когда адаптивный признак w или c (или даже они оба) кодируется одним диаллельным локусом.

Естественный отбор по приспособленностям зародышей (w_{ij})

В случае, когда средняя приспособленность зародышей (или репродуктивный потенциал старшей возрастной группы) w определяется генетически одним адаптивным диаллельным локусом (A, a), динамику численностей возрастных групп и генетической структуры двухвозрастной популяции в череде поколений можно описать следующим образом [22]:

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= \bar{w}_n y_n, & y_{n+1} &= x_n(1-x_n) + cy_n, \\ q_{n+1} &= \frac{p_n(w_{AA}p_n + w_{Aa}(1-p_n))}{w_n}, \\ p_{n+1} &= \frac{x_n(1-x_n)q_n + cy_n p_n}{x_n(1-x_n) + cy_n}, \end{aligned} \quad (2)$$

где p_n и q_n – соответственно частота аллеля A в репродуктивной и дорепродуктивной части популяции; $\bar{w}_n = w_{AA}p_n^2 + 2w_{Aa}p_n(1-p_n) + w_{aa}(1-p_n)^2$ – средняя приспособленность зародышей (или репродуктивный потенциал популяции); w_{ij} – приспособленность зародышей ij -го генотипа.

Исследование модели (2) показало, что генетический состав популяции, а именно – будет ли она полиморфной или мономорфной, в большей степени определяется взаимным расположением приспособленностей гетерозигот и гомозигот. Вместе с тем приспособленности генотипов, составляющих популяцию, определяют среднюю величину приспособленности зародышей (\bar{w}), и уже это значение вместе с выживаемостью репродуктивной группы (c) определяют режим динамики численности популяции. Увеличение репродуктивного потенциала (\bar{w}) приводит к дестабилизации динамики сначала численности возрастных групп популяции, а затем (в случае полиморфизма) и ее генетического состава (рис. 2).

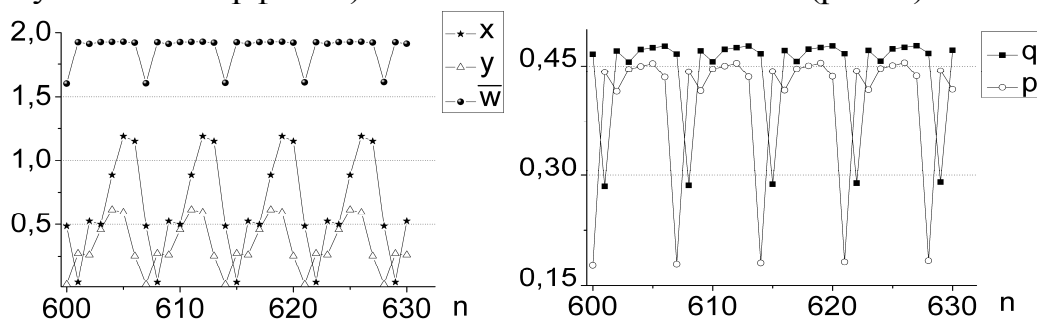


Рис. 2. Колебания численности и генетического состава популяции со следующими значениями популяционных параметров: $c = 0.8$; $w_{AA} = 1.1$; $w_{Aa} = 2.8$; $w_{aa} = 1.05$; $x_0 = 0.2$; $y_0 = 0.1$; $q_0 = 0.002$; $p_0 = 0.001$.

Естественный отбор по выживаемостям в репродуктивной группе (c_{ij})

Рассмотрим ситуацию, когда другой коэффициент (c), описывающий выживаемость особей репродуктивной группы, определяется генетически. Как и в предыдущем случае, предположим, что адаптивный параметр (c) кодируется одним

диаллельным локусом с аллеломорфами A и a ; в популяции наблюдается панмиксия гамет (с равной гаметопродукцией для всех генотипов). Но естественный отбор действует на половозрелых особей, а именно – дифференцирует выживаемость особей репродуктивного возраста при переходе к следующему сезону размножения. Поставим в соответствие каждому генотипу (AA , Aa и aa) по коэффициенту c_{AA} , c_{Aa} и c_{aa} , характеризующему выживаемость половозрелых особей соответствующего генотипа при переходе к следующему сезону размножения, и будем называть данные коэффициенты приспособленностью соответствующего генотипа (или выживаемостью данного генотипа репродуктивной группы). Этих предположений достаточно, чтобы получить следующую систему уравнений, связывающих численности возрастных классов и генетический состав популяции в последовательных поколениях (подробный вывод модели в приложении):

$$\begin{aligned} x(n+1) &= wy(n), \quad y(n+1) = (1-x(n))x(n) + \bar{c}(n)y(n), \\ q(n+1) &= p_{AA}(n) + \frac{1}{2}p_{Aa}(n), \\ p_{AA}(n+1) &= \frac{(1-x(n))x(n)q(n)^2 + y(n)c_{AA}p_{AA}(n)}{(1-x(n))x(n) + \bar{c}(n)y(n)}, \\ p_{Aa}(n+1) &= \frac{2(1-x(n))x(n)q(n)(1-q(n)) + y(n)c_{Aa}p_{Aa}(n)}{(1-x(n))x(n) + \bar{c}(n)y(n)}, \end{aligned} \tag{3}$$

где q – частота аллеля A в младшей возрастной группе; p_{AA} и p_{Aa} – частоты генотипов AA и Aa в репродуктивной части популяции; \bar{c} – средняя выживаемость репродуктивной группы при переходе к следующим сезонам размножения $\bar{c}(n) = (c_{AA} - c_{aa})p_{AA}(n) + (c_{Aa} - c_{aa})p_{Aa}(n) + c_{aa}$.

Можно заметить, что введение естественного отбора на более поздней стадии жизненного цикла приводит к усложнению модели, т.е. к добавлению еще одного уравнения (относительно модели (2)). Поскольку естественный отбор нарушает равновесие Харди-Вайнберга в репродуктивной части популяции, полное описание эволюции генетической структуры популяции в одних только частотах аллелей становится невозможным и возникает необходимость вводить уравнения, описывающие динамику уже генотипических частот в старшей возрастной группе.

Аналогично предыдущей модели модель (3) в общем случае имеет одну генетически полиморфную и две мономорфные стационарные точки, а их устойчивость определяется набором популяционных параметров c_{ij} и w . Генетический состав популяции, а именно – будет ли она полиморфной или мономорфной, в большей степени зависит от соотношения выживаемостей гетерозиготы (c_{Aa}) и гомозигот (c_{AA} , c_{aa}). Выживаемости генотипов, присутствующих в популяции, определяют среднюю выживаемость репродуктивной группы \bar{c} , а эта величина вместе с репродуктивным потенциалом (w) определяет тип режима динамики численности популяции. Можно ожидать, что, как и в предыдущем случае, при достаточной величине репродуктивного потенциала (w) рост средней выживаемости репродуктивной группы (\bar{c}) приведет к возникновению колебаний численности и (если популяция полиморфна) генетического состава популяции. Вопрос о том, как именно происходит увеличение \bar{c} , не является тривиальным. Поэтому рассмотрим процесс

эволюционного роста средней выживаемости репродуктивной части популяции \bar{c} детальнее с помощью предложенной модели (3), – например, за счет возникновения более приспособленных аллелей (в результате мутаций).

Начнем с рассмотрения ситуации, когда гетерозигота (Aa) становится все более приспособленной, т.е. параметр c_{Aa} увеличивается (рис. 3а).

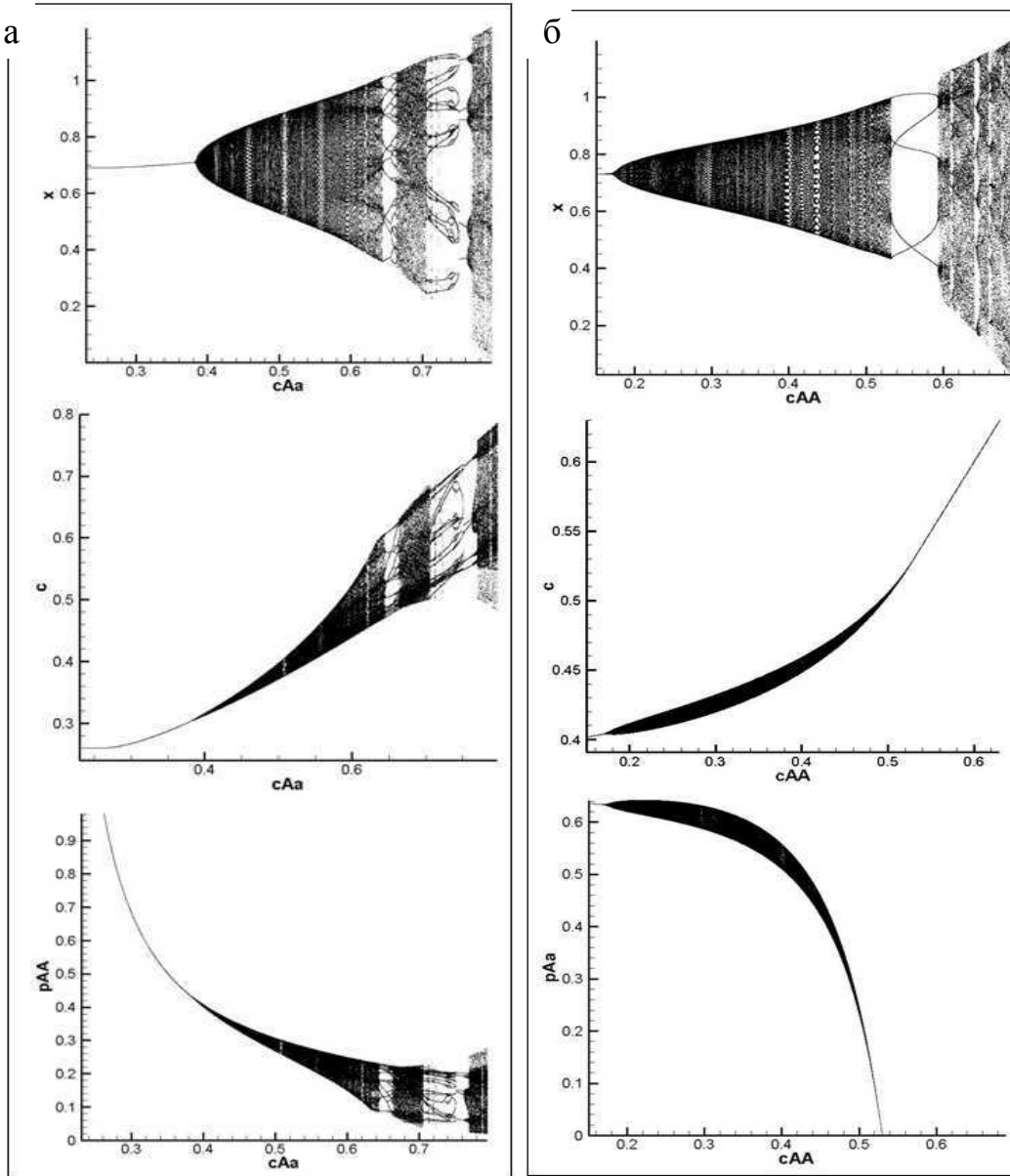


Рис. 3. Распределение численности младшего возрастного класса (x); средней выживаемости (\bar{c}); частоты генотипа Aa (фрагмент а) и AA (фрагмент б) репродуктивной группы в предельных траекториях системы (3) с изменением бифуркационного параметра c_{Aa} (фрагмент а) и c_{AA} (фрагмент б).

При фиксированных начальных значениях: $x_0 = 0.1$; $y_0 = 0.1$; $q_0 = 0.1$; $p_{AA0} = 0.1$; $p_{Aa0} = 0.1$, и параметрах: рис. 3а – $w = 2.4$; $c_{AA} = 0.26$; $c_{aa} = 0.05$; рис. 3б – $w = 2.22$; $c_{Aa} = 0.53$; $c_{aa} = 0.2$.

Сначала выживаемость гетерозигот в репродуктивной группе ниже выживаемостей гомозигот ($c_{Aa} < c_{aa} < c_{AA}$), и популяция достигает генетически мономорфного равновесия ($p_{AA} = 1$), ее численность стабильна. Увеличение параметра c_{Aa} (до тех пор, пока сохраняется неравенство $c_{Aa} < c_{aa}$) не приводит ни к каким изменениям, так как мономорфное равновесие остается устойчивым и средняя

выживаемость репродуктивной группы ($\bar{c} = c_{AA}$) не меняется. Дальнейший рост c_{Aa} (такой, что $c_{Aa} > c_{AA} > c_{aa}$) делает популяцию полиморфной, и уже теперь начинается монотонный рост \bar{c} . Большие значения параметра c_{Aa} приводят к установлению флуктуаций численности, генетического состава популяции, а также средней выживаемости репродуктивной группы \bar{c} . Хотя в среднем величина \bar{c} растет, но этот рост сопровождается колебаниями сложной формы, с нарастающей амплитудой.

Следующий пример отличается от предыдущего тем, что более приспособленной становится гомозигота (AA), т.е. наблюдается рост параметра c_{AA} (рис. 3б). Пусть сначала гетерозигота более приспособлена, чем гомозиготы ($c_{Aa} > c_{aa} > c_{AA}$), тогда популяция будет полиморфной и ее динамика стабильна. Рост c_{AA} сначала просто увеличивает среднюю выживаемость репродуктивной группы (так как является функцией от выживаемостей всех имеющихся генотипов: $\bar{c} = F(c_{AA}, c_{Aa}, c_{aa})$), а также закономерно изменяет равновесные значения численности и генетического состава. Дальнейший рост c_{AA} сохраняет популяцию полиморфной, но дестабилизирует динамику: заметны колебания численности, генетического состава и средней выживаемости репродуктивной группы \bar{c} . Когда растущий параметр c_{AA} приближается к c_{Aa} , амплитуда колебаний генетического состава и средней выживаемости \bar{c} резко уменьшается. Далее (при $c_{AA} > c_{Aa} > c_{aa}$) в популяции остаются лишь колебания численности при устойчивом генетическом мономорфизме (AA). Продолжение роста c_{AA} сопровождается уже монотонным ростом \bar{c} .

Рассматриваемая модель демонстрирует как минимум два различных эволюционных сценария изменения динамики популяции, обусловленных ростом выживаемости генотипов. Так, рост средней выживаемости репродуктивной группы \bar{c} дестабилизирует динамику численности популяции, при этом генетический состав может флуктуировать или, наоборот, стабилизироваться.

Заключение

В данной работе рассматривается эволюция двухвозрастной популяции, при этом большее внимание уделяется моделированию механизмов наследования адаптивных популяционных характеристик. Разработана модель динамики генетической структуры и численности для популяции с отбором по выживаемостям в репродуктивной группе. Эта модель вместе с аналогом, где моделируется отбор по приспособленностям зародышей, позволяет глубже понять эволюционные процессы, протекающие в структурированной популяции. Проведенное исследование в целом подтверждает результаты предыдущих исследований, когда изучалась только динамика численности двухвозрастной популяции. Действительно, увеличение репродуктивного потенциала w и выживаемости c сопровождается усложнением динамики численности популяции. Однако эволюционный рост самих этих параметров может быть не монотонным, со значительными флуктуациями. Рассматриваемые модели допускают существенное разнообразие динамики генетической структуры двухвозрастной популяции. При этом увеличение средней выживаемости репродуктивной группы может как дестабилизировать, так и привести к стабилизации динамики генетического состава популяции.

Продолжим вывод уравнений динамики для диплоидной диаллельной двух-возрастной популяции с естественным отбором, действующим на стадии перехода половозрелых особей к следующему сезону размножения по аналогии с [22].

Определим численность младшего возрастного класса (или детей-годовиков) $X(n+1)$ и частоту аллеля A ($q_A(n+1)$) в этом возрастном классе для следующего сезона размножения:

$$q_A(n+1) = p_A(n), \quad X(n+1) = wY(n).$$

Здесь $Y(n)$ – это численность репродуктивной группы n -го сезона размножения; w – репродуктивный потенциал; $p_A(n)$ – частота аллеля A в репродуктивной группе n -го сезона размножения. Равенство частот генов в старшей и младшей группе в соседних сезонах размножения обусловлено предположением о том, все генотипы имеют равную гаметопродукцию, а новые зиготы – равную выживаемость, так как естественный отбор действует на более поздней стадии развития организма.

Далее определим соотношение $M(n+1)/M(n)$ для половозрелой группы, где $M(n) = M_A(n) + M_a(n) = 2Y(n)$:

$$\frac{M(n+1)}{M(n)} = \frac{Y(n+1)}{Y(n)} = v \frac{X(n)}{Y(n)} + \frac{c_{AA}Y_{AA}(n) + c_{Aa}Y_{Aa}(n) + c_{aa}Y_{aa}(n)}{Y(n)} = \frac{vX(n) + \bar{c}(n)Y(n)}{Y(n)}.$$

Откуда получим: $Y(n+1) = vX(n) + \bar{c}(n)Y(n)$, где v – выживаемость детей-годовиков; $\bar{c}(n) = c_{AA}p_{AA}(n) + c_{Aa}p_{Aa}(n) + c_{aa}p_{aa}(n)$ – средняя выживаемость репродуктивных особей при переходе от n -го к $(n+1)$ -му сезону размножения; $p_{ij}(n) = Y_{ij}(n)/Y(n)$ – частота ij -го генотипа в репродуктивной группе n -го сезона размножения; причем $p_{AA}(n) + p_{Aa}(n) + p_{aa}(n) = 1$.

Далее можно получить уравнения изменения частот ($p_{ij}(n)$) или численностей ($Y_{ij}(n)$) генотипов репродуктивной группы в соседних сезонах размножения $Y_{AA}(n+1) = vX_{AA}(n) + c_{AA}Y_{AA}(n)$. Подставляя $X_{AA}(n) = X(n)p_A^2(n-1) = X(n)q_A^2(n)$, получаем $Y_{AA}(n+1) = vX(n)q_A^2(n) + c_{AA}Y_{AA}(n)$. Аналогично для других генотипов: $Y_{Aa}(n+1) = 2vX(n)q_A(n)q_a(n) + c_{Aa}Y_{Aa}(n)$, $Y_{aa}(n+1) = vX(n)q_a^2(n) + c_{aa}Y_{aa}(n)$.

Теперь ведем плотностное лимитирование численности младшей возрастной группы. Предположим, что выживаемость младшей возрастной группы линейно зависит от ее численности $v = v(X(n)) = 1 - X(n)/K$, где K – емкость экологической ниши. Далее перейдем к относительным (относительно K) численностям возрастных групп $x(n) = X(n)/K$ и $y(n) = Y(n)/K$.

Уравнения для численностей генотипов заменим уравнениями для частот. Тогда, используя $p_{ij}(n) = Y_{ij}(n)/Y(n)$, $p_A(n) = p_{AA} + p_{Aa}/2$, получим окончательно уравнения динамики в виде соотношений (3), что и требовалось показать

ЛИТЕРАТУРА

1. Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. – М.: Наука, 1985.
2. Волькенштейн М.В. Биофизика. – М.: Наука, 1988.

3. Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С. Математическое моделирование в биофизике. Введение в теоретическую биофизику. – Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2004.
4. Rousharden J. Density dependent natural selection // Ecology. – 1971. – Vol.52. – P.453-468.
5. Charlesworth B. Selection in density-regulated populations // Ecology. – 1971. – Vol.52. – P. 469-474.
6. Евдокимов Е.В. Проблемы регулярного поведения и детерминированного хаоса в основных моделях популяционной динамики (Теория и эксперимент): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Красноярск, 1999.
7. Фрисман Е.Я., Жданова О.Л., Колбина Е.А. Влияние промысла на генетическое разнообразие и характер динамического поведения менделевской лимитированной популяции // Генетика. – 2010. – Т. 46, № 2. – С. 272-281.
8. Leslie P.H. On the use of matrices in certain population mathematics // Biometrika. – 1945. – Vol. 33. – P.183–212.
9. Leslie P.H. Some further notes on the use of matrices in population mathematics // Biometrika. – 1948. – Vol. 35. – P.213–245.
10. Lefkovich L.P. The study of population growth in organisms grouped by stages // Biometrics. – 1965. – Vol. 21. – P.1-18.
11. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. – М.: Наука, 1978.
12. Логофет Д.О. К теории матричных моделей динамики популяций с возрастной и дополнительными структурами // Журнал общей биологии. – 1991. – Т. 52, № 6. – С.793-804.
13. Логофет Д.О. Три источника и три составные части формализма популяции с дискретной стадийной и возрастной структурами // Математическое моделирование. – 2002. – Т. 14, № 12. – С.11-22.
14. Caswell H. Matrix population models: Construction, analysis and interpretation, 2nd Edition. – Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 2001.
15. Логофет Д.О., Белова И.Н. Неотрицательные матрицы как инструмент моделирования динамики популяций: классические модели и современные обобщения // Фундаментальная и прикладная математика. – 2007. – Т. 13, №4. – С. 145-164.
16. Hastings A. Age dependent dispersal is not a simple process: density dependence, stability and chaos // Theoretical Population Biology. – 1992. – Vol. 41, № 3. – P.388–400.
17. Lebreton J.D. Demographic models for subdivided populations: the renewal equation approach // Theoretical Population Biology. – 1996. – Vol. 49, № 3. – P.291–313.
18. Kooi B.W., Koopman S.A.L.M. Discrete event versus continuous approach to reproduction in structured populations dynamics // Theoretical Population Biology. – 1999. – Vol. 56, № 1. – P.91–105.
19. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Нелинейная динамика численности популяции: влияние усложнения возрастной структуры на сценарии перехода к хаосу // Журнал общей биологии. – 2011. – Т. 72, №3. – С. 214–228.
20. Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П. Режимы динамики модели двухвозрастной популяции // Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика. – 2010. – Т. 18, № 2. – С.113–130.
21. Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности биологических популяций // Обозрение прикладной и промышленной математики. – 1994. – Т. 1., вып. 6. – С.988–1008.
22. Фрисман Е.Я., Жданова О.Л. Эволюционный переход к сложным режимам динамики численности двухвозрастной популяции // Генетика. – 2009. – Т. 45, № 9. – С. 1277–1286.

Статья представлена к публикации членом редколлегии Чье Ен Уном.

E-mail:

Жданова Оксана Леонидовна – axanka@iасp.dvo.ru;

Фрисман Ефим Яковлевич – frisman@mail.ru.