МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ 2019 год, том 31, номер 4, стр. 131-144

# МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПАУКООБРАЗНЫХ В СПЕКТРЕ ИХ МЕЖВИДОВЫХ КОНКУРЕНТНЫХ ОТНОШЕНИЙ



***Э.Ф. Юсифов, А.А. Мамедов, Н.Э. Новрузов, В.С. Халилова***

Институт зоологии НАН Азербайджана, Баку, Азербайджан
pralimamedov@rambler.ru

DOI: 10.1134/S0234087919040087

В статье рассмотрены вопросы построения и исследования математической модели для изучения динамики численности паукообразных герпетобионтов в спектре их трофических конкурентных отношений. Обсуждаются вопросы определения необходимых переменных и расчетных коэффициентов для построения и исследования модели применительно к различным трофическим ситуациям. Базисом для создания модели послужили нелинейные дифференциальные уравнения Лотки-Вольтерра. Исследования, проведенные с помощью построенной модели, показали, что реакция системы на любое возмущение носит колебательный характер. Характер решения зависит от начального возмущения. Решения отличаются величиной амплитуды и периода колебаний. Установившиеся решения математической модели являются многопериодичными колебаниями, которые характерны для биологических систем. Приведены численные и графически представленные результаты исследования предложенной модели.

Ключевые слова: паукообразные, динамика численности, трофические ситуации, конкурентные отношения, математическая модель.

## THE MODEL OF THE DYNAMICS OF NUMBER OF ARACHNIDS IN THE SPECTRUM OF THEIR INTERSPECIES COMPETITIVE RELATIONSHIPS

***E.F. Yusifov, A.A. Mamedov, N.E. Novruzov, V.S. Khalilova***

Institute of Zoology of the National Academy of Sciences of Azerbaijan, Baku, Azerbaijan

The article deals with the construction and research of a mathematical model for studying the dynamics of the number of arachnids herpetobionts in the spectrum of their trophic competitive relations. The problems of determining the necessary variables and calculation coefficients for constructing and studying the model in relation to various trophic situations are discussed. The basis for the model was the nonlinear differential equation of Lotka-Volterra. The studies carried out with the aid of the constructed model have shown that the response of the system to any perturbation is of an oscillatory nature. The nature of the solutions depends on the initial perturbation, and differ in magnitude of the amplitude and period of the oscillations. The steady-state solutions of the mathematical model are multi-period oscillations, which are characteristic for biological systems. Numerical and graphically presented data of the research results of the proposed model are presented.

Key words: arachnids, number dynamics, trophic situations, competitive relations, mathematical model.

## 1. Введение

Представители трёх отрядов класса паукообразных (Arachnida), такие как – скорпионы (Scorpiones), сольпуги (Solifugae) и пауки (Aranei) – неотъемлемые компоненты трофических цепей в семиаридных биоценозах. Полифагия и широкое распространение этих хищников позволяют предполагать их важную роль в трофических отношениях с представителями других классов хищных членистоногих (Chilopoda, Insecta) и в регуляции численности беспозвоночных фито- и сапрофагов. Межвидовые отношения этих паукообразных между собой и другими хищными членистоногими герпетобионтами, объединёнными общей территорией, динамика их численности в зависимости от изменения численности жертв и потенциальных конкурентов – пока еще мало исследованная область синэкологии.

Существует также много нерешенных вопросов, связанных с особенностями динамики численности и структуры популяций этих хищников, с установлением механизмов их регуляции и путей адекватного оптимального управления ими.

Своеобразная уникальность и сложность структуры природных экосистем не всегда позволяет проводить полевые и стационарные исследования в необходимом объёме. Существует вероятность и того, что последствия от проведения таких исследований могут в целом негативно сказаться на их экологическом балансе. Главной же трудностью, с которой обычно сталкиваются исследователи при изучении природных экосистем, является необходимость учета большого количества биотических и абиотических факторов. Сложные взаимоотношения между самими живыми объектами также затрудняют сбор первичных данных и их дальнейший анализ в рамках классических полевых, стационарных и камеральных методов исследования. Кроме того, получение количественных экологических показателей традиционными средствами всегда отнимает слишком много времени, в течение которого сама исследуемая экосистема может претерпевать определенные качественные и количественные изменения. Исходя из всего выше отмеченного, становится очевидным, что при осуществлении глубокого анализа и систематизации количественных данных о тех или иных компонентах биоценоза требуется привлечение других, более оперативных методов проведения исследований. Среди такого рода средств наиболее эффективным является математическое моделирование [1].

Изучение трофических связей паукообразных герпетобионтов, построение на основе полученных фактических данных математической модели позволит дать еще более объективную оценку их роли в биоценозах, с большей эффективностью проводить экологический мониторинг природных территорий, прогнозировать их изменение в будущем. Построение математических моделей, описывающих динамику численности популяций, исследование их динамических режимов является одним из необходимых условий для решения важных прикладных задач оптимального управления популяциями этих животных [2].

В большинстве работ, посвященных математическому моделированию динамики численности популяций животных, для исследования изменения их плотности, как правило, рассматриваются основные демографические параметры (рождаемость, смертность, миграция и др.) [3-16]. При этом трофический фактор обычно или совсем не учитывается или рассматривается только для каждого из видов в отдельности, а не в спектре межвидовой конкуренции с разной интенсивностью за одни и те же пищевые ресурсы. Однако, как известно, в природных популяциях такие конкурентные ситуации наблюдаются достаточно часто [17, 18] и, безусловно, требуют подробного натурного и модельного исследования.

Разработке и исследованию математической модели, получению ответов на некоторые из перечисленных выше вопросов и посвящено данное исследование.

Объектами для изучения были выбраны три крупных представителя класса паукообразных герпетобионтов: пестрый скорпион *Mesobuthus eupeus* (C.L.Koch, 1839), обыкновенная сольпуга *Galeodes araneoides* (Pallas, 1772), паук-тарантул *Lycosa praegrandis* (C.L.Koch, 1836), исходя из их широкого распространения, совместного обитания на семиаридных территориях, схожести сезонного и суточного ритма активности, а также возможности использования для их изучения идентичных, широко используемых в полевых условиях методов сбора материала.

## 2. Материал и методы сбора данных

Сбор фактического материала для получения базовых данных проводился в полевых и стационарных условиях на территории междуречья Пирсагат-Джейранкечмез (Гобустан, восточная часть Азербайджана). Для достижения поставленной цели решался ряд следующих задач:

1) установление относительной численности каждого из трех видов па-

укообразных традиционными методами [19,20];

2) изучение суточной активности исследуемых видов путем фиксации активных особей в разные временные интервалы;

3) изучение их спектра питания путем сбора остатков пищи в постоянных укрытиях и визуальной фиксации жертв на хелицерах хищников;

4) изучение состава фауны основных групп беспозвоночных в биотопе с использованием классических методов применяемых в энтомологии [21];

5) выяснение основных трофических связей паукообразных;

6) определение необходимых переменных для создания модели;

7) расчет коэффициентов для построения модели;

8) построение математической модели типа "хищник-жертва";

9) проверка работоспособности модели путем решения ряда тактических задач.

В представленной ниже таблице приведены основные характеристики объектов: стратегии охоты хищников и способы передвижения их жертв (табл.1).

**Таблица 1.** Краткая характеристика объектов рассматриваемого сообщества.

| **ХИЩНИКИ** | **СПОСОБ ОХОТЫ** | **ЖЕРТВЫ**<br>**СПОСОБ ПЕРЕДВИЖЕНИЯ** |
|---|---|---|
| СКОРПИОН | Ожидание в засаде в укрытии | Неподвижные<br>Ползающие<br>Ходящие |
| | Ожидание в засаде на поверхности | Ползающие<br>Ходящие |
| | Активный поиск | Ходящие<br>Бегающие |
| СОЛЬПУГА | Активный поиск | Летающие<br>Прыгающие |
| | Преследование | Ползающие<br>Бегающие |
| | Нападение | Ходящие<br>Бегающие |
| ПАУК-ТАРАНТУЛ | Нападение | Ползающие |
| | Ожидание в засаде в укрытии | Ходящие<br>Бегающие |
| | Активный поиск | Бегающие<br>Прыгающие |

Примечание. Как бы дополняя табличные данные, следует указать, что в процессе охоты хищники могут использовать все охотничьи стратегии. Но при построении модели мы намеренно упростили ситуацию, рассмотрев наиболее характерные стратегии для каждого из хищников. Разделение по способу передвижения также условно, оно характеризует основные типы жертв.

По совокупности данных полевых и стационарных наблюдений соотношение жертв в питании хищников варьировало, находясь в определенной зависимости от используемой ими охотничьей стратегии (рис. 1).

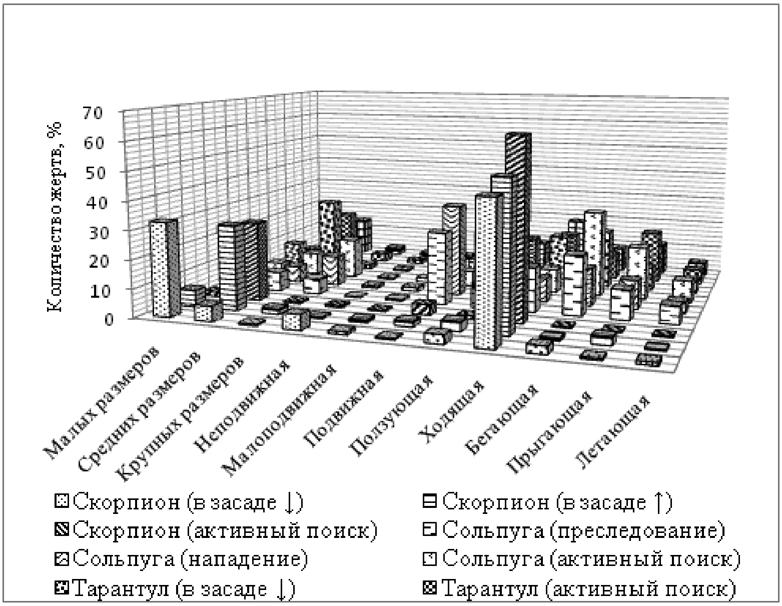


**Рис.1.** Соотношение жертв в составе добычи паукообразных при разных охотничьих стратегиях.

### 3. Построение математической модели

Цель создания математической модели заключалась в определении влияния конкурентного питания на численность трех видов паукообразных. При создании математической модели мы исходили из следующих предположений:

1) у каждого из хищников имеется потребность в объектах питания с разным способом передвижения;

2) хищники используют одну стратегию охоты;

3) все процессы – рождаемость, смертность – обладают интенсивностью, пропорциональной численности объектов;

4) вследствие напряженных пищевых взаимоотношений внутри системы, предполагается, что у хищников присутствуют качественные предпочтения в выборе пищи;

5) особенности пространственного распределения особей не учитываются;

6) модельное время условно равно одному месяцу.

Приведем принципиальную блок-схему математической модели исследуемого сообщества (рис. 2).

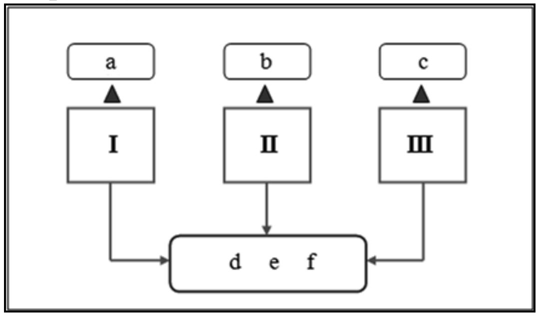


**Рис.2.** Блок-схема математической модели двухуровневых трофических связей паукообразных (хищники: I – скорпион ($x_1$), II – сольпуга ($x_2$), III – паук-тарантул ($x_3$); типы жертв по форме передвижения: a – неподвижные ($y_1$), b – летающие ($y_2$), c – прыгающие ($y_3$), d – ползающие ($y_4$), e – ходящие ($y_5$), f – бегающие ($y_6$).

Как видно из представленной на рис.2 блок-схемы, рассматриваемое сообщество, подобно любой биологической системе, обладает характерными особенностями модели "хищник–жертва" и может быть описано уравнениями Лотки [22] и Вольтерра [23]. Такие уравнения, как известно, можно использовать для моделирования систем "хищник-жертва", "паразит-хозяин", конкуренции и других видов взаимодействия между видами [17]. Таким образом, мы располагаем 3 уравнениями, описывающими изменение численности хищников, и 6 уравнениями, описывающими изменение численности жертв.

## 4. Описание модели

Рассматривается ограниченная по площади, обособленная по структуре ландшафта территория, на которой обитают две группы моделируемых объектов – "хищники" и "жертвы". При условии отсутствия объектов охоты хищники не питаются и обречены на гибель, следовательно, уравнение для численности хищников (без учета численности жертв) принимает вид

$$dy_1 / dt = -k_0^1 y_1, \quad dy_2 / dt = -k_0^2 y_2, \quad dy_3 / dt = -k_0^3 y_3, \tag{1}$$

где $k_0^i$ – коэффициент убыли $i$-го хищника, $y_i$ – величина популяции хищников, $dy_i / dt$ – скорость прироста популяции хищников.

Предполагается, что еда для жертв имеется в избытке. Тогда уравнение изменения количества жертв (без учета хищников) принимает вид

$$dx_1 / dt = A_1 x_1, \quad dx_2 / dt = A_2 x_2, \quad dx_3 / dt = A_3 x_3,$$

$$dx_4 / dt = A_4 x_4, \quad dx_5 / dt = A_5 x_5, \quad dx_6 / dt = A_6 x_6, \qquad (2)$$

где $A_j$ – скорость размножения популяции $j$-й жертвы, $x_i$ – величина популяции $j$-й жертвы, $dx_j / dt$ – скорость прироста популяции $j$-й жертвы.

При встречах хищников и жертв, частота которых прямо пропорциональна величине

$$k_j^i y_i x_j, \qquad (i{=}1{\div}3),\ (j{=}1{\div}6), \qquad (3)$$

происходит поедание жертв с коэффициентом $k_j^i$, сытые хищники способны к воспроизводству

$$k_j^i \gamma_j^i y_i x_j, \qquad (i{=}1{\div}3),\ (j{=}1{\div}6), \qquad (4)$$

где $\gamma_j^i$ – коэффициент переработки $i$-м хищником биомассы $j$-й жертвы в собственную биомассу [24].

С учетом изложенных выше механизмов (1)–(4) и конкурентных жертв система уравнений модели в общем виде будет выглядеть следующим образом:

$$dy_1 / dt = (k_1^1 \gamma_1^1 x_1 + k_2^1 \gamma_2^1 x_2 + k_3^1 \gamma_3^1 x_3 + k_4^1 \gamma_4^1 x_4 - k_0^1) y_1,$$

$$dy_2 / dt = (k_2^2 \gamma_2^2 x_2 + k_3^2 \gamma_3^2 x_3 + k_4^2 \gamma_4^2 x_4 + k_6^2 \gamma_6^2 x_6 - k_0^2) y_2,$$

$$dy_3 / dt = (k_2^3 \gamma_2^3 x_2 + k_3^3 \gamma_3^3 x_3 + k_4^3 \gamma_4^3 x_4 + k_5^3 \gamma_5^3 x_5 - k_0^3) y_3,$$

$$dx_1 / dt = (A_1 - k_1^1 y_1) x_1, \qquad dx_2 / dt = (A_2 - k_2^1 y_1 - k_2^2 y_2 - k_2^3 y_3) x_2,$$

$$dx_3 / dt = (A_3 - k_3^1 y_1 - k_3^2 y_2 - k_3^3 y_3) x_3, \qquad dx_4/dt = (A_4 - k_4^1 y_1 - k_4^2 y_2 - k_4^3 y_3) x_4,$$

$$dx_5 / dt = (A_5 - k_5^3 y_3) x_5, \qquad dx_6 / dt = (A_6 - k_6^2 y_2) x_6.$$

Базисом для подбора коэффициентов, параметров модели и начальных данных переменных стали ранее проведенные полевые, стационарные и лабораторные исследования. Значение коэффициентов $k_0^1$, $k_0^2$, $k_0^3$, а также параметров $A_1$, $A_2$, $A_3$, $A_4$, $A_5$, $A_6$ вычислялось из условия устойчивости решения модели. Таким образом, мы также могли убрать лишние возмущения, возможные при определении других коэффициентов и параметров модели. Формулы для вычисления выделенных коэффициентов и параметров будут выглядеть следующим образом:

$$\kappa_0^1 = k_1^1\gamma_1^1 x_1 + k_2^1\gamma_2^1 x_2 + k_3^1\gamma_3^1 x_3 + k_4^1\gamma_4^1 x_4,$$

$$k_0^2 = k_2^2\gamma_2^2 x_2 + k_3^2\gamma_3^2 x_3 + k_4^2\gamma_4^2 x_4 + k_6^2\gamma_6^2 x_6,$$

$$k_0^3 = k_2^3\gamma_2^3 x_2 + k_3^3\gamma_3^3 x_3 + k_4^3\gamma_4^3 x_4 + k_5^3\gamma_5^3 x_5,$$

$$A_1 = k_1^1 y_1, \quad A_2 = k_2^1 y_1 - k_2^2 y_2 - k_2^3 y_3, \quad A_3 = k_3^1 y_1 - k_3^2 y_2 - k_3^3 y_3,$$

$$A_4 = k_4^1 y_1 - k_4^2 y_2 - k_4^3 y_3, \quad A_5 = k_5^3 y_3, \quad A_6 = k_6^2 y_2.$$

При определении численных значений коэффициентов математической модели также учитывалось условие их положительности.

Надо отметить, что в созданной модели количество хищников ($i$=1÷3) и количество жертв ($j$=1÷6) было выбрано из числа характерных хищников и жертв, присущих рассматриваемому биоценозу.

Значения коэффициентов $k_j^i$, $A_j$ и параметров $\gamma_j^i$ приведены в табл.2,3.

**Таблица 2**. Значение коэффициентов $k_j^i$.

| | | 0 | Жертвы | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| Хищники | 1 | 9.34 | 0.012 | 0.043 | 0.029 | 0.017 | | 0 |
| | 2 | 27.75 | 0 | 0.065 | 0.074 | 0.077 | | 0 |
| | 3 | 13.23 | 0 | 0.038 | 0.036 | 0.034 | 0.007 | 0 |

**Таблица 3**. Значение параметров $\gamma_j^i$, $A_j$.

| | | Жертвы | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| Хищники | 1 | 0.87 | 0.87 | 0.87 | 0.87 | 0 | 0 |
| | 2 | 0 | 0.82 | 0.82 | 0.82 | 0 | 0.82 |
| | 3 | 0 | 0.85 | 0.85 | 0.85 | 0.85 | 0 |
| | A = | 0.552 | 3.415 | 2.832 | 1.275 | 0.133 | 0.099 |

Для показания качественной адекватности математической модели были взяты результаты полевых исследований, проведенных в 2012-2013 гг. на территории междуречья Пирсагат-Джейранкечмез (Гобустан, восточная часть Азербайджана).

Задав начальные данные для уравнений математической модели, соответствующие результатам 2012 года, мы естественно получаем стабильное решение модели. Поэтому задаем возмущение системе путем изменения начального значения одного из переменных. Интегрируем систему до момента установления колебательного решения и сравниваем решения двух последующих годов с результатами полевых исследований.

Качественное совпадение по динамике двух последующих лет встречалось несколько раз в независимости от условий возмущения системы, т.е. изменениям начальных данных для разных переменных.

Результаты исследований приведены на рис.3,4.

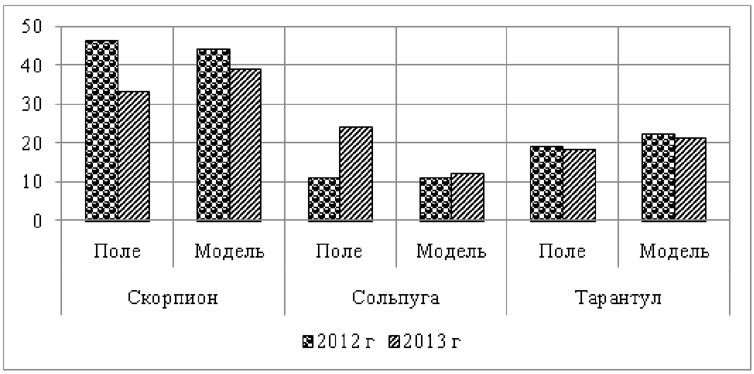


**Рис.3.** Численность хищников.

По результатам, приведённым в диаграммах (рис.2,3), можно утверждать, что математическая модель качественно адекватна её биологическому прообразу.

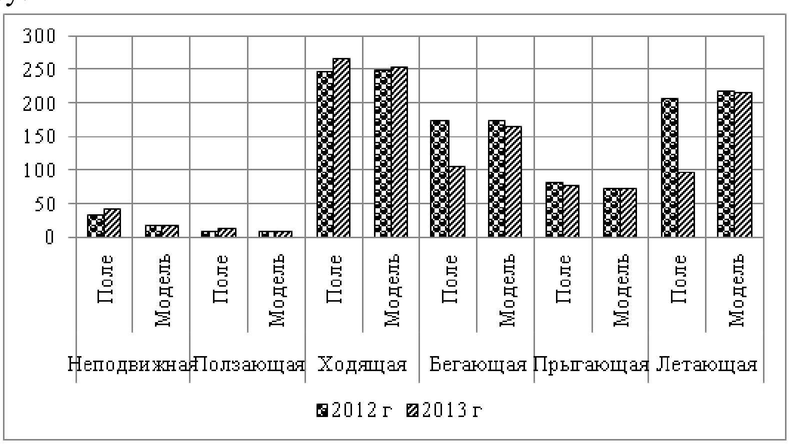


**Рис.4.** Численность жертв.

## 5. Проведение экспериментов с моделью

Для эффективного проведения вычислительных экспериментов на математической модели нами была разработана специальная программа с помощью редактора DELPHI-7, которая реализует численное решение данной модели методом Рунге-Кутты 4-го порядка с погрешностью решения не более 0.00001 [25] и создаёт интерфейс для обозрения полученных результатов.

Эксперименты на математической модели проводились с целью определения динамики численности каждого из объектов сообщества членистоногих. Для проведения исследований математическая модель запускалась с различными начальными данными (а – начальное значение плюс 30%, б – начальное значение минус 30%) переменных, причем каждый раз для отдельно взятой переменной. Все полученные решения носили колебательный характер. Для численного сравнения полученных результатов по каждой из переменных мы вычислили их среднее арифметическое за время *t.* Отметим, что при длительном интегрировании среднее арифметическое для каждой переменной восстанавливалось на уровне начальных данных до возмущения.

Значение возмущений и процентное соотношение между полученным результатом и начальным значением для каждого элемента сообщества членистоногих приведены в табл.4.

Важно отметить, что все решения модели после возмущения являются колебательными. Характерное поведение динамического решения приведено на рис.5,6.

**Таблица 4.** Соотношение между полученным результатом и начальным значением для хищников и жертв (%).

| Возмущение | Хищники | | | Жертвы | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Скорпион (Y1) | Сольпуга (Y2) | Паук-тарантул (Y3) | Неподвижные (X1) | Ползающие (X2) | Ходящие (X3) | Бегающие (X4) | Летающие (X5) | Прыгающие (X6) |
| Y1=60 | 17.39 | –9.09 | –5.26 | –6.45 | –14.29 | –2.86 | 4.02 | 1.25 | 0.97 |
| Y1=30 | –26.09 | 18.18 | 10.53 | 9.68 | 14.29 | 4.08 | –4.6 | –1.25 | –1.45 |
| Y2=15 | –4.35 | 18.18 | –5.26 | 3.23 | 0 | 0.41 | –1.72 | 0 | –0.97 |
| Y2=7 | 4.35 | –18.18 | 10.53 | –3.23 | 0 | –0.82 | 2.3 | –1.25 | 0.97 |
| Y3=25 | –4.35 | –9.09 | 26.32 | 0 | 0 | 0 | –0.57 | –1.25 | 0.48 |
| Y3=13 | 4.35 | 9.09 | –26.32 | –3.23 | 0 | 0.41 | 0.57 | 2.5 | –0.97 |
| X1=41 | 4.35 | 0 | 0 | 32.26 | 0 | –0.82 | 0.57 | 0 | 0 |
| X1=21 | –4.35 | 0 | 0 | –32.26 | 0 | 0.41 | –0.57 | 0 | 0 |
| X2=9 | 2.17 | 0 | 0 | 0 | 28.57 | –0.41 | 0 | 0 | 0 |
| X2=5 | –2.17 | 0 | 0 | 0 | –28.57 | 0.41 | 0 | 0 | 0 |
| X3=320 | 10.87 | 0 | 0 | –3.23 | –14.29 | 11.43 | –11.49 | 0 | –0.48 |
| X3=170 | –17.39 | 9.09 | –5.26 | 6.45 | 28.57 | –15.1 | 14.94 | 1.25 | 0 |
| X4=122 | 15.22 | –27.27 | –5.26 | –3.23 | 0 | 10.2 | –20.69 | 1.25 | 1.45 |
| X5=104 | –2.17 | –9.09 | 15.79 | 0 | 0 | 0 | –0.57 | 27.5 | 0.48 |
| X5=56 | 2.17 | 9.09 | –10.53 | 0 | 0 | 0 | 0.57 | –28.75 | –0.48 |
| X6=269 | –6.52 | 18.18 | –15.79 | 3.23 | 14.29 | 0.41 | –4.02 | 1.25 | 27.54 |
| X6=145 | 6.52 | –18.18 | 15.79 | –3.23 | 0 | –0.82 | 3.45 | –1.25 | –28.5 |

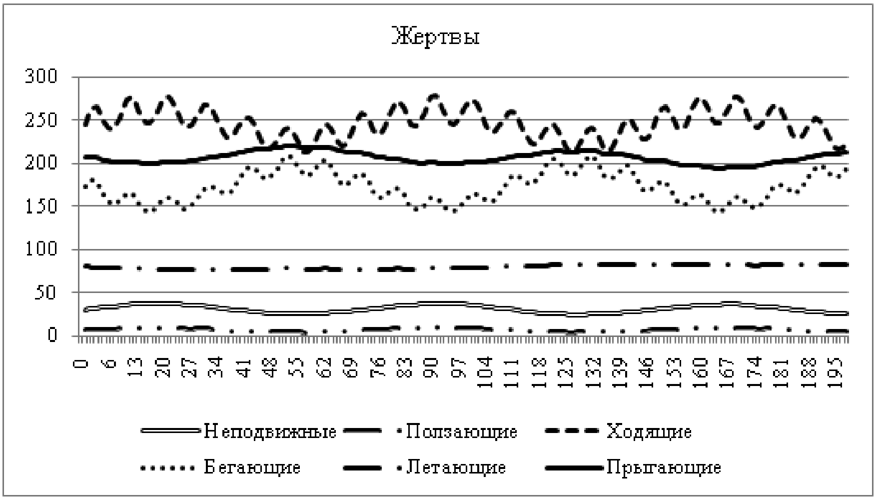


**Рис.5.** Характерная динамика изменения численности жертв.


**Рис.6.** Характерная динамика изменения численности хищников.

Установившиеся решения математической модели представляли собой аттракторы (рис.7).

## 6. Заключение

В статье рассмотрены вопросы построения и исследования математической модели для описания динамики численности паукообразных при возникновении межвидовых конкурентных отношений. Обсуждались вопросы определения переменных и коэффициентов модели. Коэффициенты определялись путем выделения характеристик, присущих модельным объектам. В качестве базовой модели использовалась система "хищник-жертва". Исследования, проведенные с помощью построенной модели, показали, что реакция системы на любое возмущение носит колебательный характер. Характер решений зависит от начального возмущения и отличается величиной амплитуды и периода колебаний.

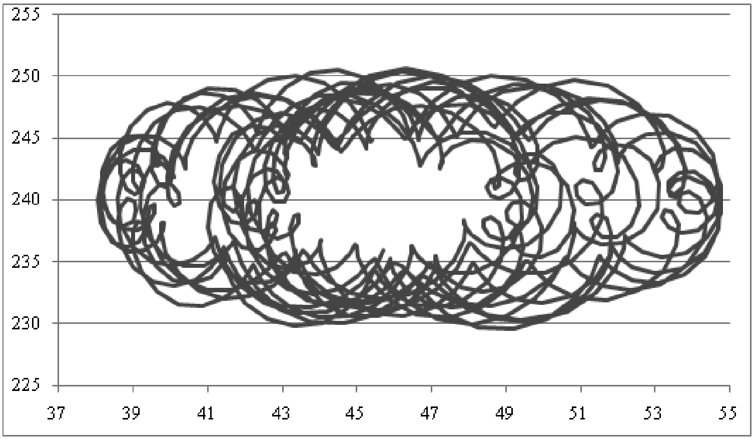


**Рис.7.** Характерный двухмерный график установившегося движения.

Установившиеся решения математической модели представляют собой аттракторы, которые характерны для биологических систем. Приведенные численные и графические результаты, полученные с использованием предложенной модели, убедительно демонстрируют, что любое изменение начальных данных оказывает влияние на динамику численности паукообразных. Предложенная модель может использоваться для прогнозирования численности герпетобионтных паукообразных в отдельно взятых семиаридных биотопах. Использование данной модели в перспективе можно существенно расширить, привлекая большее количество переменных и соответствующих коэффициентов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Д.М. Смит.* Модели в экологии. – М.: Мир, 1976, 184 с.;
*D.M. Smith.* Models in ecology. – Cambrige University Press, 1974.
2. *А.А. Шаров.* Моделирование динамики численности популяций насекомых // Итоги науки и техники. Серия "Энтомология". – М.: ВИНИТИ, 1986, т.6, с.3-115;
*A.A. Sharov.* Modelirovanie dinamiki chislennosti populiatsii nasekomykh // Itogi nauki i tekhniki. Seriia "Entomologiia". – M.: VINITI, 1986, t.6, s.3-115.
3. *А.Н. Фролов.* Динамика численности и прогноз массовых размножений вредных насекомых: исторический экскурс и пути развития. Аналитический обзор / Вестник защиты растений 4(94), 2017, с.5-21;
*A.N. Frolov.* Dinamika chislennosti i prognoz massovykh razmnozhenii vrednykh naseko-

mykh: istoricheskii ekskurs i puti razvitiia. Analiticheskii obzor / Vestnik zashchity rastenii 4(94), 2017, s.5-21.

4. *А.П. Шапиро.* Математические модели конкуренции // Управление и информация. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974, вып.10, с.5-75;
   *A.P. Shapiro*. Matematicheskie modeli konkurentsii // Upravlenie i informatsiia. Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1974, vyp.10, s.5-75.
5. *Ю.М. Свирижев, Е.Я. Елизаров.* Математическое моделирование биологических сообществ. – М.: Наука, 1972, 150 с.;
   *Yu.M. Svirizhev, E.Ya. Elizarov*. Matematicheskoe modelirovanie biologicheskikh soobshchestv. – M.: Nauka, 1972, 150 s.
6. *Г.Ю. Ризниченко.* Лекции по математическим моделям в биологии. – М.: Ижевск: Институт компьютерных исследований, НИЦ "Регулярная и хаотическая динамика", 2010, 560 с.;
   *G.Yu. Riznichenko.* Lektsii po matematicheskim modeliam v biologii. – M.: Izhevsk: Institut kompiuternykh issledovanii, NITs "Reguliarnaia i khaoticheskaia dinamika", 2010, 560 s.
7. *Ю.С. Малышев.* К вопросу об индикации конкурентных отношений между систематически и экологически близкими видами животных / Материалы II Международной конференции Современные проблемы биологической эволюции, 2014, с.345-349;
   *Yu.S. Malyshev.* K voprosu ob indikatsii konkurentnykh otnoshenii mezhdu sistematicheski i ekologicheski blizkimi vidami zhivotnykh / Materialy II Mezhdunarodnoi konferentsii Sovremennye problemy biologicheskoi evoliutsii, 2014, s.345-349.
8. *И.К. Яковлев, Ж.И. Резникова.* Межвидовые взаимодействия как арена «быстрой эволюции»: модели и перспективы исследований / Материалы II Международной конференции Современные проблемы биологической эволюции. – М.: 2014, с.54-56;
   *I.K. Yakovlev, Zh.I. Reznikova*. Mezhvidovye vzaimodeistviia kak arena «bystroi evoliutsii»: modeli i perspektivy issledovanii / Materialy II Mezhdunarodnoi konferentsii Sovremennye problemy biologicheskoi evoliutsii. – M.: 2014, s.54-56.
9. *G. Dai, M. Tang.* Coexistence Region and Global Dynamics of a Harvesting Predator – Prey Systems // SIAM J. Appl. Math., 1998, v.58, №1, p.193-210.
10. *Yu.V. Utyupin, L.V. Nedorezov.* About a continuous-discrete model of Predator-Prey system dynamics // Population Dynamics: Analysis, Modelling, 2014, Forecast 3(2), p 55-63.
11. *Ю.М. Апонин, Е.А. Апонина*. Математическая модель сообщества хищник – жертва с нижним порогом численности жертвы // Компьютерные исследования и моделирование, 2009, т.1, №1, с.51-56;
    *Yu.M. Aponin, E.A. Aponina.* Matematicheskaia model soobshchestva khishchnik – zhertva s nizhnim porogom chislennosti zhertvy // Kompiuternye issledovaniia i modelirovanie, 2009, t.1, №1, s.51-56.
12. *D.D. Murray*. Mathematical biology. – New York: Springer, 2002, 551 p.
13. *Н.А. Гасратова, М.В. Столбовая, Е.Г. Неверова, А.С. Бербер.* Математическая модель «ресурс–потребитель» // Молодой ученый, 2014, №10, с.5-13;
    *N.A. Gasratova, M.V. Stolbovaya, E.G. Neverova, A.S. Berber.* Matematicheskaia model «resurs–potrebitel» // Molodoi uchenyi, 2014, №10, c.5-13.
14. *А. Братусь, А. Новожилов, А. Платонов.* Динамические системы и модели в биологии // Litres, 2017, 400 с.;

*A. Bratus, A. Novozhilov, A. Platonov*. Dinamicheskie sistemy i modeli v biologii // Litres, 2017, 400 s.

15. *А.С. Исаев, Е.Н. Пальникова, В.Г. Суховольский, О.В. Тарасова.* Динамика численности лесных насекомых-филлофагов: модели и прогнозы. – М.: Товарищество научн. изд. КМК, 2015, 262 с.;
*A.S. Isaev, E.N. Palnikova, V.G. Sukhovolsky, O.V. Tarasova.* Dinamika chislennosti lesnykh nasekomykh-fillofagov: modeli i prognozy. – M.: Tovarishchestvo nauchn. izd. KMK, 2015, 262 s.
16. *Е.Я. Фрисман, Е.И. Скалецкая.* Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности биологических популяций // Обозрение прикладной и промышленной математики, 1994, т.1, №6, с.988-1008;
*E.Ya. Frisman, E.I. Skaletsky.* Strannye attraktory v prosteishikh modeliakh dinamiki chislennosti biologicheskikh populiatsii // Obozrenie prikladnoi i promyshlennoi matematiki, 1994, t.1, №6, s.988-1008.
17. *Ю. Одум.* Основы экологии. – М.: Мир, 1975, 740 с.;
*J. Odum.* Fundamentals of ecology. – Philadelfia: 1953, 384 p.
18. *Э. Пианка.* Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. 400 с.;
*E. Pianca.* Evolutionary ecology. – New York: Harper and Row, 1978.
19. *М.С. Гиляров*. Методы почвенно-зоологических исследований. – М.: Наука, 1975, 280 с.;
*M.S. Gilyarov.* Metody pochvenno-zoologicheskikh issledovanii. – M.: Nauka, 1975, 280 s.
20. *Ю.А. Песенко.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982, 288 с.;
*Yu.A. Pesenko.* Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniiakh. – M.: Nauka, 1982, 288 s.
21. *К.К. Фасулати.* Полевое изучение наземных беспозвоночных. – М.: Высшая школа, 1971, 424 с.;
*K.K. Fasoulati.* Polevoe izuchenie nazemnykh bespozvonochnykh. – M.: Vysshaia shkola, 1971, 424 s.
22. *A.J. Lotka.* Elements of physical biology. – Baltimore: Williams and Wilkins, 1925, 495 p.;
23. *В. Вольтерра.* Математическая теория борьбы за существование. – М.: Наука, 1976, 288 с.;
*V.Volterra*. Lecóns sur la théorie mathematique de la lutte pour la vie. P.: Gauthiers-Villars, 1931.
24. *А.Д. Базыкин.* Математическая биофизика взаимодействующих популяций. – М.: Наука, 1985, 181 с.;
*A.D. Bazykin.* Matematicheskaia biofizika vzaimodeistvuiushchikh populiatsii. – M.: Nauka, 1985, 181 s.
25. *Н.С. Бахвалов, Н.П. Жидков, Г.М. Кобельков.* Численные методы. – М.: Лаборатория Базовых Знаний, 2001. 630 с.
*N.S. Bakhvalov, N.P. Zhidkov, G.M. Kobelkov*. Chislennye metody. – M.: Laboratoriia Bazovykh Znanii, 2001. 630 s.

Поступила в редакцию 07.06.18
После доработки 07.06.18
Принята к публикации 10.09.18