

УДК: 51-76

Дискретные модели популяционной динамики: достоинства, проблемы и обоснование

А. Г. Топаж^{1,a}, А. В. Абрамова², С. Е. Толстопятов²

¹ФГБНУ «Агрофизический научно-исследовательский институт»,
Россия, 195220, г. Санкт-Петербург, Гражданский проспект, д. 14
²ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет»,
Россия, 656049, Алтайский край, г. Барнаул, проспект Ленина, д. 61

E-mail: ^aalex.topaj@gmail.com

*Получено 31 января 2016 г.,
после доработки 26 марта 2016 г.*

Работа посвящена анализу достоинств, недостатков и обоснований применимости дискретных моделей в динамике популяций. Под дискретизацией в общем смысле понимается замена непрерывных величин их дискретными аналогами, то есть сведение задачи от непрерывных к перечислимым множествам. Рассмотрены прецеденты использования временной, пространственной и структурной дискретизации в типичных задачах математической экологии и совершена попытка оценить степень адекватности и границы применимости соответствующих моделей.

Ключевые слова: дискретные модели, дискретизация, уравнение Ферхюльста, динамика популяций, математическая экология, агентный подход

Discrete Models in Population Dynamics: Advantages, Problems, and Justification

A. G. Topaj¹, A. V. Abramova², S. E. Tolstopyatov²

¹Agrophysical Research Institute, 14 Grazhdanskiy pr., Saint-Petersburg, 195220, Russia
²Altai State University, 61 Lenina pr., Barnaul, Altai region, 656049, Russia

Abstract. — This article is dedicated to applicability justification as well as advantages and disadvantages analysis of discrete models in population dynamics. Discretization is the process of transferring continuous functions, models, and equations into discrete counterparts. We consider how temporal, spatial and structural discretization can be applied for solving typical issues in mathematical ecology, and try to estimate corresponding models adequacy and applicability limitations.

Keywords: discrete models, discretization, Verhulst equation, replication dynamics, mathematical ecology, agent-based approach

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2016, vol. 8, no. 2, pp. 267–284 (Russian).

Преамбула

По первоначальной задумке эта статья должна была иметь других авторов и другую форму. Идея ее написания родилась из короткого диалога, который состоялся у меня с Александром Сергеевичем Комаровым во время кофе-брейка в кулуарах конференции «ЭкоМатМод-2013». Мы только что прослушали увлекательный доклад, посвященный всестороннему исследованию очередной дискретной модели в динамике популяций. Бифуркационные диаграммы причудливой формы, разноцветные области притяжения и устойчивости различных типов решений, колебательные и хаотические режимы, аттракторы фрактальной размерности — нам был в очередной раз продемонстрирован весь спектр сложности и красоты, открытый в свое время Александром Шапиро и Робертом Мэем при исследовании простой модели динамики популяций. И мы в очередной раз были впечатлены. Но за чашкой кофе я высказал Александру Сергеевичу давно мучавшее меня соображение об искусственности самой постановки задачи в дискретном времени. Я озвучил мысль о том, что большая часть полученных в подобных исследованиях результатов, возможно, никоим образом не отражает реальную внутреннюю природу моделируемого объекта, а является наведенным эффектом используемой математической формализации — рекуррентных уравнений. Реальные же экосистемы существуют в непрерывном физическом времени, следовательно, естественным и непротиворечивым математическим аппаратом их анализа должны быть только модели в непрерывном времени, то есть системы дифференциальных уравнений.

— А я совершенно с тобой не согласен, — парировал мои рассуждения Александр Сергеевич. — Наоборот, чем дольше я размышляю над этим вопросом, тем более мне кажется, что именно дискретные уравнения — самый правильный способ описания наших экологических моделей, особенно в репликаторной динамике. Так как объектом интереса являются популяции — принципиально дискретные, перечислимые, конечные множества экземпляров организмов, а изменения основной переменной состояния — численности — обуславливаются элементарными единичными актами рождения и смерти и происходят практически мгновенно в конкретные изолированные моменты времени.

Этот короткий разговор не выходил у меня из головы, и в следующий свой визит в Пуцино в 2014 году я предложил подготовить совместную статью, посвященную анализу достоинств и недостатков дискретных и непрерывных моделей в математической экологии. Мною было высказано пожелание оформить эту статью необычным образом — в виде печатного диспута сторонников каждого из двух подходов с последовательным изложением аргументов и контраргументов, как были построены средневековые научные трактаты. Хотя предложенная форма изложения и показалась Александру Сергеевичу несколько эксцентричной, сама идея подготовки подобной статьи принципиальных возражений у него не вызвала. В качестве затравки для раздумий он дал мне ссылки на несколько статей Фолькера Гримма, «живого классика» агентного (индивидуально-ориентированного) подхода к имитационному моделированию в экологии. В мае 2015 года на «ЭкоМатМод» нам удалось лишь мельком поговорить о перспективах этой совместной публикации, но я обещал прислать Александру Сергеевичу приблизительный план для начала работы к июню, а осенью приехать в Пуцино для более конкретного разговора. Увы, жизнь разрушила эти планы самым безжалостным образом.

Я не знаю всех тех мыслей и соображений, которые хотел высказать Александр Сергеевич в качестве защитника «дискретного» мышления в экологии. Но и мои собственные воззрения в данном вопросе претерпели за это время довольно существенную трансформацию. Настоящая статья, безусловно, не лишена субъективных оценок, хотя мы с соавторами и попытались дать максимально взвешенный анализ обоснований применимости, достоинств и недостатков дискретных моделей в динамике популяций. Безусловно, присутствие среди авторов А. С. Комарова могло бы вывести дискуссию на совершенно иной качественный уровень обсуждения. Мы рассматриваем эту работу как скромную дань его светлой памяти.

А. Г. Топаж

Введение

Любая математическая модель описывает изменение одной или нескольких характеристик изучаемого объекта (в рассматриваемом случае — экологической системы) во времени и пространстве. В общем виде ее выход представляется в виде формальной зависимости $Y = Y(X, t)$, где Y — вектор отслеживаемых характеристик (одной из которых может выступать численность популяции), X — вектор пространственных координат, t — время. По своей природе протяженность объектов в пространстве и процессов во времени представляется непрерывной физической величиной, по крайней мере пока мы не переходим на квантовый уровень описания. Природа отслеживаемых параметров исследуемой системы может быть различной; так, ясно, что численность популяции отдельных изолированных организмов может принимать только целые и неотрицательные значения, в то время как, например, общая биомасса растения или биометрические характеристики его отдельных органов выражаются вещественными числами.

В то же время для целей модельного представления изучаемого объекта ученый волен использовать любой удобный математический аппарат, отвечающий двум обязательным критериям: возможности аналитического или численного исследования получаемой формализации и адекватности модельных построений реальности. В качестве одного из таких стандартных приемов используется дискретизация — замена непрерывных величин их дискретными аналогами, то есть сведение задачи от непрерывных к перечислимым множествам. Дискретизация может применяться ко всем трем символам, входящим в записанную выше формализацию обобщенной математической модели. Переход от непрерывного к дискретному времени составляет сущность *временной дискретизации*. При этом представление системы в форме системы обыкновенных дифференциальных уравнений заменяется аппаратом разностных рекуррентных уравнений, которые описывают мгновенные переходы системы из предыдущего характерного состояния к последующему. *Пространственная дискретизация* состоит в разбиении области функционирования системы на отдельные участки, или клетки, в пределах каждой из которых состояние системы полагается однородным и неотличимым. Типичным примером использования пространственной дискретизации в экологическом моделировании служат модели динамики популяций на пространственных решетках [Frolov et al., 2015] и, в частности, клеточные автоматы, на основе которых построена придуманная Конвеем знаменитая игра «Жизнь». Наконец, дискретизация, применяемая к самой наблюдаемой характеристике Y , может быть названа *структурной дискретизацией*. Наибольшее значение в математической экологии структурная дискретизация приобретает в задачах описания популяций с неоднородной структурой, когда непрерывные распределения тех или иных свойств внутри популяции заменяются их дискретными распределениями. Примером такого подхода могут служить модели популяции с дискретной возрастной структурой, в которых исходный математический аппарат интегро-дифференциальных уравнений вырождается в стройную и всесторонне разработанную теорию матричных моделей популяционной динамики [Caswell, 2001; Логофет, Белова 1993]. Если же довести эту методологию дробления до логического конца, то элементарной группой, то есть единицей учета, оказывается отдельный изолированный организм. Таким образом, мы переходим от системно-динамической к агентной, или индивидуально-ориентированной, парадигме имитационного моделирования, когда интегральные свойства целостной системы формируются путем статистической обработки свойств большого числа составляющих ее элементарных агентов.

Удобство исследования и богатое внутреннее содержание дискретных динамических моделей в математической экологии не вызывает никакого сомнения — они в полной мере отвечают эстетическому критерию при решении вопроса о допустимости их применения в качестве инструмента научного поиска. Несколько сложнее обстоит дело с критерием адекватности. В рамках настоящей статьи нами в основном рассматриваются и анализируются аргументы в пользу использования моделей, дискретных по времени, хотя при этом «по касательной» об-

суждается методологическая основа и двух других указанных видов дискретизации. Наша задача — попытаться оценить степень адекватности и высказать соображения о границах применимости дискретных подходов в различном их сочетании при разработке динамических моделей популяционной динамики.

Дискретные по времени модели в динамике популяций

Имеющиеся в наличии длинные ряды наблюдений за реально встречающимися в природе популяциями показывают, что динамика изменения их численности может носить достаточно сложный характер. Широко известны классические примеры периодических режимов: трехлетний цикл колебаний численности леммингов [Чернявский, 1968] или 9–10 летний цикл канадской рыси [Дажо, 1975], а также нерегулярные и непрогнозируемые всплески численности насекомых. Понятно вытекающее из общенаучного принципа «бритвы Оккама» естественное желание специалистов в математической экологии предложить для объяснения подобных феноменов наиболее простую математическую трактовку или модель. Известно, однако, что в рамках простейшей возможной формализации — обыкновенного нелинейного автономного дифференциального уравнения первого порядка для численности $\dot{y} = f(y)$ — невозможно получить ни периодические, ни тем более хаотические решения ни для какого вида функции f . Так, одно из самых известных уравнений математической экологии — модель Ферхюльста — базируется на предположении о линейной зависимости рождаемости и квадратичной зависимости смертности от текущей численности популяции. Оно записывается в виде

$$\dot{y} = r y \left(1 - \frac{y}{K} \right), \quad (1)$$

а его решение представляет собой сигмоидальную (при $y(0) < K$) или вогнутую (при $y(0) > K$) кривую зависимости численности от времени, которая монотонно стремится к равновесному значению $y^* = K$ при любых начальных условиях.

Существует несколько приемов усложнения простейшего уравнения динамики численности в дифференциальной форме, позволяющих «обогащать» вид порождаемых им решений, приблизив его к наблюдаемым в реальности сложным немонотонным законам поведения.

1. Переход к неавтономному уравнению, то есть добавление времени в явном виде в закон изменения численности. Подобная модификация подкрепляется соображением о реально существующей нестационарности внешних условий, обусловленной фактором сезонности. Частным случаем неавтономной формализации может быть уравнение с запаздыванием $\dot{y}(t) = f(y(t - \tau))$, отражающее тот факт, что изменение численности в конкретный момент времени зависит от значения численности в некий более ранний момент времени, где задержка определяется, например, продолжительностью эмбрионального периода.

2. Увеличение порядка (размерности) задачи. Повышение порядка производной в единственном уравнении, или, что то же самое, переход к модели в форме системы нескольких обыкновенных дифференциальных уравнений позволяет значительно расширить класс получаемых решений. Так, уже для системы двух автономных уравнений можно получить решение в виде периодических колебаний (простейший пример — математический маятник), а для модели третьего порядка — сложные хаотические режимы. Для обоснования повышения размерности задачи выдвигаются различные соображения. Так, Львом Гинзбургом [Ginzburg, Collivan, 2004] выдвинута оригинальная теория о том, что текущая численность должна определять не текущую приспособленность популяции, но исключительно скорость изменения приспособленности, подобно тому как в классической механике приложенная сила определяет не скорость, а ускорение тела. Этот экологический аналог второго закона Ньютона назван им «материнским эффектом». Известны, однако, и менее революционные способы повысить порядок исходного уравнения. Во-первых, это упомянутая выше первая ступень структурной дискретизации, то

есть рассмотрение неоднородного состава популяции — выделение в ней нескольких возрастных или стадийных групп с записью своего уравнения динамики численности для каждой из этих групп. Во-вторых, учет взаимодействия данной популяции с факторами окружения, в частности с другими популяциями, например, переход к моделям типа «хищник–жертва». Во всех случаях мы переходим к модели в форме системы обыкновенных дифференциальных уравнений с возможностью получения достаточно богатых траекторий порождаемых ими решений.

3. Но, пожалуй, наиболее «дешевым» и впечатляющим способом получения качественно разнообразных и нетривиальных режимов временной динамики системы является временная дискретизация — отказ от дифференциальных уравнений и запись динамики системы в дискретном виде. История вопроса берет свое начало с математических работ А. Н. Шарковского [Шарковский, 1964], а популярность приложения методов бифуркационной теории в задачах математической экологии начинается с классической работы сэра Роберта Мэя [May, 1974]. Там было показано, что, казалось бы, очень простые рекуррентные уравнения популяционной динамики — дискретный аналог уравнения Ферхюльста (получивший впоследствии название логистического отображения) и дискретная модель Рикера при варьировании одного-единственного параметра — демонстрируют потрясающее богатство режимов решения. Знаменитые бифуркационные диаграммы описывают последовательный переход от вырожденных решений (вымирание популяции) к устойчивым стационарным режимам, потом к колебательным режимам с последовательным удвоением периода и, наконец, к области полностью хаотической динамики, в которой тем не менее для конкретных значений управляющего параметра также встречаются островки строго периодических решений с произвольными периодами. Эти «окна периодичности» в области «хаоса» соответствуют переходам в «порядке Шарковского» из одноименной теоремы о закономерности существования равновесий и периодических режимов для одномерного дискретного отображения [Шарковский и др., 1989]. Соответствующие модели настолько хорошо известны, досконально исследованы и изложены в литературе [Ризниченко, Рубин, 2004], что нет никакой необходимости воспроизводить здесь их детальное описание. Для полноты картины необходимо отметить, что результаты Мэя немного раньше получил сотрудник ИАПУ ДВО РАН А. П. Шапиро. Его приоритет отмечен в классическом труде академика В. И. Арнольда [Арнольд, 1990], но, к сожалению, до сих пор не получил признания в мировом масштабе.

Внутренняя красота и потрясающее богатство математического содержания канонических дискретных отображений продолжает производить неизгладимое впечатление и будоражить воображение всех, кто впервые сталкивается с данной проблемой. Кажется поистине невероятным, как настолько простые на вид уравнения могут нести в себе такое разнообразие возможностей для формы потенциальных решений. Рекуррентные уравнения популяционной динамики представляют собой исключительный по силе пример волшебного порождения сложных следствий из очень простых посылок, что, безусловно, является мощным критерием привлекательности и истинности любой научной гипотезы.

Но, отдавая должное этим уравнениям с точки зрения математической красоты, необходимо взглянуть на них с точки зрения предметной области — моделирования экологических взаимодействий и ответить на вопрос о том, насколько данная формализация или данная модель отражает реальную сущность исследуемого объекта. Действительно, не вызывает сомнения тот факт, что реальные популяции существуют и эволюционируют в непрерывно текущем физическом времени. Естественным аппаратом описания в этом случае должны служить дифференциальные уравнения. Вполне логичные и обоснованные предположения об интенсивности процессов рождаемости и смертности, влияющих на численность популяции, приводят нас, например, к репликаторному уравнению в форме Ферхюльста (1). Его решения представляют собой «неинтересную» гладкую сигмоидальную кривую, стремящуюся к устойчивому стационарному решению. В то же самое время дискретный аналог уравнения Ферхюльста — логистическое отображение

$$N_{t+1} = \hat{r} N_t \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \quad (2)$$

— обладает потенциальной способностью порождать любые «экзотические» решения при выборе соответствующего значения параметра рождаемости \hat{r} . Возникает естественное сомнение: не вытекает ли все богатство решений исключительно из выбранного «удобного» аппарата математического описания, то есть не является ли получаемое разнообразие режимов поведения моделируемого объекта просто артефактом временной дискретизации, не имеющим никакого отношения к поведению реальных природных популяций? Иными словами, требуется предоставить «законное обоснование» возможности использования рекуррентных уравнений конкретной формы для отражения динамики развития реальных популяций в реальном физическом времени. Ниже рассматриваются некоторые примеры подобных обоснований.

Прямая дискретизация. Первая и самая простая гипотеза, обосновывающая переход от непрерывных к разностным моделям, состоит в том, что последние представляют собой просто дискретизацию первых, произведенную для удобства численного интегрирования (отметим, что само именование дискретных уравнений «разностными» отражает историю их происхождения из порождающих непрерывных уравнений). Но если провести соответствующие тривиальные преобразования, например, для модели Ферхюльста, то оказывается, что получение разностной модели желаемой формы из непрерывного прототипа путем его прямой дискретизации возможно лишь при выборе строго определенных, причем специально очень грубых, схем численного интегрирования. Собственно говоря, эту мысль можно выразить и короче: если мы рассматриваем в качестве истинной некую исходную модель и можем доказать, что численный метод ее решения дает качественные результаты, которые не могут быть обусловлены внутренней сущностью оригинала, значит, эти результаты должны быть однозначно интерпретированы и отвергнуты как наведенный эффект неудачной алгоритмизации.

Временная локализация демографических процессов. В ряде работ [Wilson, 1998] можно найти утверждение о том, что дискретная форма описания динамики популяций отвечает внутренней сущности процесса воспроизводства, так как для большого количества видов характерна четко выраженная локализация во времени этапа размножения. Действительно, факт наличия краткосрочного брачного периода может быть с определенными допущениями отражен в модели в виде периодических дискретных возмущений, скачкообразно изменяющих численность рассматриваемой популяции. Представляется, однако, что и это не является достаточным основанием перехода к чисто разностным уравнениям. Даже если принять возможность описания рождаемости как разового акта, то смертность особей, во всяком случае, остается процессом пусть неравномерно, но непрерывно «размазанным» по числовой оси. Между тем нетрудно показать, что введение в простую непрерывную и автономную модель постоянной смертности периодических мгновенных «вспышек» рождаемости не в состоянии привести к желаемым эквивалентным разностным уравнениям, имеющим богатый спектр решений. Действительно, возьмем за основу формальный вид уравнения в непрерывной постановке:

$$\dot{y} = B(y,t) - D(y,t), \quad (3)$$

где $B(y,t)$ и $D(y,t)$ — функции рождаемости и смертности соответственно. Предположение о дискретном характере процесса рождаемости позволяет записать соответствующую функцию в виде

$$B(y,t) = r y(t-0) \delta(t-t_k), \quad k = 1, \dots, N,$$

где t_k — последовательные моменты размножения, δ — дельта-функция. Тогда для любого наперед выбранного закона смертности в автономной форме действительно можно свести непрерывную постановку к разностному уравнению, рассматривая динамику численности как дискретный ряд последовательных значений в реперных временных отметках сразу после акта размножения. В общем виде соответствующее разностное уравнение будет записываться как

$$y_{t+1} = (1+r) \left(\int_0^T -D(y) dt + y_t \right), \quad (4)$$

где T — интервал времени между моментами размножения. Приняв в качестве закона смертности линейную зависимость от численности $D = b y(t)$ (отсутствие конкуренции за ресурсы), ожидаемо получаем линейное рекуррентное соотношение для расчета динамики численности популяции в дискретном времени:

$$y_{t+1} = (1 + r) e^{-bT} y_t,$$

где b — удельная интенсивность смертности. Для квадратичной зависимости численности от смертности $D(y) = \frac{y^2}{K}$ выражение (4) будет записываться в виде

$$y_{t+1} = (1 + r) \frac{K y_t}{K + T y_t}, \tag{5}$$

который опять-таки совершенно отличается от «желательных» разностных уравнений. Действительно, исследование соотношения (7) показывает, что порождаемые им решения сводятся к «банальной» монотонной стабилизации численности популяции при любых значениях входящих в него параметров (рис. 1).

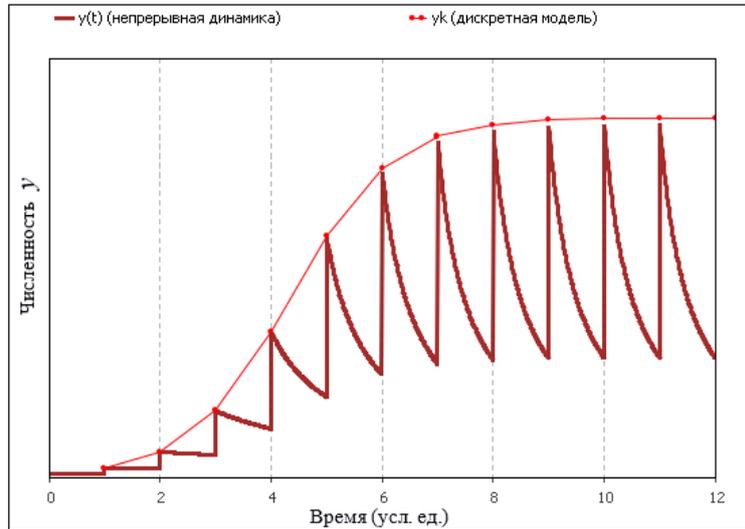


Рис. 1. Динамика численности в непрерывной модели с дискретной рождаемостью и квадратичной смертностью

Можно даже поставить обратную задачу, то есть попытаться найти такой вид функции смертности $D(y)$, чтобы получить после преобразований выражения (3) желаемые немонотонные рекуррентные уравнения, например стандартное логистическое отображение. Эту задачу решить оказывается весьма непросто и, более того, в работе [Gyllenberg et al., 1997] показано, что для любых моделей с неструктурированной конкуренцией получение классических рекуррентных моделей из гибридной непрерывно-дискретной постановки, то есть вышеизложенным способом, принципиально невозможно. Единственный выход — это опять-таки искусственное повышение порядка, то есть либо структурирование популяции по возрастам, либо введение в рассмотрение дополнительной динамической переменной, например, переменного ресурса, как это сделано в [Gamarra, Solé, 2002].

При этом, конечно, достичь желаемого результата оказывается проще простого, если заложить требующуюся нелинейность не в уравнение для непрерывной смертности, а в формулу для мгновенной рождаемости. Достаточно принять, что в «точке репродукции» численность популяции возрастает не пропорционально накопленной к тому времени величине, а как-то не-

линейно зависит от нее (иными словами, удельная плодовитость зависит от текущей численности), и мы сразу можем получить искомые уравнения в явном виде. Плотностная регуляция рождаемости действительно имеет место в природе, что находит отражение во многих моделях [Фрисман и др., 2010]. Тем не менее стандартным объяснением отклонения от линейности непрерывного уравнения для динамики численности служат обычно соображения о давлении конкуренции, которая для перенаселенных популяций увеличивает интенсивность смертности, а не уменьшает удельную интенсивность репродукции. В частности, квадратичная зависимость смертности от численности в модели Ферхюльста абсолютно логично обосновывается как частота парных взаимодействий индивидуумов в процессе конкуренции за общий ограниченный ресурс.

Неперекрывающиеся поколения. Еще в оригинальной статье Роберта Мэя отмечалось, что идеальный объект, для описания которого однозначно могут быть привлечены разностные уравнения, — это популяция с неперекрывающимися поколениями. К биологическим видам с такими популяциями относится большинство насекомых, взрослые формы которых существуют в течение короткого летнего периода, а родительские особи никогда не сосуществуют вместе со своими потомками. Серьезными претендентами на звание чемпионов по «неперекрываемости» являются периодические цикады рода *Magicicada*, у которых каждая особь проводит в состоянии личинки, в зависимости от конкретного вида, 13 или 17 лет перед этапом взрослой половозрелой жизни, продолжающимся всего несколько недель [Докинз, 2015]. Менее экзотические и гораздо более привычные представители биологического вида с неперекрывающимися популяциями — все однолетние растения. Общим свойством динамики развития таких организмов является наличие в жизненном цикле периода «зимней спячки», когда предыдущее поколение взрослых особей уже вымерло, а последующее поколение существует в виде спор, личинок или семян, то есть вне активной фазы жизнедеятельности. Если оставаться в рамках постановки задачи в непрерывном времени, то для учета периодической смены неперекрывающихся поколений следует записать обобщенное уравнение для численности (3) в неавтономной форме, где динамика численности в латентные периоды отличается от динамики численности в периоды активного роста, развития и репродукции. Например, вполне допустимым приближением кажется допущение о том, что численность популяции в межвегетационные периоды остается постоянной.

В большинстве книг и учебников по математической экологии переход от факта неперекрываемости поколений к логичности описания численности в дискретном времени (рекуррентным уравнениям) подается как нечто само собой разумеющееся и не требующее обоснования. Постулируется, что поскольку в жизненном цикле наблюдаемой популяции присутствует внешняя периодичность качественной смены режимов, то для адекватного моделирования ее численности достаточно выбрать одну характерную точку (например, момент возобновления активной фазы роста) и записать уравнение динамики роста в виде простой рекуррентной зависимости численности в последующей такой точке от численности в предыдущей. Безусловно, это удобная и допустимая формализация, однако впрямую ниоткуда не следует, что форма соответствующих разностных уравнений (зависимость от численности дискретных приращений за поколение вследствие рождаемости и убываний вследствие смертности) будет в точности совпадать с формой гипотетических порождающих уравнений в непрерывной постановке.

С целью заполнения указанной лакуны в логическом построении дискретной модели следует последовательно записать уравнения для численности в дифференциальной форме с учетом нестационарности, проинтегрировать их на промежутках жизненного цикла двух соседних поколений и получить искомые разностные формализации в явном виде. Такие вычисления для обоснования дискретной модели Ферхюльста были произведены в работе [Jensen, 1994]. В построенной автором модели рассматривается непрерывная динамика родительского (*spawners*) и дочернего (*recruits*) поколений в течение двух последовательных этапов ростовой активности с длительностью g , разделенных произвольным временным промежутком «спячки». Удельная смертность родителей и потомков рассчитывалась как линейная функция от численности с одинаковым коэффициентом пропорциональности Z . Приращение потомков, то есть удель-

ная рождаемость предков, описывалось квадратичной зависимостью от текущей численности родителей. Дополнительно выдвигалось здоровое допущение о том, что репродуктивный период для особей очередного поколения наступает лишь по достижении ими необходимого возраста половой зрелости p (см. рис. 2). Тогда уравнения для численности родителей (S) и потенциальных потомков (R) в родительском поколении имеют вид:

$$\frac{dR}{d\tau} = \begin{cases} 0, & \tau < p, \\ aS - \frac{aS^2}{R_m} - ZR, & p \leq \tau \leq g, \end{cases} \quad (6)$$

$$\frac{dS}{d\tau} = -ZS, \quad 0 \leq \tau \leq g. \quad (7)$$

Теперь, положив начальное число предков в следующем поколении $S_{t+1}(0)$ равным финальному значению числа потенциальных потомков в предшествующем поколении $R_t(g)$ и приняв в качестве характерной реперной точки фиксации численности конец периода активного роста поколения, можно выразить аналитически разностное уравнение для описания последовательных «срезов» численности последовательных поколений в виде

$$R_t = a(g e^{-Zg} - p e^{-Zp}) R_{t-1} + \frac{a(e^{-2Zg} - e^{-2Zp})}{Z R_m} R_{t-1}^2, \quad (8)$$

что с точностью до обозначений совпадает с канонической формой дискретного отображения Ферхюльста (2).

К предложенной Йенсеном объясняющей модели можно высказать несколько замечаний разной степени значимости. Например, не совсем понятно, что происходит в момент завершения времени жизни очередного поколения с «недовымершими» родительскими особями. Но самое серьезное сомнение вызывает допущение о том, что ограниченная емкость экологической ниши, то есть нелинейность, вызываемая конкуренцией за ресурсы, учитывается в этой модели опять-таки через уменьшение рождаемости, но не через увеличение смертности.

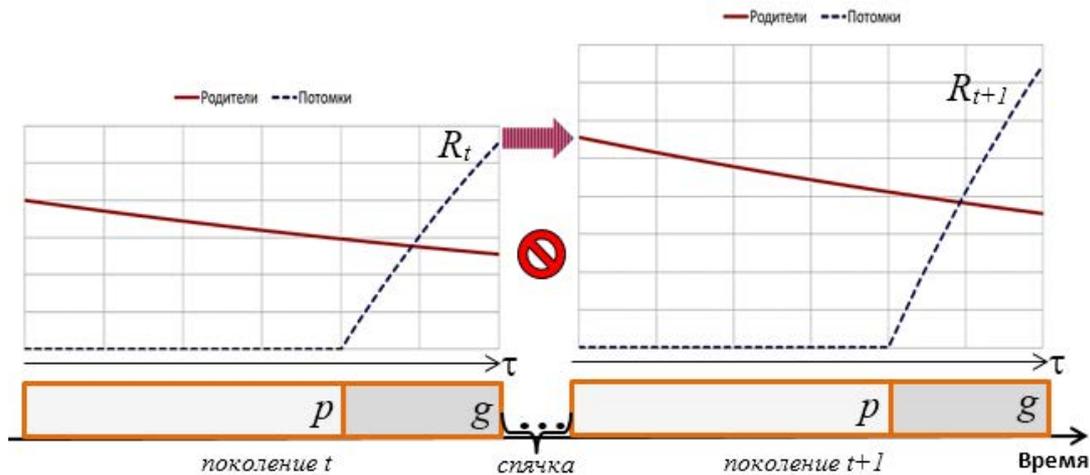


Рис. 2. Развертка во времени модели Йенсена с неперекрывающимися поколениями

Мы модифицировали модель Йенсена, «перенесли» в ней пресс конкуренции с ограничения потенциальных темпов воспроизводства на процесс вымирания. При этом логично предположить, что конкуренция за ресурсы в текущем репродуктивном сезоне гораздо значительнее сказывается на выживаемости взрослых особей, нежели порождаемых ими будущих потомков (спор, личинок, семян и т. д.) С учетом сделанных предположений уравнения (6), (7) трансфор-

мируются к виду

$$\frac{dR}{d\tau} = \begin{cases} 0, & \tau < p, \\ aS, & p \leq \tau \leq g, \end{cases} \quad (9)$$

$$\frac{dS}{d\tau} = -\frac{a}{R_m} S^2, \quad 0 \leq \tau \leq g. \quad (10)$$

По сути, эта запись представляет собой стандартную модель Ферхюльста, где рождаемость и смертность разделены между двумя последующими поколениями популяции (умирают родители, а рождаются потомки). Если произвести все необходимые преобразования (найти аналитическое решение уравнения (10), подставить полученное выражение в (9) и проинтегрировать его на интервале репродуктивного роста) $\tau \in [p; g]$, то оказывается, что порождаемое данной формализацией разностное уравнение будет иметь следующий вид:

$$y_t = \ln \left(\frac{1 + r y_{t-1}}{1 + \gamma r y_{t-1}} \right), \quad (11)$$

где $y = \frac{R}{R_m}$ — нормированная численность популяции, $\gamma = \frac{p}{g}$ — относительная продолжительность репродуктивного периода, $r = a g$.

Дополнительно можно рассмотреть вариант с отличной от нуля смертностью потомков в родительском поколении. Тогда, сделав предположение о том, что удельная интенсивность смертности новообразованных личинок пропорциональна текущей численности взрослых особей, уравнение (9) можно записать в виде

$$\frac{dR}{d\tau} = \begin{cases} 0, & \tau < p, \\ aS - \frac{aR}{R_m} S, & p \leq \tau \leq g. \end{cases} \quad (12)$$

В этом случае разностное уравнение, порожаемое исходной системой дифференциальных уравнений после проведения всех операций аналитического интегрирования, приобретает еще более простую форму:

$$y_t = (1 - \gamma) \frac{r y_{t-1}}{1 + r y_{t-1}}, \quad (13)$$

в обозначениях, совпадающих с (11).

Нетрудно заметить, что обе полученные рекуррентные формулы (11) и (13) не имеют ничего общего с дискретным отображением Ферхюльста и, что наиболее обидно, не обладают и малой долей присущего ему внутреннего богатства в спектре возможных решений. Действительно, варьируя значения определяющего параметра эффективной приспособленности r или параметра относительной продолжительности репродукции γ , нам не удастся получить ничего, кроме вырождения популяции или монотонного стремления численности к стационарной величине. Последнее объясняется тем простым фактом, что полученные в правой части выражения — строго монотонные функции, в отличие от унимодальных зависимостей в «содержательных» дискретных моделях.

Модели популяции с дискретным временем и дискретной структурой

Реальные популяции всегда состоят из конечного и ограниченного числа отдельных индивидуальных организмов. Все наблюдаемые колебания численности, как некой интегральной характеристики, обуславливаются элементарными актами смерти или рождения конкретных особей. По-

этому логичной и перспективной выглядит идея получить законы изменения целостной системы путем статистического усреднения динамических значений параметров состояния или поведения составляющих ее частей. Иными словами, естественным путем перейти с микро- на макроуровень описания, подобно тому, как это делается в классической термодинамике. В частности, этот прием часто используется и для вывода дискретных по времени моделей популяционной динамики, то есть не вызывающий сомнения факт наличия структурной дискретности реального объекта применяется для обоснования временной дискретизации его математической модели. Причем здесь можно выделить два подхода. Первый состоит в том, что соответствующие умозаключения делаются полностью аналитически: из вероятностного описания законов жизнедеятельности отдельного организма записывается динамическое уравнение для выбранных интегральных характеристик их генеральной совокупности. Так, в работе [Challenger et al., 2014] динамика численности популяции, состоящей из большого количества агентов с простым вероятностным поведением, описывается уравнением Колмогорова–Чепмена для одномерной марковской цепи, что позволяет получить в явном виде выражение, совпадающее с дискретным преобразованием Ферхюльста.

Альтернативный метод исследования связан с построением не качественных, а имитационных моделей, допускающих, как правило, не полное аналитическое, а лишь численное исследование в рамках специально спланированных компьютерных экспериментов. Парадигма имитационного моделирования, заключающаяся в том, что поведение целостной сложной системы имитируется как проявление совокупности поведений составляющих ее и взаимодействующих между собой отдельных элементарных активных сущностей, носит название агентного, или индивидуально-ориентированного, подхода. В последнее время развитие вычислительных мощностей и специализированного программного обеспечения (высокоуровневых сред имитационного моделирования) привело к тому, что агентный подход стал все шире использоваться для модельного исследования самых разных задач математической экологии, вытесняя традиционные методы системной динамики [Grimm, 2005; Railsback, Grimm, 2012]. С гносеологической точки зрения системно-динамические модели отвечают дедуктивному (проектирование сверху вниз), а агентные модели — индуктивному (проектирование снизу вверх) методу познания действительности [Swinerd, McNaught, 2012].

Несколько модификаций индивидуально-ориентированной модели для популяции с перекрывающимися поколениями предложено и проанализировано (как аналитически, так и численно) в работе [Gibson, Wilson, 2013]. В качестве объекта исследования выбиралась популяция условных однолетних растений, где влияние плотно-зависимой конкуренции между особями рассматривалось с точки зрения процесса рассеивания семян в ограниченной области распространения. Авторами было сделано допущение, что среда развития модельной популяции представляет собой совокупность пространственных ячеек, каждая из которых в течение одного временного шага модели (поколения или сезона вегетации) может содержать максимум одно взрослое растение. Тогда в качестве эффективного показателя мощности популяции на очередном шаге принимается доля занятых ячеек. Процесс репродукции популяции (производство и рассеивания семян) подчиняется следующим допущениям:

- а) каждое взрослое растение в среднем производит r семян (потенциальных потомков в следующем поколении);
- б) семена рассеиваются в среде обитания случайным равномерным образом, так что для каждого семени вероятность упасть в любую ячейку среды считается одинаковой;
- в) семена, попавшие в ячейку с взрослым растением, не прорастают, так что ячейка, «занятая» в поколении t , гарантированно окажется «пустой» в поколении $t + 1$;
- г) независимо от количества семян, попавших при рассеивании в «пустую» ячейку, она считается «заполненной» одним-единственным растением в следующем поколении.

С учетом сделанных предположений можно записать теоретическое рекуррентное уравнение для динамики доли занятых ячеек. Действительно, вероятность того, что в конкретную ячейку попадет хотя бы одно из произведенных на текущем шаге семян, может быть записана в виде

$$p = 1 - \left(1 - \frac{1}{N}\right)^{rm, N} \approx 1 - e^{-rm},$$

при условии стремления общего числа ячеек N к бесконечности. Тогда среднее количество «заполненных» ячеек в следующем поколении запишется как

$$m_t = (1 - m_{t-1})(1 - e^{-r m_t}). \quad (14)$$

Рекуррентное выражение (14) содержит в правой части унимодальную функцию. Более того, если разложить экспоненту в ряд Тейлора до величин первого порядка малости, уравнение (14) приводится к форме канонической дискретной модели Ферхюльста–Пирла. Это свидетельствует о том, что в спектре порождаемых им решений могут присутствовать периодические и/или хаотические режимы. Действительно, авторами работы представлены полученные в ходе численных экспериментов бифуркационные диаграммы, демонстрирующие факт перехода к периодическим колебаниям численности при превышении параметром r критического значения, а также исследованы эффекты влияния «естественной» и «привнесенной» демографической стохастичности на устойчивость соответствующих динамических режимов.

На наш взгляд, серьезной натяжкой в модели Гибсона–Уилсона является рассмотрение модели на дискретной пространственной решетке, то есть замена естественного представления о пространственно-локализованном индивидуальном организме умозрительным понятием о «биологически активной ячейке среды». По сути, такая модель содержит в себе элементы всех трех типов дискретизации — временной, пространственной и структурной, что представляет собой уже некоторый перебор. Мы попытались модифицировать эту постановку, отказавшись от пространственной дискретизации и реализовав соответствующую агентную модель в среде имитационного моделирования AnyLogic, функциональность которой поддерживает описание поведения элементарных агентов в непрерывном пространстве произвольной топологии. При таком подходе численность популяции описывается естественным образом, как число агентов на каждом дискретном временном шаге, а описанные выше логические правила репродукции b , c и d переформулируются следующим образом:

b) семена случайным равномерным образом рассеиваются во всем выбранном ареале обитания (для исключения краевых эффектов помимо наиболее естественной прямоугольной формы ареала в модели рассматривалась также поверхность, замкнутая на тор);

c) семена, попавшие в «область влияния» взрослого растения, не прорастают; под «областью влияния» понимается круг установленного радиуса с центром в точке локализации;

d) все семена, оказавшиеся вне «областей влияния» родительских растений, прорастают независимо от взаимного расположения других семян (иными словами, рассматривается только конкуренция семян с взрослыми растениями прошлого поколения, но не конкуренция проростков в следующем поколении между собой).

Теоретически ожидаемый вид эволюционного оператора в данном случае может быть выведен из следующих тривиальных соображений. Если количество взрослых растений текущего поколения обозначить через N_t , то среднее количество произведенных ими семян будет составлять rN_t . Вероятность прорастания каждого единичного семени при условии статистической независимости взаимного расположения взрослых растений по аналогии с исходной моделью может быть рассчитана по формуле полной вероятности:

$$p = \left(1 - \frac{S}{S_\Sigma}\right)^{N_t}, \quad (15)$$

где S — площадь области влияния единичного растения, S_Σ — общая площадь среды. Тогда среднее количество выживших проростков в следующем поколении может быть оценено как

$$N_t = r N_{t-1} \left(1 - \frac{S}{S_\Sigma}\right)^{N_{t-1}}. \quad (16)$$

Выражение в правой части уравнения (16) представляет собой унимодальную функцию, которая при разложении в ряд Тейлора до величин первого порядка малости совпадает с дискретным логистическим отображением. Поэтому разумно было бы ожидать, что в численных экспериментах с порождающей агентной моделью удастся «поймать» все нетривиальные режимы динамики численности, характерные для разностных уравнений этого вида. Это предположение, однако, оказывается обманчивым, и численные эксперименты с построенной простейшей агентной моделью демонстрируют следующие результаты.

1. При $r = 1$ наблюдается неизбежное вырождение популяции. Это легко объяснимо, так как в этом случае количество потомков в принципе не может превышать число предков и численность популяции может только снижаться.

2. При $r = 2$ число особей в популяции демонстрирует колебания вокруг некоего наиболее вероятного значения, конфигурации распределения растений по ареалу обитания на конкретных шагах расчета имеют произвольную форму, вырождения популяции не наблюдается (рис. 3). Вопрос о том, является ли наблюдаемый хаотический с виду режим неотъемлемым внутренним свойством динамики изучаемой системы или представляет собой наложение «демографического шума», вызванного стохастическим характером модели, на регулярные периодические колебания или на стационарное установившееся значение, остается открытым и требует дальнейшего исследования.

3. Но наиболее неожиданные результаты наблюдаются для случаев $r > 2$. При этом, вопреки первоначальным ожиданиям, модельная численность популяции демонстрирует режим неограниченного квазиэкспоненциального роста. Этот эффект объясняется при рассмотрении конфигураций распределения модельных растений на последующих шагах процедуры расчета (рис. 4). Дело в том, что моделируемая популяция достаточно быстро «находит», видимо, наилучшую из возможных «стратегию» рассеивания семян в рамках заданных ограничений. Эта «стратегия» заключается в «кластеризации» всех взрослых растений одного поколения в одной или нескольких изолированных зонах, занимающих в общей сложности ровно половину допустимого ареала произрастания. Тогда в ходе рассеивания семян в среднем половина из них попадает на «плотно заселенный» участок и, соответственно, погибает, зато вторая половина оказывается на свободном пространстве, где ничто не мешает их прорастанию. Таким образом, все взрослые растения следующего поколения локализируются в «белых пятнах» предыдущего поколения и процесс распределения их семян происходит в зеркальном отражении. В результате устойчивая пространственная конфигурация воспроизводится каждые два поколения, а общее число взрослых растений неограниченно возрастает с показателем геометрической прогрессии, равным $r/2$. Какие именно формы «выберет» модель в качестве зеркальных устойчивых конфигураций, заранее предсказать невозможно (в приведенном примере они представляют собой односвязные области, но при других прогонах можно получить конфигурации, состоящие из нескольких изолированных зон), но принципиальная картина остается неизменной: для любого начального распределения растений система поразительно быстро «отыскивает» стратегию кластеризации, позволяющую максимизировать темпы удельного роста.

Полученный при больших значениях r неожиданный эффект «самонастройки» системы на оптимальную стратегию развития, связанную с образованием устойчивых кластеров пространственной локализации растений в последовательных поколениях, объясняет, почему при этом оказывается неверной теоретическая дискретная модель (16). Дело в том, что в данном случае совершенно не выполняется принятое при выводе формулы (15) предположение о независимости фактов попадания/непопадания конкретного семени в «области влияния» различных взрослых растений. Также понятно, что подобное «нефизичное» поведение модели вытекает из сделанного допущения об отсутствии взаимной конкуренции между семенами/проростками. Для приближения нашей модели к реальности мы ввели в нее дополнительное условие прорастания семян, отвечающее наличию конкуренции между проростками. А именно, полагается, что наряду с «областью влияния» взрослого растения существует аналогичная, но меньшая по радиусу «область влияния» проростка и семя не может прорасти, если оно оказалось рассеяно на недопустимо близком расстоянии от ранее рассеянного семени.

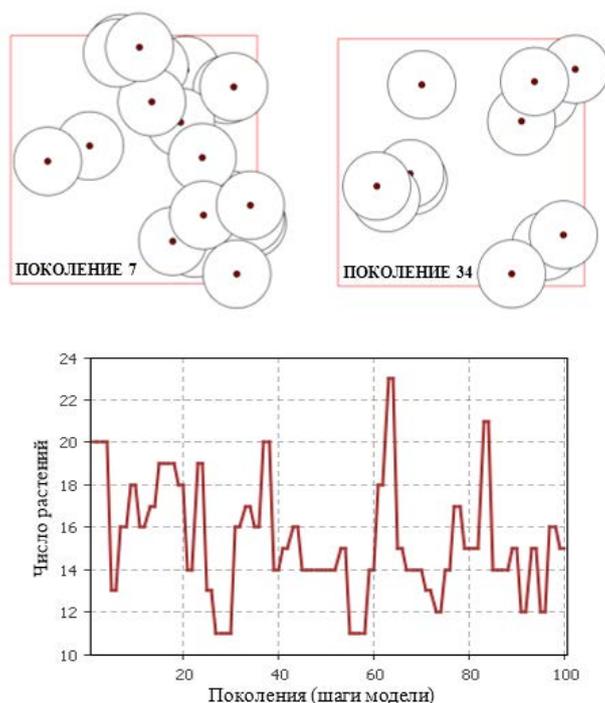


Рис. 3. Последовательные пространственные конфигурации и динамика численности для плотностно-зависимой модели однолетних растений ($r = 2$)

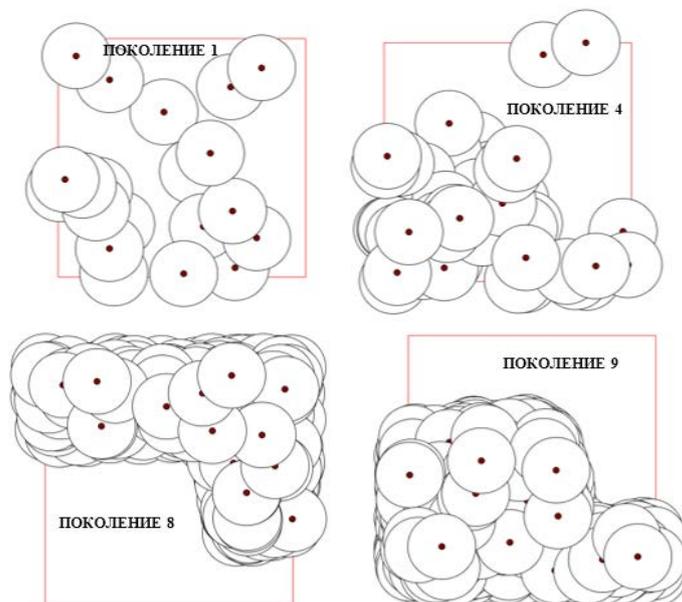


Рис. 4. Последовательные пространственные конфигурации для плотностно-зависимой модели однолетних растений ($r = 3$)

Вывести для модели с этими дополнительными допущениями строгое аналитическое выражение рекуррентного пересчета средних значений численности для двух последовательных поколений в этом случае уже довольно непросто, так как вероятности попадания или непадания отдельного семени в «зоны влияния» разных взрослых растений и проростков нельзя считать независимыми событиями. Компьютерные эксперименты с соответствующим образом измененной агентной имитационной моделью дают следующие качественные результаты (рис. 5).

Введение плотностно-зависимой конкуренции между проростками позволяет исключить эффект неограниченного роста численности популяции. Однако для превышающих равновесное значение ($r = 2$) величин эффективной приспособленности сохраняется эффект кластеризации взрослых растений в каждом конкретном поколении с зеркальным отображением этой устойчивой конфигурации на конфигурацию в следующем поколении. Видимо, эта стратегия по-прежнему остается оптимальной в смысле максимизации средней численности популяции на больших временах ее существования. Кривые динамики численности популяции имеют своеобразную форму, в которой наряду с наличием стохастического «демографического шума» прослеживаются низкочастотные колебания, вызванные, возможно, переходами от одной формы устойчивых конфигураций к другой. Во всяком случае, представленные результаты позволяют убедиться в безусловной потенциальной пользе исследования агентных имитационных моделей, полученных в ходе структурной дискретизации модельной системы. Они, с одной стороны, действительно позволяют «поймать» характерные для классических разностных моделей нетривиальные режимы поведения, а с другой — зачастую способны демонстрировать неожиданные эффекты, которые не удавалось отразить при аналитическом рассмотрении проблемы.

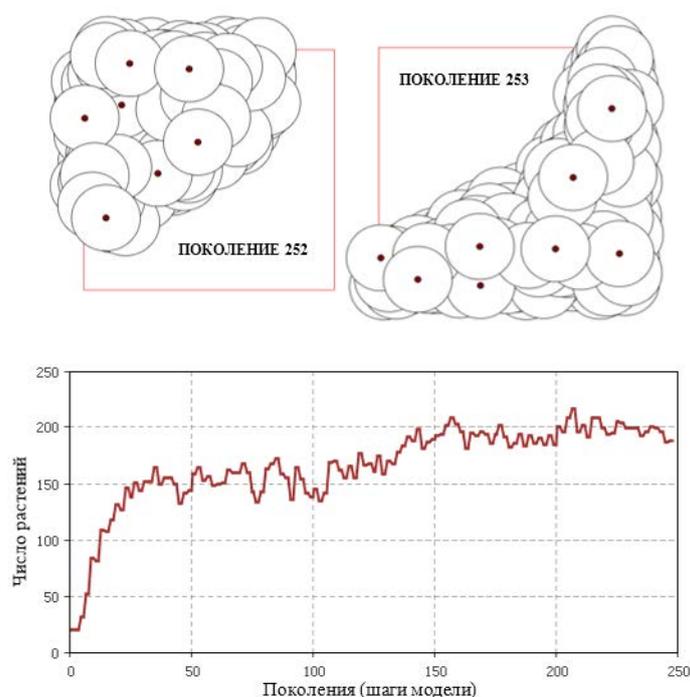


Рис. 5. Последовательные устойчивые конфигурации и кривая динамики численности для плотностно-зависимой модели однолетних растений с конкуренцией проростков ($r = 4$, отношение радиуса «областей влияния» проростков и взрослых растений 1:5)

Заключение

Возвращаясь к озвученной во введении классификации дискретных математических моделей экологических процессов, необходимо подчеркнуть принципиальное отличие структурной от временной и пространственной дискретизаций. Последние зачастую представляют собой искусственный технический прием, использующийся исследователем при математической формализации или алгоритмизации модели. Напротив, дискретность структуры — естественное и неотъемлемое свойство реального изучаемого объекта. Безусловно, индивидуально-ориентированный подход к описанию моделей биологических сообществ имеет ряд специфических ог-

раничений и слабых мест. Прежде всего, здесь следует отметить существенные требования к мощности вычислительных ресурсов. Кроме того, он неразрывно связан с идеологией исключительно имитационного моделирования, и, как правило, в его рамках невозможно построение и исследование аналитических или качественных моделей. Вместе с тем очевидны и несомненные преимущества, присущие данной методологии моделирования:

- возможность учета структурной неоднородности имитируемого объекта-агрегата, то есть различий в параметрах и поведении индивидуальных агентов;
- перспективы получения нетривиального и сложного поведения комплексной системы из простых и естественных правил функционирования составляющих ее элементарных частей (эмерджентный эффект);
- естественный учет вероятностной природы макропараметров, то есть стохастического характера порождающих процессов («демографические флуктуации»);
- описание внутриволюционных отношений: взаимовлияния и взаимодействия агентов во времени и пространстве;
- потенциальный переход от строго причинно-следственного описания к моделированию активного (адаптивного) поведения «целеустремленных» агентов в моделях телеономической направленности [Абрамова и др., 2015];
- отказ от неестественного представления параметров численности дискретных множеств индивидуальных организмов в терминах непрерывных вещественных величин.

Последнее соображение диктуется отнюдь не только научным пуризмом и нежеланием получать результаты вида «два землекопа и две трети», что неизбежно при традиционном системно-динамическом подходе. Вопрос стоит гораздо острее. Во-первых, моделирование динамики популяций как дискретных множеств позволяет ставить и решать вопрос нахождения потенциальных рисков или вероятностей полного физического вырождения в тех задачах, где непрерывная постановка всегда обеспечивает существование ненулевых положительных решений. Во-вторых, в работе [Medvinsky et al., 2013] показано, что даже простой переход к целочисленной постановке для классических разностных уравнений Ферхюльста и Рикера может оказывать весьма существенное влияние на характер и форму траекторий развития системы. Особенно это проявляется в области существования хаотических режимов динамики, где условие целочисленности решений существенно понижает «степень хаотичности» и вносит явный регуляризующий эффект.

Переключаясь на цели настоящей работы тезис о «естественности» структурной дискретизации и соображения о мощности и востребованности современных инструментов агентного моделирования, мы берем на себя смелость сформулировать точку зрения на роль дискретизаций разного рода в области математической экологии. Нам представляется, что *структурная дискретизация математической модели динамики численности популяции должна предшествовать ее временной дискретизации и, более того, служить обоснованием ее принципиальной допустимости.*

Выше были рассмотрены примеры агентно-ориентированных моделей гипотетических однолетних растений, приводящие к нетривиальным режимам динамики численности исследуемых популяций. Следует, однако, заметить, что внутренняя модель поведения каждого отдельного организма в данном случае также записывалась в дискретном времени, исходя из гипотезы о неперекрываемости поколений. Но не существует никаких принципиальных ограничений для того, чтобы попытаться получить схожую картину для более приближенных к реальности формализаций, применимых и для описания эволюции сообществ животных. При этом следует отказаться от использования гипотезы о неперекрываемости и перейти к непрерывным системно-динамическим моделям жизненного цикла индивидуального организма (рождаемости, роста и смертности). Подобная дискретная агентная модель с системно-динамическим описанием поведения каждого агента в непрерывном времени отвечает первому стандартному шаблону проектирования гибридных моделей [Swinerd, McNaught, 2012]. Плотностно-зависимая конкуренция особей в этом случае может быть симитирована не в терминах ограниченности жизненного пространства, а процессами случайного нахождения и потребления ограниченного объема слу-

чайно распределенного пищевого ресурса, что в перспективе позволит вообще отказаться от пространственной координаты.

В настоящее время нами решается задача создания семейства подобных агентно-ориентированных моделей и проведения серии компьютерных экспериментов с ними в среде имитационного моделирования AnyLogic [Толстомятов и др., 2015]. Идея состоит в том, чтобы попытаться использовать данные модели в качестве замены гипотетических полевых наблюдений над численностью реальных природных популяций. При этом материал для статистической обработки формируется за счет происходящей с заданной регулярностью периодической фиксации мгновенных значений общей численности. Затем полученные сколь угодно длинные ряды виртуальных наблюдений должны использоваться в качестве исходных данных с целью выявления режимов динамики, характерных для разностных моделей классического типа. Подходящим инструментом для проведения такого специфического анализа (очистка трендов от демографического шума и выявление наличия хаотических колебаний) может служить метод рекуррентных диаграмм [Marwan et al., 2007]. Мы надеемся, что полученные в ходе этого исследования результаты дадут новое представление о степени обоснованности и границах применимости различных видов дискретно-временных моделей динамики популяций.

Список литературы

- Абрамова А. В., Топаж А. Г., Хворова Л. А. Агентный подход в моделировании симбиотической азотфиксации: от пассивных объектов к активным субъектам взаимодействия // *Агрофизика*. — 2015. — № 4 (20). — С. 49–62.
- Арнольд В. И. Теория катастроф. М.: Наука, 1990. — 128 с.
- Дажо Р. Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 415 с.
- Докинз Р. Расширенный фенотип: длинная рука гена. — М.: АСТ: CORPUS, — 2015. — 512 с.
- 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.
- Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б. Биофизическая динамика продукционных процессов. — М.–Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2004. — 464 с.
- Толстомятов С. Е., Абрамова А. В., Терлеев В. В. Дискретные модели в агроэкологии // В сб. Неделя науки СПбПУ: Материалы научного форума с международным участием. Инженерно-строительный институт. — 2015. — С. 191–193.
- Фрисман Е. Я., Неверова Г. П., Ревуцкая О. Л., Кулаков М. П. Режимы динамики модели двух-возрастной популяции // *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*. — 2010. — Т. 18, № 2. — С. 111–130.
- Чернявский Ф. Б. Загадка лемминговых циклов // *Природа*. — 1968. — № 12. — С. 45–50.
- Шарковский А. Н. Сосуществование циклов непрерывного преобразования прямой в себя // *Украинский математический журнал*. — 1964. — Т. 26, № 1. — С. 61–71.
- Шарковский А. Н., Коляда С. Ф., Спивак А. Г., Федоренко В. В. Динамика одномерных отображений. — Киев: Наукова думка, 1989. — 216 с.
- Caswell H. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation* / 2nd ed. — Sunderland, MA: Sinauer Associates. — 2001. — 722 p.
- Challenger J. D., Fanelli D., McKane A. J. The theory of individual based discrete-time processes // *Journal of Statistical Physics*. — 2014. — No. 156. — P. 131–155.
- Frolov P. V., Zubkova E. V., Komarov A. S. A Cellular Automata Model for a Community Comprising Two Plant Species of Different Growth Forms // *Biology Bulletin*. — 2015. — Vol. 42, No. 4. — P. 279–286.

- Gamarra J. G., Solé R. V.* Complex Discrete Dynamics from Simple Continuous Population Models // *Bulletin of Mathematical Biology*. — 2002. — No. 64 (3). — P. 611–620.
- Gibson W. T., Wilson G. W.* Individual-based chaos: Extensions of the discrete logistic model // *Journal of Theoretical Biology*. — 2013. — No. 339. — P. 84–92.
- Ginzburg L. R., Colyvan M.* *Ecological Orbits: how planets move and populations grow*. — New York: Oxford University Press, 2004. — 161 p.
- Grimm V.* Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology // *Science*. — 2005. — No. 310. — P. 987–991.
- Gyllenberg M., Hanski I., Lindstrom T.* Continuous versus discrete single species population models with adjustable reproductive strategies // *Bulletin of Mathematical Biology*. — 1997. — No. 59 (4). — P. 679–705.
- Jensen A. L.* Dynamics of populations with nonoverlapping generations, continuous mortality, and discrete reproductive periods // *Ecological Modelling*. — 1994. — No. 74. — P. 305–309.
- Marwan N., Romano M. C., Thiel M., Kurths J.* Recurrence plots for the analysis of complex systems // *Physics Reports*. — 2007. — No. 438. — P. 237–329.
- May R.* Biological Populations with Nonoverlapping Generations: Stable Points, Stable Cycles, and Chaos // *Science, New Series*. — 1974. — Vol. 186. — P. 645–647.
- Medvinsky A. B., Rusakov A. V., Nurieva N. I.* Integer-based modeling of population dynamics: Competition between attractors limits predictability // *Ecol. Complexity*. — 2013. — No. 14. — P. 108–116.
- Railsback S. F., Grimm V.* *Agent-based and individual-based modeling: A practical introduction*. — Princeton University Press, Princeton NJ. — 2012.
- Swinerd C., McNaught K. R.* Design classes for hybrid simulations involving agent-based and system dynamics models // *Simulation Modelling Practice and Theory*. — 2012. — No. 25. — P. 118–133.
- Wilson G. W.* Resolving discrepancies between deterministic population models and individual-based simulations // *American Naturalist*. — 1998. — No. 151 (2). — P. 116–134.