

УДК 577.4:517.9

А.Г. Балакирева, С.Н. Герасин, Н.А. Матийченко, А.И. Пресняков

Харьковский национальный университет радиоэлектроники, Харьков

СРАВНЕНИЕ ОДНОГО КЛАССА МОДЕЛЕЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ С УЧЕТОМ ПРОМЫСЛОВОГО ИЗЪЯТИЯ

Данная работа посвящена сравнительному анализу непрерывных и дискретных моделей популяционной динамики. Рассмотрено 3 модели: логистического роста с изъятием, модель Рикера и модель Лесли. Проведен численный эксперимент, связанный с оценкой адекватности и согласованности рассматриваемых моделей. Показано, что результаты моделирования хорошо согласуются как с реальными данными, так и между собой.

Ключевые слова: модель логистического роста, модель Рикера, модель Лесли, стратегия промысла.

Введение

В современной популяционной экологии проблема моделирования численности различных видов животных и прогнозирование их промысла занимает одно из центральных мест. Для популяций, интенсивно эксплуатируемых в течение длительного периода времени, процесс промыслового изъятия является неотъемлемой составляющей биологического цикла, что не позволяет рассматривать его отдельно от процессов естественной смертности или размножения. При этом снижение численности популяции под действием промысла происходит по другим закономерностям, нежели в ходе естественной смертности. Стратегия промысла, осуществляемая людьми, отличается от "стратегии" воздействия природных факторов, как естественных, так и антропогенных.

Одним из наиболее апробированных направлений в части математического моделирования динамики роста популяций, состоянии запасов и оценке вылова является отрасль рыболовства [1, 2]. В связи с этим развиваются различные методы прогнозирования динамики численности и управления популяцией, причем соответствующие модели имеют как непрерывный, так и дискретный характер [3 – 5].

Целью данной работы является сравнение различных видов популяционных моделей по типу их достоверности и информативности.

Задача данной работы: показать возможность применения как непрерывных, так и дискретных моделей для прогнозирования численности популяций, при этом результаты, полученные с помощью данных моделей, должны достаточно хорошо согласовываться между собой.

Непрерывная модель динамики популяции с учетом вылова и ее дискретный аналог

Начнем с рассмотрения непрерывной модели, базирующейся на уравнении логистического роста [6]. Модели такого вида интенсивно изучались в

последнее время, для них появилось много теоретических разработок качественного характера и большое число практических расчетов. Для построения модели были выявлены все возможные факторы, влияющие на популяцию (например, питание, ареал обитания, заболевания, загрязнение, наличие хищников, природных катастроф, условия размножения, причины смертности), а затем выбрали те, которые влияют на определения темпов рождаемости и смертности.

На практике определение темпа рождаемости может быть весьма сложным, для чего понадобится информация, например, о фертильном возрасте самок, плодовитости, темпе смертности молоди, доле самок в популяции, цикле созревания мальков и, возможно, о многом другом.

Простейшая непрерывная модель, описывающая популяцию с включением в нее постоянного темпа отлова, имеет вид:

$$\frac{dP}{dt} = kP - h,$$

где $k = b - d$ обозначает чистый темп прироста популяции (когда рыбы рождается больше, чем умирает); b – темп рождаемости; d – темп смертности; t – время; P – численность популяции; h – темп отлова.

Аналитическое решение заданного уравнения:

$$P = \left(P_0 - \frac{h}{k} \right) \cdot e^{kt} + \frac{h}{k}.$$

Понятно, что данная модель проста и не в полной мере отражает действительность. Таким образом, необходимо модифицировать рассмотренную выше модель. Для этого необходимо вернуться к исходным допущениям и критически их пересмотреть.

Очевидным следствием для кормовой базы в случае неконтролируемого роста популяции является ее исчерпание или, во всяком случае, уменьшение до уровня, не способного обеспечивать популяцию. Если это происходит, начальные допущения о тем-

пах рождаемости и смертности уже неверны, в связи с этим модифицируем их.

Поскольку кормовая база истощается, разумно предположить, что часть особей в популяции ослабнет. Уже этого достаточно, чтобы предположить, что темп рождаемости фактически не будет постоянным, можно ожидать, что он будет падать.

Так как кормовая база истощается, отдельные особи могут ослабнуть настолько, что они не смогут искать и ловить добычу. Соответственно, они погибнут до истечения естественного жизненного срока жизни. Таким образом, темп смертности также не будет постоянным, можно предположить, что он будет расти.

Итак, мы пришли к выводу, что темпы рождаемости и смертности должны быть переменными, а не константами. А, следовательно, необходимо решить, как именно они будут изменяться. Мы можем выбрать для рассмотрения любую функцию для отображения изменения. Конечно, самым простым является допущение о линейном характере изменения. Если мы допускаем это в качестве начальной для рассуждения предпосылки, то встает вопрос – линейной по отношению к чему: времени, количеству корма, размеру популяции? Могут быть и другие возможности, но мы рассмотрим случай, когда и темп рождаемости, и темп смертности линейно зависят от численности популяции.

Это значит, что $k = b - d$ будет линейно изменяться с ростом популяции. Темп прироста k может быть как положительным, так и отрицательным, в зависимости от текущих изменений в динамике популяции. Есть две возможности выразить зависимость k от численности популяции:

$$k = mP \text{ и } k = mP + c,$$

где m и c – константы.

Рассмотрим первый случай, когда $k = mP$, тогда уравнение модели будет иметь вид:

$$\frac{dP}{dt} = mP^2,$$

а его решение

$$P = \frac{P_0}{1 - P_0 m t},$$

где $P = P_0$ при $t = t_0$.

Отметим, что с ростом t значение P стремится к нулю. Это означает, что наша популяция просто вымирает. Однако это не совсем реалистично, так как по мере уменьшения популяции питание будет становиться адекватным, поскольку оно будет приходиться на меньшее число особей. Поэтому в какой-то момент популяция начнет увеличиваться, то есть не будет непрерывно снижаться.

Рассмотрим второй случай, когда $k = mP + c$, тогда уравнение модели будет иметь вид:

$$\frac{dP}{dt} = P(mP + c).$$

В данном уравнении присутствуют две константы.

Модель может быть адаптирована с помощью задания значения, вокруг которого стабилизируется численность популяции.

Допустим, популяция стабилизируется на уровне $P = M$. Когда популяция стабилизируется ($P = M$), производная численности популяции по времени близка к нулю. Тогда получаем уравнение следующего вида:

$$(mM + c)M = 0,$$

откуда следует либо $M = 0$, либо $m = -\frac{c}{M}$.

Очевидно, что $M = 0$ – тривиальный случай, поскольку нет смысла рассматривать нулевую численность популяции. Поэтому мы принимаем $m = -c/M$. В этом случае уравнение модели будет иметь вид:

$$\frac{dP}{dt} = c \left(1 - \frac{P}{M} \right) P, \tag{1}$$

соответствующее решение:

$$P = \frac{P_0 M e^{ct}}{M - P_0 + P_0 e^{ct}}, \tag{2}$$

где $P = P_0$ при $t = t_0$.

Отметим, что малые значения P редуцируют уравнение (1) до $\frac{dP}{dt} = cP$, которое предсказывает экспоненциальный рост для малых значений численности популяции (так, как это ожидалось в базовой модели), а по мере приближения P к M (максимальному значению P), $\frac{dP}{dt} = 0$, откуда следует,

что популяция P остается практически постоянной с изменением времени. Уравнение (1), следствием которого является вначале экспоненциальный рост, завершающийся приближением к равновесному состоянию, называется логистическим уравнением.

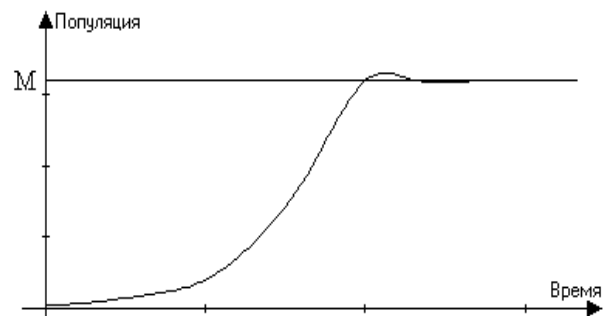


Рис. 1. Динамика популяции для уравнения (1)

Если выражение (2) про дифференцировать два раза по t , увидим, что кривая на рис. 1 имеет точку

перегиба с координатами $\left(\frac{1}{c} \ln\left(\frac{M-P_0}{P_0}\right); \frac{M}{2}\right)$. Ордината представляет собой половину максимальной численности, а абсцисса зависит как от M , так и от константы c – чем выше генетические возможности популяции, тем скорее наступает перегиб на кривой численности.

Перейдем от непрерывной модели (1) к ее дискретному аналогу. Для этого $\frac{dP}{dt}$ заменим на $\frac{\Delta P}{\Delta t}$. Здесь $\Delta P = P_{t+1} - P_t$, $\Delta t = 1$. Тогда получаем уравнение модели в виде:

$$P_{t+1} = P_t \left[1 + c \left(1 - \frac{P_t}{M} \right) \right].$$

Однако данное уравнение является биологически некорректным. Если в какой-то момент времени значение численности становится больше определенной величины

$$P_t > \frac{M(1+c)}{c},$$

то получим отрицательное значение P_{t+1} .

Это недостаток отсутствует у непрерывной модели. Чтобы исправить положение в дискретном уравнении, в качестве $f(P_t) = 1 + c \left(1 - \frac{P_t}{M} \right)$ следует взять функцию, асимптотически стремящуюся к нулю при $P_t \rightarrow \infty$.

Таким образом, соответствующая дискретная модель непрерывной модели (1) имеет вид:

$$P_{t+1} = P_t e^{c \left(1 - \frac{P_t}{M} \right)}.$$

Далее уточним модель вида (1), добавляя в нее информацию об отлове рыбы. Если, как и прежде, будем допускать, что темп отлова постоянен и равен h , мы получим уравнение:

$$\frac{dP}{dt} = c \left(1 - \frac{P}{M} \right) P - h. \quad (3)$$

Долгосрочные значения темпа отлова на основе логистической модели задаются неравенством:

$$h < \frac{Mc}{4}.$$

Заметим, что при стремлении $h \rightarrow \frac{Mc}{4}$ численность популяции стремится к $\frac{M}{2}$, что составляет половину от общего не выловленного количества рыбы.

Довольно часто в литературе вместо непрерывных моделей используются их конечноразностные аналоги, в частности, для непрерывной модели (3) соответствующая дискретная модель может быть

представлена уравнением следующего вида:

$$P_{t+1} = P_t c \left(1 - \frac{P_t}{M} \right) - h.$$

Модель Лесли

Для прогнозирования численности рыбной популяции, особенно с учетом возрастного состава, можно применять и другие дискретные модели [7]. В данной работе мы будем рассматривать модель Лесли [8, 9] с дискретной возрастной структурой и дискретным временем. Для построения такой модели необходимо популяцию разбить на конечное число возрастных классов (например, n возрастных классов) одинокой длительности, а численность всех классов регулировать в дискретном времени с равномерным шагом (например, 1 год).

При вышесказанных предположениях и условии, что ресурсы питания не ограничены, можно сделать вывод, что в каждый фиксированный момент времени (например, t_0) популяцию можно охарактеризовать с помощью вектор-столбца

$$X(t_0) = \begin{pmatrix} x_1(t_0) \\ x_2(t_0) \\ \dots \\ x_n(t_0) \end{pmatrix},$$

где $x_i(t_j)$ – численность i -й возрастной группы в момент времени t_j ($i = 1, \dots, n$).

Вектор $X(t_1)$, характеризующий популяцию в следующий момент времени, например, через год, связан с вектором $X(t_0)$ через матрицу перехода L :

$$X(t_1) = LX(t_0).$$

Таким образом, зная структуру матрицы L и начальное состояние популяции (вектор-столбец $X(t_0)$), можно прогнозировать состояние популяции в любой наперед заданный момент времени.

$$X(t_1) = LX(t_0),$$

$$X(t_2) = LX(t_1) = LLX(t_0) = L^2X(t_0),$$

.....

$$X(t_n) = LX(t_{n-1}) = L^nX(t_0).$$

Матрица Лесли L имеет следующий вид:

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & \dots & 0 & \alpha_k & \alpha_{k-1} & \dots & \alpha_{k-p} & \dots & 0 & 0 \\ \beta_1 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & \beta_2 & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & \beta_{n-1} & 0 \end{pmatrix},$$

где α_i – возрастные коэффициенты рождаемости, характеризующие число особей, родившихся от соответствующих групп, и β_i – коэффициенты выжи-

вания, равные вероятности перехода из возрастной группы i в $i+1$ группу к следующему моменту времени (причем $\sum_{i=1}^{n-1} \beta_i$ может быть больше 1). Все остальные элементы матрицы равны нулю.

Чаще всего матрица Лесли заполняется из таблиц, в которых содержатся фиксированные значения наблюдений различных параметров популяции за определенный период или в фиксированные моменты времени. Таким образом, даже построение матрицы Лесли может оказаться трудоемкой задачей.

Модель Рикера

Рассмотрим еще одну дискретную модель – модель Рикера [2]. Для построения данной модели необходимо, чтобы популяция была со строго периодическим характером процесса размножения, предполагая при этом, что периоды размножения сравнительно кратковременны и строго регулярны (дискретны) во времени, гибель особей происходит непрерывно во времени между периодами размножения, а после размножения все родительское стадо погибает. Будем считать, что коэффициент рождаемости r (среднее число рожденных потомков, приходящихся на одну особь родительского стада) постоянен, то есть не меняется от поколения к поколению, а коэффициент мгновенной смертности d линейно зависит от числа рожденных особей R_0 : $d = d_0 + kR_0$. В этой формуле первое слагаемое отражает постоянную естественную смертность молодых особей, а второе – смертность, обусловленную ограниченностью жизненных ресурсов, требуемых на начальных этапах развития молодых особей. Возможна и другая интерпретация линейной связи между коэффициентом смертности и числом рожденных особей. Рикер, например, объяснял ее давлением хищников.

Пусть N_n – численность репродуктивной части популяции в n -м поколении, тогда, согласно нашему предположению, численность родившихся потомков R_0 равна rN_n . Обозначим через $R(\tau)$ – численность потомков, доживших до возраста τ . Ясно, что $R(0) = R_0$. Поскольку за время τ , прошедшее после размножения, численность популяции непрерывно уменьшалась за счет смертности, то для $R(\tau)$ справедливо уравнение Мальтуса (без рождаемости) $R'(\tau) = -dR(\tau)$ с начальным условием $R(0) = R_0$. Мы знаем, что решение этого уравнения имеет вид $R(\tau) = R_0 e^{-d\tau}$. Обозначим через T шаг дискретной модели – время между двумя периодами размножения. За это время все оставшиеся потомки достигают репродуктивного возраста и сами при-

ступают к размножению, следовательно, $R(T) = N_{n+1}$ или $N_{n+1} = R_0 e^{-dT}$.

Подставляя сюда $d = d_0 + kR_0$ и $R_0 = d \cdot N_n$, получаем:

$$N_{n+1} = d \cdot N_n e^{-(d_0 + kdN_n)T} = d \cdot N_n e^{-d_0 T} e^{-kdN_n T}.$$

Вводя обозначения $a = d e^{-d_0 T}$ и $c = kdT$, приходим к формуле (4):

$$N_{n+1} = a N_n e^{-c N_n}, \quad (4)$$

где параметр a в модели (4) характеризует скорость роста популяции в отсутствие лимитирования, а параметр c связан с емкостью экологической ниши данной популяции.

Проведем исследование модели Рикера. Легко видеть, что параметр c в уравнении (4) не влияет на характер динамического поведения. Действительно, если ввести преобразование переменной $X = cN$, то вместо (4) получаем:

$$X_{n+1} = a X_n e^{-X_n}. \quad (5)$$

Таким образом, можно без ограничения общности заменить c на 1 и предполагать, что численность измеряется не в абсолютных, а в относительных единицах, которые меньше реальной численности в $1/c$ раз (c , как правило, весьма мало, существенно меньше 1).

Функция $F(X) = a X e^{-X}$ достигает своего максимального значения в точке $(1, a e^{-1})$. Поэтому вся последовательность (5), исключая, быть может, первые члены, ограничена числом $a e^{-1}$. Поскольку при $X_n > 0$ $X_{n+1} < a X_n$, то при $a < 1$ $X_n \rightarrow 0$ при любом начальном значении X_1 . Немного сложнее получить тот же результат при $a = 1$. Исследуем случай $a > 1$. Имеем два равновесных состояния $X = 0$ и $X_0 = \ln a$, соответствующих корням уравнения $F(X) = X$. Исследуем их на устойчивость. Имеем $F'(X) = a e^{-X} (1 - X)$. Поскольку $F'(\ln a) = 1 - \ln a$, то при $|1 - \ln a| < 1$ $X_0 = \ln a$ заведомо устойчиво. Последнее условие эквивалентно условию:

$$1 < a < e^2.$$

При соблюдении вышеприведенного условия попадание какого-либо члена последовательности в область заведомой устойчивости (где $|F'(X)| < 1$) приводит к сходимости X_n к $\ln a$.

При $a > e^2$ положение равновесия $X_0 = \ln a$ неустойчиво. Если X_n оказывается достаточно близким к X_0 , то ни при каких начальных данных сходимости $X_n \rightarrow X_0$ нет.

Равновесное состояние $X_0 = 0$ неустойчиво (поскольку $F'(0) = a > 1$, то в некоторой окрестности нуля кривая лежит выше биссектрисы).

Численный эксперимент и сравнение результатов моделирования

Рассмотрим модельный пример, исходя из следующих предположений. Время первой репродуктивности $h = 3$, то есть особь через 3 года после рождения может производить потомство; $\omega = 10$ – продолжительность времени, в течение которого происходит наблюдение за популяцией; $\beta = \beta_1 = \beta_2 = \dots = \beta_9 = 0,631$ – вероятность выживания (перехода) индивидуумов из любой возрастной группы в следующую возрастную группу; $m = 3$ – ежегодное количество рожденных особей [10].

Далее на основании вышеприведенных параметров сформируем матрицу Лесли. В данном примере всего 10 возрастных групп. Коэффициенты выживания $\beta_i = 0,631$ ($i = 1, \dots, 9$) даны, а коэффициенты рождаемости α_i ($i = 3, \dots, 10$) вычислим по формуле: $\alpha_i = m \cdot \beta_{i-1}$, $i = 3, \dots, 10$.

Так как $\beta_1 = \beta_2 = \dots = \beta_9 = \beta$, то и $\alpha_3 = \alpha_4 = \dots = \alpha_{10}$.

Таким образом, матрица Лесли является матрицей размерностью 10×10 и имеет следующий вид: элементы $L_{1,i} = 1,8929$ ($i = 3, \dots, 10$), $L_{i+1,i} = 0,631$ ($i = 1, \dots, 9$), остальные элементы равны нулю. Далее произведем расчеты по схеме описанной выше ($X(t_i) = L^i X(t_0)$) с начальным распределением:

$$X(t_0) = [2 \ 2 \ 2 \ 2 \ 2 \ 2 \ 2 \ 2 \ 2 \ 2]^T.$$

Стабилизация происходит на 15 шаге. После этого момента мы можем прогнозировать состояния популяции по следующей формуле:

$$X(t_i) = \lambda^i X(t_0),$$

где λ – главное собственное число матрицы Лесли. В данном примере $\lambda = 1,1741$, то есть популяция будет неограниченно расти.

А доля особей, которых возможно изъять из популяции, равна

$$H = 100 \left(\frac{1,1741 - 1}{1,1741} \right) = 15\%.$$

Доля особей первого возрастного класса после стабилизации к общему количеству популяции составляет 46%, второй – 25%, третьей – 13%, четвертой – 7%, пятой – 4%, шестой – 3%, седьмой – 1%, восьмой – 0,6%, девятой – 0,3%, десятой – 0,1%, что и отражено на рис. 2 ниже.

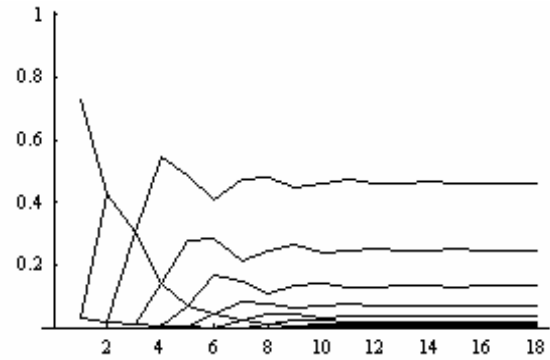


Рис. 2. Процесс стабилизации доли каждого класса популяции

Ежегодный коэффициент роста популяции $r = \log(\lambda) = 0,1604$.

Рассмотрим теперь дискретный аналог непрерывной модели, который был выведен в первом разделе.

Применимо к нашему примеру выберем следующие параметры модели: $M = 200$ (так как M по определению совпадает со значением параметра K в модели Лесли) и $c = 0,23$ (данное значение было оценено с помощью метода наименьших квадратов). Начальное количество особей в популяции равно 20.

В модели Рикера параметр a был выбран как 669,5. Из данной модели были взяты только пиковые результаты, в связи с колебательной структурой данной модели.

После моделирования получаем следующий рисунок:

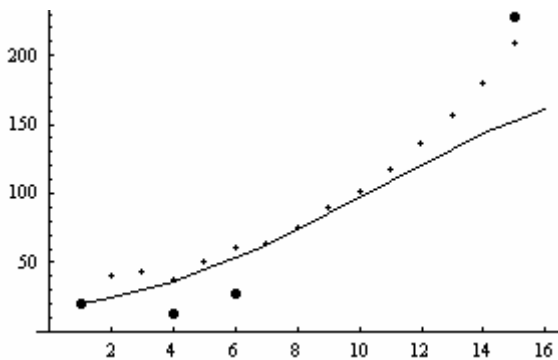


Рис. 3. Результаты моделирования

На рис. 3 сплошной линией представлен график, полученный с помощью дискретной модели аналога непрерывной; не жирными точками показано количество особей, полученных с помощью модели Лесли; жирные точки соответствуют результатам, полученные с помощью модели Рикера.

После моделирования сравним полученные результаты моделей Рикера и Лесли с дискретной моделью аналога непрерывной.

Относительные отклонения моделей приведены в табл. 1.

Таблиця 1
Отклонение результатов моделей Лесли и Рикера
от дискретной логистической модели

Временной шаг	Отклонение непр. модели и модели Лесли	Отклонение непр. модели и модели Рикера
2 шаг	0,398982	–
3 шаг	0,30135	–
4 шаг	0,02918	0,6682
5 шаг	0,12732	–
6 шаг	0,13301	0,4749
7 шаг	0,02189	–
8 шаг	0,02801	–
9 шаг	0,05863	–
10 шаг	0,04588	–
11 шаг	0,06652	–
12 шаг	0,11377	–
13 шаг	0,15402	–
14 шаг	0,20452	–
15 шаг	0,26779	–
16 шаг	0,39898	0,3309

Наименьшее отклонение значений, полученное с помощью дискретной модификации непрерывной логистической и модели Лесли, составляет 0,022, а наибольшее – 0,4. Наименьшее отклонение значений, полученное с помощью дискретной логистической модели и модели Рикера, составляет 0,33, а наибольшее – 0,67.

Выводы

Научная новизна статьи заключается в том, что впервые были сопоставлены результаты моделирования динамики численности популяции в дискретном и непрерывном случаях с учетом промыслового изъятия.

ПОРІВНЯННЯ ОДНОГО КЛАСУ МОДЕЛЕЙ ПОПУЛЯЦІЙНОЇ ДИНАМІКИ З УРАХУВАННЯМ ПРОМИСЛОВОГО ВИЛУЧЕННЯ

О.Г. Балакірева, С.М. Герасін, М.О. Матійченко, А.І. Пресняков

В даній статті розглядаються різноманітні види моделей популяційної динаміки. Була побудована неперервна модель популяційної динаміки та її дискретний аналог. Результати моделювання, отримані за допомогою вище згадуваної моделі, були порівняні з результатами, отриманими за допомогою двох дискретних моделей: моделі Лесли та моделі Рікера.

Ключові слова: модель логістичного росту, модель Рікера, модель Лесли, стратегія промислу.

COMPARISON OF ONE CLASS POPULATION DYNAMICS MODELS TAKING INTO THE ACCOUNT TRADE

A.G. Balakireva, S.N. Gerasin, N.A. Matiychenko, A.I. Presnyakov

In this work different kinds of the population dynamics models are considered. Continuous population dynamics model and its discrete analogue were constructed. The simulation data obtained through the mentioned model were compared with results, obtained with the help of two discrete models: Leslie model and Ricker model.

Keywords: logistic increase model, Riker's model, Leslie's model, production strategy.

Практическая значимость: было показано, что для прогнозирования численности любой популяции можно использовать как непрерывные, так и дискретные модели, причем полученные результаты с помощью этих моделей будут достаточно согласованы как между собой, так и с реальными данными.

Список литературы

1. Домбровский Ю.А. Теоретические и прикладные аспекты моделирования первичной продуктивности водоемов / Ю.А. Домбровский, В.Г. Ильичев, В.В. Селютин, Ф.А. Сурков. – Ростов-на-Дону: изд-во РГУ, 1990. – 176 с.
2. Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб / У.Е. Рикер. – М.: Пищевая промышленность, 1979. – 408 с.
3. Скалецкая Е.И. Дискретные модели численности популяций и оптимизация промысла / Е.И. Скалецкая, Е.Я. Фрисман, А.П. Шапиро. – М.: Наука, 1979. – 166 с.
4. Ляшенко І.М. Моделі біологічних та екологічних процесів / І.М. Ляшенко, А.П. Мукоєд. – К.: Вид-во КНУ, 2002. – 450 с.
5. Нагаев С.В. Вероятностная непрерывно-дискретная модель динамики численности изолированной популяции / С.В. Нагаев, Л.В. Недорезов, В.И. Вахтель // Сибирский журнал индустриальной математики. – 1999. – Т. II, вып. 2(4). – С. 147-152.
6. Ризниченко Г.Ю. Математические модели биологических продукционных процессов / Г.Ю. Ризниченко, А.Б. Рубин. – М.: изд. МГУ, 1993. – 301 с.
7. Заславский Б.Г. Управление экологическими системами / Б.Г. Заславский, Р.А. Полуэктов. – М.: Наука, 1988. – 296 с.
8. Usher M.B. Developments in the Leslie matrix models // *Mathematical Models in Ecology* / J.N.R. Jeffres, ed. – Oxford: Blackwell, 1972. – P. 29-60.
9. Leslie P.H. On the use of matrices in certain population mathematics // *Biometrika*. – 1945. – V.33, N3. – P.183-212.
10. Mollet H. F. Comparative population demography of elasmobranchs using life history tables, Leslie matrices and stage-based matrix models / H. F. Mollet, G. M. Cailliet // *Marine and Freshwater Research*. – 2002. – V.53. – P. 503–516.

Поступила в редколлегию 23.12.2009

Рецензент: д-р техн. наук, проф. С.Ю. Шабанов-Кушнаренко, Харьковский национальный университет радиоэлектроники, Харьков.