

УДК: 501:574.34+574.523

Математическая модель озерного сообщества с учетом целочисленности размера популяции: хаотические и долгопериодные колебания

А. В. Русаков^{1а}, А. Е. Бобырев², В. А. Бурменский³, Е. А. Криксунов³,
Н. И. Нуриева¹, А. Б. Медвинский¹

¹ Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН,
Россия, 142290, Московская область, г. Пущино, ул. Институтская, д. 3

² Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский просп., д. 33

³ Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, биологический факультет
Россия, 119991, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12

E-mail: ^аrusakov_a@rambler.ru

Получено 18 января 2016 г.,
после доработки 5 апреля 2016 г.

В работе представлены результаты исследования целочисленной модели водного сообщества, состоящего из популяций зоопланктона, мирной и хищной рыбы. Рассматривается структура популяции гидробионтов по массе и по возрасту, а также описываются соответствующие такой структуре трофические взаимодействия между популяциями. Модель воспроизводит различные динамические режимы: стационарные и колебательные. Колебания численности рыбных популяций при этом могут быть регулярными и нерегулярными. Показано, что период регулярных колебаний может составлять десятки лет, а нерегулярные колебания численности рыбных популяций могут быть как хаотическими, так и нехаотическими. В результате анализа модели в пространстве параметров показано, что предсказуемость динамики рыбных популяций может быть затруднена не только в результате возникновения динамического хаоса, но и в результате конкуренции между различными динамическими режимами, возникающей при вариации параметров модели, в частности при изменениях скорости роста зоопланктона.

Ключевые слова: математическое моделирование водного сообщества, целочисленное моделирование, долгопериодические колебания, хаос

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2016, vol. 8, no. 2, pp. 229–239 (Russian).

© 2016 Алексей Вячеславович Русаков, Александр Евгеньевич Бобырев, Владимир Анатольевич Бурменский, Евгений Аркадьевич Криксунов, Наиля Илдусовна Нуриева, Александр Берельевич Медвинский

An integer-valued mathematical model of lake communities: Chaotic and long-period oscillations in the fish population size

A. V. Rusakov¹, A. E. Bobyrev², V. A. Burmensky³, E. A. Kriksunov³, N. I. Nurieva¹,
A. B. Medvinsky¹

¹*Institute of Theoretical and Experimental Biophysics, Russian Academy of Sciences, 3 Institutskaya st., Pushchino, Moscow Region, 142290, Russia*

²*Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, 33 Leninsky prospect, Moscow, 119071, Russia*

³*Faculty of Biology, Moscow State University, 1-12 Leninskie Gory, Moscow, 119991, Russia*

Abstract. — We present the results of a mathematical model for the aquatic communities which include zooplankton, planktivorous fish and predator fish. The aquatic populations are considered to be body mass- and age-structured, while the trophic relations between the populations to be correspondingly status-specific. The model reproduces diverse dynamic regimes as such steady states and oscillations in the population size. Oscillations in the fish population size are shown to be both regular and irregular. We show that the period of the regular oscillations can be up to decades. The irregular oscillations are shown to be both chaotic and non-chaotic. Analyzing the dynamics in the model parameter space has enabled us to conclude that predictability of fish population dynamics can face difficulties both due to dynamical chaos and to the competition between various dynamical regimes caused by variations in the model parameters, specifically in the zooplankton growth rate.

Keywords: mathematical modeling of an aquatic community, integer-based mathematical modeling, long-period oscillations, chaos

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2016, vol. 8, no. 2, pp. 229–239 (Russian).

© 2016 Алексей Вячеславович Русаков, Александр Евгеньевич Бобырев, Владимир Анатольевич Бурменский, Евгений Аркадьевич Криксунов, Наиля Илдусовна Нуриева, Александр Берельевич Медвинский

Особенности динамики популяций гидробионтов и факторы, влияющие на изменение характера динамики, представляют значительный интерес как для натуральных исследований, так и для исследований с использованием математического моделирования. Динамика численности и биомассы популяций гидробионтов обычно рассматривается как результат воздействия внешних вынуждающих сил на автоколебательный режим самих популяций [Cisneros-Mata et al., 1996; Стерлигова и др., 2002; Stige et al., 2006]. Реальные временные ряды численности и биомассы гидробионтов, полученные в ходе многолетних наблюдений, содержат результат действия как эндогенных, так и экзогенных факторов на изучаемую систему. Изучение раздельного влияния этих факторов — крайне сложная и интересная задача.

Математическое моделирование водных сообществ, основанное на результатах полевых наблюдений, является мощным современным инструментом, позволяющим получать результаты, труднодостижимые с помощью других методов. Ранее [Бобырев и др., 2013, Medvinsky et al., 2015b] с помощью математического моделирования мы показали, что в отсутствие экзогенных факторов в водном сообществе могут возникать сложные колебания численности гидробионтов, в том числе долгопериодические и хаотические. Предложенная ранее модель учитывает как трофическую, так и размерно-возрастную структуру водного сообщества и оперирует плотностью числа гидробионтов на единицу площади водоема. Несмотря на то что результаты полевых наблюдений, представляемые в литературе, выражаются обычно вещественными величинами (среднее значение, плотность на единицу площади), абсолютная численность реальной популяции в каждый момент времени есть конечное целое число. Результаты использования целочисленных (т. е. с дискретным пространством переменных состояния, discrete-state) моделей взамен моделей с непрерывными переменными (continuous-state) показывают обычно более бедную динамику [Henson et al., 2001], в то время как последние демонстрируют большое разнообразие динамических режимов, включая хаотические [Henson et al., 2001; Solé and Bascompte, 2006; Medvinsky, 2009].

В представленной работе с использованием целочисленной математической модели водного сообщества показано, что детальная модель, включающая как трофические взаимодействия, так и размерно-возрастную структуру гидробионтов, демонстрирует весь спектр динамических режимов, присущих как целочисленным, так и непрерывным (по переменным состояниям) моделям.

Модель

Предложенная в данной работе модель водного сообщества является развитием модели, представленной авторами в работах [Бобырев и др., 2013, Medvinsky et al., 2015b]. Модель реализована разностными уравнениями, аналогичными тем, что представлены в [Бобырев и др., 2013, Medvinsky et al., 2015b]. Модель описывает динамику трех типов популяций гидробионтов: зоопланктона, мирной рыбы и хищной рыбы. Схема жизненных циклов гидробионтов и трофических взаимодействий представлена на рис. 1.

Известно, что созревание зоопланктеров рода *Daphnia*, широко распространенного в озерных экосистемах, занимает от 3 до 50 дней [Гиляров, 1987] или, по другим данным, от 5 до 40 дней [Hülsmann, Rinke, Mooij, 2005; Rinke, Vijverberg, 2005], а период размножения длится от 2 до 20 дней [Гиляров, 1987]. В данной модели оба эти параметра приравнены 10 дням, величине временного шага. В соответствии с [Hastings, Powell, 1991] размножение зоопланктона описывается дискретной логистической функцией. За один модельный шаг пополнение (Z_1) популяции зоопланктона (рис. 1) достигает массы, характерной для взрослого зоопланктона. Популяция взрослых зоопланктеров состоит из трех возрастных групп $Z_{2(i)}$, $i = 1, 2, 3$ (рис. 1). Взрослые зоопланктеры участвуют в пополнении популяции на каждом временном шаге. Модельный год выбран примерно равным длительности теплого сезона, 250 дням, или 25 расчетным шагам модели. Схематически динамика зоопланктона имеет следующий вид:

пополнение зоопланктона = размножение – смертность – потребление зоопланктона
мирной рыбой – потребление зоопланктона хищной рыбой;

зоопланктон = переход из предыдущей возрастной стадии – смертность – потребление зоопланктона мирной рыбой – потребление зоопланктона хищной рыбой.

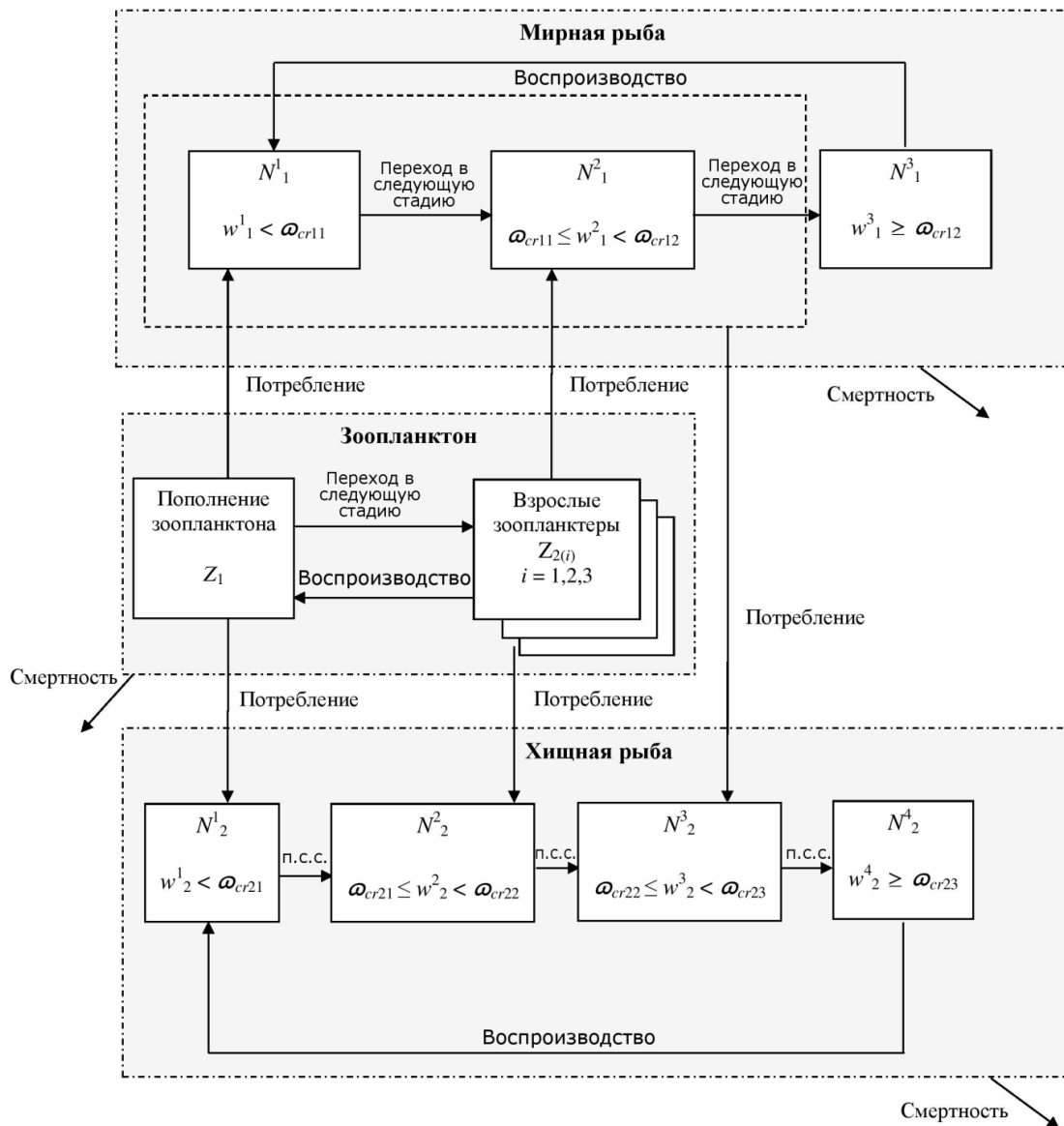


Рис. 1. Схема жизненных циклов и трофических отношений гидробионтов: N_i^k — численность мирной ($i = 1$) и хищной ($i = 2$) рыбы на k -ой стадии жизненного цикла; w_i^k — средняя масса мирной ($i = 1$) и хищной ($i = 2$) рыбы на k -ой стадии жизненного цикла; w_{crij} — пороговое значение массы при переходе из одной стадии жизненного цикла в другую; п.с.с. — переход в следующую стадию

Время жизни зоопланктеров в модели равно 30 дням, что соответствует данным, полученным в ходе наблюдений [Гиляров, 1987]. Потребление зоопланктона рыбой описывается функцией Холлинга II типа [Holling, 1965]. Значение емкости среды для зоопланктона выбрано согласно работам [Криксунов, Бобырев, Бурменский, 2005; Sarnelle, 2005] и равно $8.2 \cdot 10^{12} \text{ км}^{-2}$. Скорость роста зоопланктона зависит от множества факторов, таких как температура и доступность пищи, и находится в диапазоне от 0.18 день^{-1} до 0.6 день^{-1} и даже выше [Rinke, Vijverberg, 2005; Rinke, Hülsmann, Mooij, 2008]. В нашей модели этот параметр варьировался в диапазоне от 6.3 до 7.1 (за каждые 10 дней), что не противоречит литературным данным и обеспечивает стабильное выживание модельного зоопланктона в численных экспериментах.

Коэффициент смертности (убыли во всех возрастных стадиях в связи с факторами, не связанными с потреблением планктона рыбой) выбирался исходя из кривой выживаемости *Daphnia* [Гиляров, 1987] и равнялся 0.85 для пополнения зоопланктона и 0.5 для взрослого планктона, кроме последней возрастной группы.

Молодь хищной рыбы, до достижения ею пороговой массы, питается зоопланктоном, так же как и мирная рыба (рис. 1). Переход к хищничеству обусловлен увеличением потребности в энергии с ростом подвижности и массы тела [Mittelbach, Osenberg, Liebold, 1988]. У судака, являющегося прототипом хищника в представленной модели, такой переход происходит обычно на первом году жизни (например, [Specziár, 2005]).

Воспроизводство рыбы, как хищной, так и мирной, в рамках данной модели происходит раз в год и определяется как произведение численности взрослой половозрелой рыбы и коэффициента, характеризующего скорость ее воспроизводства. Коэффициент воспроизводства оценивали исходя из данных об абсолютной плодовитости самок, о соотношении полов и выживаемости икры. Абсолютная плодовитость мирной рыбы варьируется в широких пределах и, например, для плотвы составляет от 4 до 92 тысяч икринок на Псковско-Чудском озере [Митрофанова, 1976], от 7 до 60 тысяч икринок на оз. Сямозеро [Стерлигова и др., 2002]. Прототипом мирной рыбы в данной модели является плотва. Коэффициент воспроизводства для нее оценивали исходя из того, что средняя абсолютная продуктивность самок в оз. Сямозеро составляет 14 тысяч икринок [Стерлигова и др., 2002], смертность эмбрионов — до 93,7 % [Kortet et al., 2004]. Для судака абсолютная продуктивность самок составляет в среднем 320 тысяч икринок [Стерлигова и др., 2002]. Соотношение полов в модели фиксировано и составляет 1:1.

Численность половозрелых особей рыбы существенно зависит от продолжительности жизни. Время жизни мирной рыбы принято нами равным 5 годам, а хищника — 8 годам. Известно, что продолжительность жизни отдельных особей может быть существенно выше и может составлять 15 лет для плотвы (Псковско-Чудское озеро [Антипова, Концевая, 1983]), а для судака — 15 лет (Псковско-Чудское озеро и оз. Сямозеро [Антипова, Концевая, 1983; Стерлигова и др., 2002]) и даже до 19 лет (озеро Ильмень [Кудерский, Веткасов, Карцев, 1985]). Следует учесть, что продолжительность жизни рыб существенно зависит от условий конкретного водоема, структуры популяции и антропогенной нагрузки. Так, например, при интенсивном рыболовстве изымаются именно возрастные особи. Поскольку большинство видов рыб демонстрируют экспоненциальное уменьшение численности поколения с возрастом, доля возрастных рыб невелика. Это позволяет обосновать выбранные в рамках данной модели значения продолжительности жизни рыб.

Популяция мирной рыбы N_1 состоит из трех групп особей, различающихся по массе (рис. 1). Кроме процессов воспроизводства представленная модель описывает динамику численности и изменение средней массы в каждой из этих групп. Переход из одной стадии жизненного цикла в другую происходит при достижении порогового значения массы. Схематически уравнение динамики численностей N_1^1 и N_1^2 (рыб, не достигших половой зрелости) имеет вид

$$\begin{aligned} \text{численность}(t+1) = & \text{численность}(t) - \text{смертность}(t) - (\text{потребление хищной рыбой})(t) - \\ & - (\text{численность рыб, перешедших в следующую стадию})(t) + \\ & + (\text{пополнение из предыдущей стадии})(t). \end{aligned}$$

Пополнением первой стадийной группы является молодь, выжившая в процессе созревания икры, второй — молодь из первой стадии, достигшая порогового значения массы тела.

Для молоди хищной рыбы (N_2^1, N_2^2)* на стадиях, которые характеризуются потреблением зоопланктона, описание динамики численности схоже с описанием динамики численности молоди мирной рыбы. Существенным отличием является то, что у судака нет естественного хищника и убыль его популяции происходит только за счет естественной смертности (смертность(t)). После перехода на хищничество (стадия N_2^3) пищевым ресурсом судака является молодь мирной рыбы (стадии N_1^1 и N_1^2 ; рис. 1).

* Для краткости, стадии жизненного цикла и соответствующие численности имеют одно обозначение.

Особь, достигшие половозрелого возраста (стадия N_1^3 мирной рыбы и стадия N_2^4 хищника; рис. 1), прекращают потребление и влияют на динамику численности популяций только путем воспроизводства.

Длина тела личинок плотвы при вылуплении составляет 5–6 мм, по окончании периода личиночного развития — 15–16 мм [Urho, 2002]. Согласно [Persson, Roos, Byström, 2007] сеголетки плотвы к концу периода роста достигают 50 мм по длине тела. Используя эмпирическую формулу $W(g) = 0.0234 \times (L(\text{см}))^{2.83}$ [Мельничук, 1973], можно оценить среднюю массу тела молоди плотвы длины 15–16 мм, которая примерно равна 0.1 г. Аналогично, используя литературные данные (см., в частности, [Lappalainen, Olin, Vinni, 2006]), можно оценить среднюю массу рыб для разных этапов развития и дать оценку пороговым значениям массы при переходе из стадии в стадию. В нашей модели пороговые значения массы (w_{cr} , см. рис. 1) составляют 0.1 г и 2.5 г для стадий мирной рыбы, 0.1 г, 1 г. и 40 г для стадий хищной рыбы.

Изменение массы тела рыб описывается уравнением Холлинга II типа, параметры которого зависят от кормовой базы. Параметризация трофических функций представляет значительную сложность из-за трудности проведения прямых измерений. Значения таких параметров применительно к плотве и судаку, насколько нам известно, в литературе отсутствуют. В модели параметры трофических функций подобраны таким образом, чтобы динамика весового роста рыб не противоречила результатам наблюдений.

В целом за личиночный период развития смертность составляет 56.3 % [Кудринская, 1973]. В предположении, что продолжительность этого периода равна 40–50 дням [Вирбицкас и др., 1974], средняя смертность в течение одного шага модели (10 дней) может быть оценена как 15–19 %. Известны и другие данные, с более высокой оценкой смертности личинок судака. Например, в эксперименте по искусственному выращиванию молоди [Gielen, 2003] убыль составила 33.7 % за 10 суток. В данной модели коэффициент смертности на личиночной стадии развития обоих видов рыб принят равным 0.2. В онтогенезе, по мере увеличения размера молоди и снижения ее уязвимости в отношении как биотических, так и абиотических факторов, смертность, как правило, уменьшается, что учитывается заданием численных значений соответствующих коэффициентов смертности.

Следует отметить, что не все особи переживают зимний сезон. В конце холодного периода остается примерно 88 % популяции мирной рыбы и 86 % популяции хищной. Такие значения коэффициента выживания получены из оценок мгновенных скоростей естественной смертности $0.13\text{--}0.15 \text{ год}^{-1}$ [Криксунов и др., 2005].

Существенное отличие представленной работы от работ, опубликованных ранее [Бобырев и др., 2013; Medvinsky et al., 2015b], где описывалась динамика плотности популяций гидробионтов, заключается в том, что в данной работе исследуется динамика не плотности, а численности популяций и эти численности задаются целыми числами, что позволяет учесть дискретность численности популяций. С этой целью, как и в работе [Henson et al., 2001], в ходе вычислений на каждом шаге бралась целая часть соответствующих действительных величин.

Детальное описание модели и численные значения параметров приведены в работе [Medvinsky et al., 2015b]. Отметим, что те параметры модели, которые имеют ту же размерность, что и численность популяции, в данной работе пересчитывались с учетом площади водоема, а именно площади оз. Сямозеро (117 км^2).

Результаты

На рис. 2 представлены полученные в результате целочисленного моделирования динамические режимы популяции хищной рыбы (а именно, стадия N_2^3) в зависимости от следующих параметров: r_0 , параметра, характеризующего скорость воспроизводства зоопланктона, и C_m , параметра функции, которая описывает изменение средней массы рыбы на стадии N_2^3 (подроб-

нее см. в [Medvinsky et al., 2015b]). Хаотические, т. е. динамически неустойчивые, режимы изменения численности хищной рыбы, характеризующиеся положительными значениями первого показателя Ляпунова [Kantz, Schreiber, 1997], возникают вблизи границы между областью значений в пространстве указанных параметров, при которых стадия N_2^3 элиминируется, и областью параметров, в пределах которой популяции гидробионтов, включая стадию N_2^3 , устойчиво сосуществуют. Видно, что элиминация имеет место как при низких, так и при высоких значениях параметра r_0 . Регулярные колебания численности N_2^3 хищной рыбы занимают значительную часть области параметров, в пределах которой имеет место устойчивое сосуществование популяций гидробионтов (рис. 2). При этом области параметров, в пределах которых возникают нерегулярные (но не хаотические) колебания, периодически повторяющиеся участки нерегулярных колебаний и стационарные режимы, характеризующиеся неизменностью численности популяции во времени, нерегулярно распределены в пространстве параметров (r_0, C_m) (рис. 2).

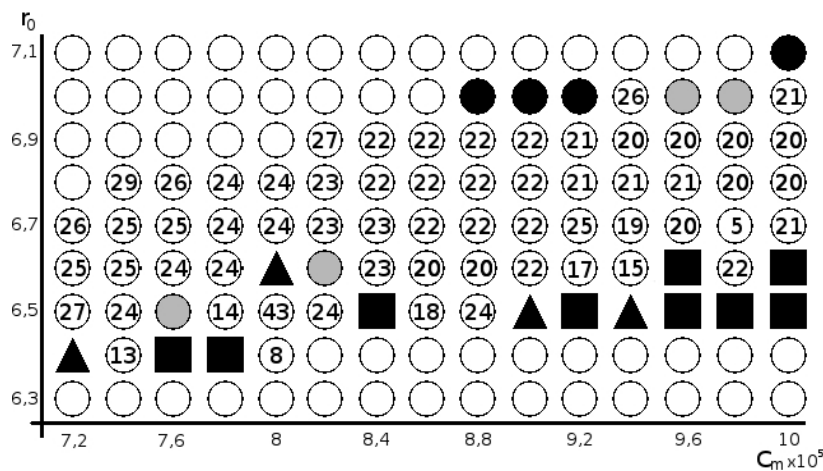


Рис. 2. Динамические режимы популяции хищной рыбы (стадия N_2^3) в области параметров (r_0, C_m): окружности — гибель гидробионтов; черные кружки — хаотическая динамика (см. рис. 3, б); серые кружки — нерегулярные нехаотические колебания (рис. 3, з); кружки с числами внутри — регулярные колебания (рис. 3, е); при этом числа обозначают период (в годах) регулярных колебаний, треугольники — периодическое повторение нерегулярных участков (рис. 3, з); квадраты — стационарные режимы, когда размер популяции остается постоянным во времени

Все перечисленные выше колебательные режимы и соответствующие им спектры Фурье представлены на рис. 3. Видно, что, в отличие от спектров регулярных режимов (рис. 3, д и 3, ж), нерегулярные колебания (рис. 3, б и 3, з) характеризуются непрерывными спектрами Фурье. При этом, в отличие от спектра Фурье хаотических колебаний (рис. 3, а), спектр Фурье нерегулярных, но не хаотических колебаний (рис. 3, в) локализован в более узкой области численных значений периода колебаний, а амплитуды соответствующих пиков нерегулярных колебаний существенно меньше, чем амплитуды в спектре Фурье хаотических колебаний.

Обсуждение

Колебания численности популяций рыбы являются результатом взаимодействия множества экзогенных и эндогенных факторов и отражают способность популяций к саморегуляции, обусловливаемой связями между темпами отмирания, роста, полового созревания особей и численностью отдельных размерно-возрастных стадий [Никольский, 1974]. Механизмы, лежащие в основе долгопериодных колебаний, для которых временной интервал между последовательными пиками численности существенно превышает продолжительность жизненного

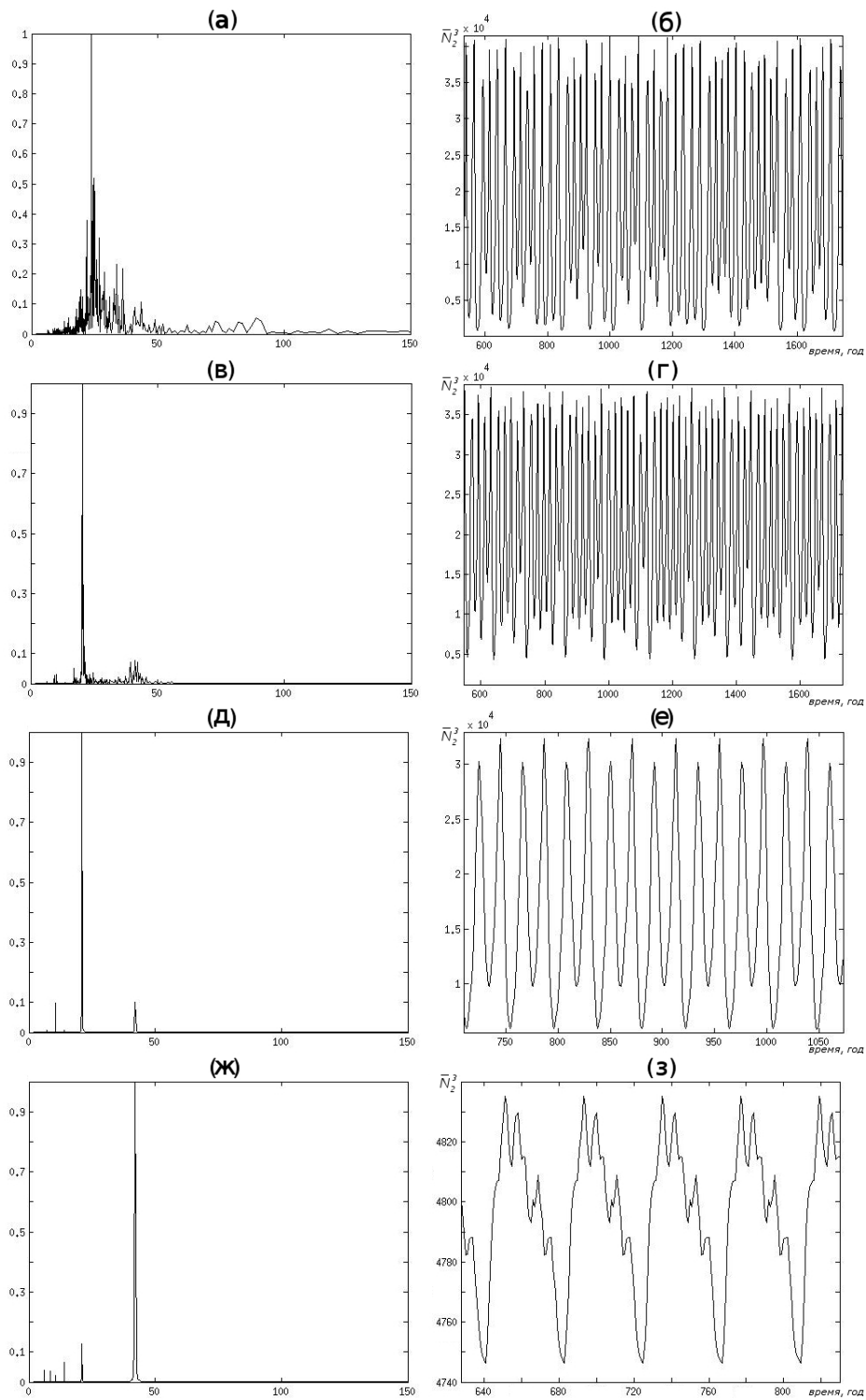


Рис. 3. Спектры Фурье и временные ряды для различных режимов динамики численности популяции: (а, б) хаос ($r_0 = 7$, $C_m = 8.8$); (в, г) нерегулярные нехаотические колебания ($r_0 = 6.6$, $C_m = 8.2$); (д, е) регулярные колебания ($r_0 = 6.9$, $C_m = 9.2$); (ж, з) периодическое повторение нерегулярных участков временного ряда ($r_0 = 6.4$, $C_m = 7.2$)

цикла организмов, являются предметом многолетних исследований [Бобырев, Криксунов, 1996]. В данной работе показано, что долгопериодные (с периодом в десятки лет; см. рис. 2) колебания могут возникать даже в отсутствие экзогенных воздействий как результат взаимодействия стадий популяций гидробионтов, структурированных по массе и возрасту. Примечательно, что такие взаимодействия приводят к возникновению долгопериодных колебаний как при учете (в данной работе) целочисленности размера популяций, так и при исследовании динамики плотности популяций гидробионтов, задаваемой действительными, а не целыми числами [Бобырев и др., 2013; Medvinsky et al., 2015b].

В работе [Henson et al., 2001] было показано, что использование целочисленного моделирования динамики популяций с использованием простых (концептуальных) моделей существенно сужает спектр наблюдаемых динамических режимов. А именно, было продемонстрировано, что в отсутствие экзогенных воздействий хаос при целочисленном моделировании не возникает. В дальнейшем на примере концептуальных разностных моделей, а именно целочисленных версий логистического уравнения, модели Рикера и уравнения Гомперца, было продемонстрировано, что при некоторых условиях (достаточно большой емкости среды обитания) динамика популяций в целых числах является хаотической на сравнительно небольших временных интервалах, но на более длинных временных интервалах такая динамика оказывается регулярной [Medvinsky, Rusakov, Nurieva, 2013].

Результаты, представленные в данной работе, убеждают, что хаос может возникать при целочисленном моделировании динамики рыбных популяций, когда принимается во внимание реально существующая структура рыбных популяций по массе и возрасту, а скорость воспроизводства зоопланктона достаточно велика (рис. 3). Наблюдения за динамикой реальных систем свидетельствуют в пользу того, что хаотические режимы функционирования популяций гидробионтов действительно реализуются в природе [Tyutyunov et al., 1993; Medvinsky et al., 2015a]. При этом остается открытым вопрос о функциональной значимости таких режимов. Поиск ответа на этот вопрос предполагает не только продолжение сбора информации, касающейся динамики водных сообществ и условий их обитания, но также анализ возможных механизмов возникновения хаоса в природных популяциях гидробионтов. Выявление таких механизмов невозможно без использования математических моделей. Роль учета целочисленности популяций, в том числе и при моделировании популяционной динамики, требует дальнейшего исследования.

Не менее важной остается проблема предсказуемости нерегулярных колебаний размеров природных популяций. Примечательно, что предсказуемость динамики популяций может существенно ограничиваться не только динамическим хаосом, но и конкуренцией между сосуществующими аттракторами [Medvinsky et al., 2001; Medvinsky, Rusakov, Nurieva, 2013]. Из представленных здесь результатов следует, что предсказуемость динамики популяций, чья численность естественным образом выражается целыми числами, может быть существенно затруднена не только в результате возникновения динамического хаоса, но и в результате конкуренции между различными (в том числе и нехаотическими) динамическими режимами. Такая конкуренция может, в частности, обуславливаться даже небольшими изменениями параметров, характеризующих динамику популяций. Действительно, как видно из рис. 2, изменения скорости роста зоопланктона могут вызывать взаимопереходы между регулярными колебаниями и хаотическими, а также между регулярными колебаниями и нерегулярными, между регулярными колебаниями и регулярно чередующимися нерегулярными колебаниями численности популяции, равно как и взаимопереходы между регулярными колебаниями и стационарными режимами. В естественных условиях такие вариации скорости роста зоопланктона могут инициироваться целым рядом экзогенных факторов (в частности, колебаниями температуры).

Авторы благодарны рецензентам за конструктивные замечания к первоначальному варианту рукописи.

Список литературы

- Антипова Л. Ф., Концевая Н. Я. Состояние промысла и некоторые данные по биологии плотвы Псковско-Чудского озера // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. — 1983. — Вып. 209. — С. 102–117.
- Бобырев А. Е., Бурменский В. А., Криксунов Е. А., Медвинский А. Б., Нуриева Н. И., Русаков А. В. Долгопериодные эндогенные колебания численности популяции рыб. Математическое моделирование // Биофизика. — 2013. — Т. 58. — С. 334–438.
- Бобырев А. Е., Криксунов Е. А. Математическое моделирование динамики популяций рыб с переменным темпом пополнения. — М.: Наука, 1996.
- Вирбицкас Ю., Гяруляйтис А., Мисюнене Д., Синявичене Д. Биология и промысел судака в водоемах Литвы — Вильнюс: Минтис, 1974.
- Гиляров А. М. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. — М.: Наука, 1987.
- Криксунов Е. А., Бобырев А. Е., Бурменский В. А., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В., Стерлигова О. П. Балансовая модель биотического сообщества Сямозера. — Петрозаводск: КНЦ РАН, 2005.
- Кудерский Л. А., Веткасов С. А., Карцев В. Н. Кульминация ихтиомассы в возрастных и размерных группах леща и судака озера Ильмень // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. — 1985. — Вып. 237. — С. 31–49.
- Кудринская О. И. Условия питания и обеспеченность пищей личинок судака и окуня в верхнем участке Кременчугского водохранилища // Пищевые потребности и баланс энергии у рыб. — Киев: Наукова думка, 1973. — С. 5–37.
- Мельничук Г. Л. Пищевые потребности и баланс энергии молоди леща, плотвы, густеры, синца и судака Кременчугского водохранилища // Пищевые потребности и баланс энергии у рыб. — Киев: Наукова думка, 1973. — С. 50–119.
- Митрофанова Л. Н. Плодовитость плотвы Псковско-Чудского озера // Труды Псковского отделения ГосНИОРХ II. — 1976. — С. 94–100.
- Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб — М.: Пищевая промышленность, 1974.
- Стерлигова О. П., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В., Павловский С. А., Комулайнен С. Ф., Кучко Я. А. Экосистема Сямозера (биологический режим, использование). — Петрозаводск: КНЦ РАН, 2002.
- Cisneros-Mata M. A., Montemayor-López G., Nevárez-Martinez M. O. Modeling deterministic effects of age structure, density dependence, environmental forcing, and fishing on the population dynamics of *Sardinops sagax caeruleus* in the Gulf of California // The California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report. — 1996. — Vol. 37. — P. 201–208.
- Gielen M., Rougeot C., Neus Y., Bezandry B., Mélard C. Semi-intensive larval rearing of pike-perch, *Stizostedion lucioperca* // Proceedings of Percis III. — The Third International Percid Fish Symposium. — 2003. — P. 29–30.
- Hastings A., Powell T. Chaos in a three-species food chain // Ecology. — 1991. — Vol. 72. — P. 896–903.
- Henson S. M., Costantino R. F., Cushing J. M., Desharnais R. A., Dennis B., King A. A. Lattice effects observed in chaotic dynamics of experimental populations // Science. — 2001. — Vol. 294. — P. 602–605.
- Holling C. S. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation // Memoirs of the Entomological Society of Canada. — 1965. — Vol. 45. — P. 1–60.
- Hülsmann S., Rinke K., Mooij W. M. A quantitative test of the size efficiency hypothesis by means of a physiologically structured model // Oikos. — 2005. — Vol. 110. — P. 43–54.

- Kantz H., Schreiber T. *Nonlinear Time Series Analysis*. — Cambridge: Cambridge University, 1997.
- Kortet R., Vainikka A., Rantala M. J., Myntti J., Taskinen J. *In vitro* embryo survival and early viability of larvae in relation to male sexual ornaments and parasite resistance in roach, *Rutilus rutilus* L. // *Journal of Evolutionary Biology*. — 2004. — Vol. 17. — P. 1337–1344.
- Lappalainen J., Olin M., Vinni M. Pikeperch cannibalism: effects of abundance, size and condition // *Annales Zoologici Fennici*. — 2006. — Vol. 43. — P. 35–44.
- Medvinsky A. B. Chaos and predictability in population dynamics // *Nonlinear Dynamics, Psychology, and Life Sciences*. — 2009. — Vol. 13. — P. 311–326.
- Medvinsky A. B., Adamovich B. V., Chakraborty A., Lukyanova E. V., Mikheyeva T. M., Nurieva N. I., Radchikova N. P., Rusakov A. V., Zhukova T. V. Chaos far away from the edge of chaos: A recurrence quantification analysis of plankton time series // *Ecological Complexity*. — 2015a. — Vol. 23. — P. 61–67.
- Medvinsky A. B., Bobyrev A. E., Burmensky V. A., Kriksunov E. A., Nurieva N. I., Rusakov A. V. Modeling aquatic communities: Trophic interactions and the body mass-and-age structure of fish populations give rise to long-period variations in fish population size // *Russian Journal of Numerical Analysis and Mathematical Modelling*. — 2015b. — Vol. 30. — P. 55–70.
- Medvinsky A. B., Rusakov A. V., Nurieva N. I. Integer-based modeling of population dynamics: Competition between attractors limits predictability // *Ecological Complexity*. — 2013. — Vol. 14. — P. 108–116.
- Medvinsky A. B., Tikhonova I. A., Aliev R. R., Li B.-L., Lin Z.-S., Malchow H. Patchy environment as a factor of complex plankton dynamics // *Physical Review E*. — 2001. — Vol. 64. — P. 021915 (7 pages).
- Mittelbach G. G., Osenberg C. W., Liebold M. A. Trophic relations and ontogenetic niche shifts in aquatic ecosystems // *Size-structured Populations*. Berlin. Heidelberg: Springer-Verlag, 1988. — P. 219–235.
- Persson L., De Roos A. M., Byström P. State-dependent invasion windows for prey in size-structured predator–prey systems: whole lake experiments // *Journal of Animal Ecology*. — 2007. — Vol. 76. — P. 94–104.
- Rinke K., Hülsmann S., Mooij W. M. Energetic costs, underlying resource allocation patterns, and adaptive value of predator-induced life-history shifts // *Oikos*. — 2008. — Vol. 117. — P. 273–285.
- Rinke K., Vijverberg J. A model approach to evaluate the effect of temperature and food concentration on individual life-history and population dynamics of *Daphnia* // *Ecological Modelling*. — 2005. — Vol. 186. — P. 326–344.
- Sarnelle O. *Daphnia* as keystone predators: effects on phytoplankton diversity and grazing resistance // *Journal of Plankton Research*. — 2005. — Vol. 27. — P. 1229–1238.
- Solé R. V., Bascompte J. *Self-Organization in Complex Ecosystems*. — Princeton: Princeton University, 2006.
- Specziár A. First year ontogenetic diet patterns in two coexisting *Sander* species, *S. lucioperca* and *S. volgensis* in Lake Balaton // *Hydrobiologia*. — 2005. — Vol. 549. — P. 115–130.
- Stige L. Chr., Ottersen G., Brander K., Chan K.-S., Stenseth N. Chr. Cod and climate: effect of the North Atlantic Oscillation on recruitment in the North Atlantic // *Marine Ecology Progress Series*. — 2006. — Vol. 325. — P. 227–241.
- Tyutyunov Yu., Arditi R., Büttiker B., Dombrovsky Yu., Staub E. Modelling fluctuations and optimal harvesting in perch populations // *Ecological Modelling*. — 1993. — Vol. 69. — P. 19–42.
- Urho L. Characters of larvae — what are they? // *Folia Zoologica*. — 2002. — Vol. 51. — P. 161–186.