

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки

Институт теоретической и экспериментальной биофизики

Российской академии наук

На правах рукописи

Нуриева Наиля Илдусовна

**ПРЕДСКАЗУЕМОСТЬ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ ОЗЁРНЫХ
ГИДРОБИОНТОВ. АНАЛИЗ НАБЛЮДЕНИЙ И МАТЕМАТИЧЕСКОЕ
МОДЕЛИРОВАНИЕ**

03.01.02 – биофизика

Диссертация

на соискание ученой степени

кандидата физико-математических наук

Научные руководители:

доктор физико-математических наук,
профессор

А.Б. МЕДВИНСКИЙ

кандидат физико-математических наук,

А.В. РУСАКОВ

Пушино - 2019

ОГЛАВЛЕНИЕ

ГЛАВА 1. ВВЕДЕНИЕ	5
1.1. Актуальность	5
1.2. Цель работы и основные задачи исследования	6
1.3. Научная новизна	6
1.4. Научно-практическое значение работы	7
1.5. Основные положения, выносимые на защиту.	7
1.6. Апробация работы	7
1.7. Публикации по теме диссертации	8
1.8. Финансовая поддержка.....	8
1.9. Структура и объём диссертации	8
ГЛАВА 2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	9
2.1. Введение	9
2.2. Озёрные сообщества	10
2.3. Моделирование динамики популяций.....	15
2.4. Типы математических моделей динамики популяций	16
2.5. Принципы построения концептуальных моделей	18
2.6. Основные концептуальные модели популяционной динамики	19
2.6.1. Модели изолированных популяций	19
2.6.2. Модели межвидовых взаимодействий.....	24
2.6.3. Распределенные модели	28
2.6.4. Модели с учётом возрастной структуры популяции.....	30

2.7. Предсказуемость.....	36
2.8. Хаос	38
2.9. Хаотический режим в популяционных моделях	41
2.10. Определение динамического режима с помощью оценки параметров модели	46
2.11. Фитирование моделей данными временных рядов	46
2.12. Восстановление аттрактора по временному ряду	48
2.13. Восстановление глобальной модели по рядам данных	51
2.14. Использование рекуррентных диаграмм.....	53
2.15. Заключение.....	56
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	57
3.1. Полевые исследования.....	57
3.2. Расчет коэффициента ранговой корреляции Спирмена.....	58
3.3. Оценка горизонта предсказуемости и нижнего предела суммы положительных ляпуновских экспонент для данных полевых наблюдений с помощью численного рекуррентного анализа.....	58
3.4. Расчет горизонта предсказуемости модельных временных рядов	60
ГЛАВА 4. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ.....	62
4.1. Динамика структурированной популяции.....	62
4.1.1. Введение.....	62
4.1.2. Модель.....	62
4.1.3. Параметризация модели	73
4.1.4. Результаты	79
4.1.4.1. Динамика популяций в однородной среде обитания	79

4.1.4.2. Динамика популяций в связанных биотопах	88
4.1.5. Обсуждение результатов	91
4.2. Динамика целочисленной популяции	97
4.2.1. Введение.....	97
4.2.2. Модели	97
4.2.3. Результаты	100
4.2.3.1. Детерминированная динамика целочисленных моделей	100
4.2.3.2. Динамика целочисленных моделей с добавочным стохастическим компонентом.....	108
4.2.3.3. Динамика целочисленной модели структурированной популяции	110
4.2.4. Обсуждение результатов	114
4.3. Дивергенция динамики хлорофилла в Нарочанских озёрах	119
4.3.1. Введение.....	119
4.3.2. Результаты	120
4.3.3. Обсуждение результатов	126
4.4. Исследование динамики биомассы фито- и зоопланктона в Нарочанских озёрах с использованием рекуррентных диаграмм	131
4.4.1. Введение.....	131
4.4.2. Результаты	132
4.4.3. Обсуждение результатов	137
4.5. Заключение.....	140
ВЫВОДЫ.....	143
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	144
ПРИЛОЖЕНИЕ 1.....	174
ПРИЛОЖЕНИЕ 2.....	177
ПРИЛОЖЕНИЕ 3.....	190

Глава 1. ВВЕДЕНИЕ

1.1. Актуальность

Актуальность исследования динамических режимов и предсказуемости нерегулярных колебания популяционного обилия гидробионтов в значительной мере связана с возрастающим антропогенным влиянием на живую природу. Широкое применение минеральных удобрений в сельском хозяйстве приводит к увеличению биогенной нагрузки на природные водоёмы, что, в свою очередь, может приводить к цветению водоёма и заморным явлениям. Кроме того, хозяйственная деятельность человека значительно усиливает масштабы и интенсивность биологических инвазий – натурализаций видов, изначально несвойственных данной экосистеме. Во всем мире инвазивные виды ежегодно наносят ущерб более 1,4 трлн. долл. США (Ullrich, 2017). Необходимой является и регулирование вылова рыбы, в том числе – борьба с браконьерством. Ежегодный объём браконьерства в России оценивается в 18 миллиардов рублей (Кречмар, 2013). Отдельно можно выделить глобальное изменение климата, имеющего и непосредственное влияние на экосистемы, и расширяющего возможности распространения видов за пределы своих традиционных ареалов (Cheng et al., 2017). Данные проблемы требуют серьезных исследований в области популяционной динамики, в частности – с целью оценки предсказуемости колебаний популяционного обилия.

Исследование динамических режимов и предсказуемости популяционной динамики является одной из важных задач современной экологии. В настоящее время разработаны модели различного уровня детализации (Ricker, 1954; Beverton, Holt, 1957; Medvinsky et al., 2001; Turchin, 2003; Caplat et al., 2008; Upadhyay et al., 2010), описывающие различные режимы популяционной динамики: стационарный динамический режим, режимы регулярных и хаотических колебаний. Вопрос реализации того или иного динамического режима в природных популяциях остаётся открытым. В первую очередь это связано с недостатком данных полевых

наблюдений и высоким процентом стохастической компоненты в данных (Perry et al., 2000). Не менее важным вопросом для разработки стратегий рационального природопользования является выявление и исследование факторов, влияющих на предсказуемость динамики популяций.

1.2. Цель работы и основные задачи исследования

Основная цель работы – исследование динамических режимов и факторов, влияющих на предсказуемость динамики популяций, в частности – на примере популяций гидробионтов. С целью выявления базисных механизмов динамики популяций гидробионтов наряду с методами нелинейного анализа временных рядов в работе использованы как известные, так и оригинальные математические модели.

Для достижения указанной выше цели в работе были поставлены и решались следующие задачи:

1. Исследовать степень хаотичности и предсказуемость колебаний биомассы фитопланктона и зоопланктона Нарочанских озёр, основываясь на данных многолетнего мониторинга, проводимого сотрудниками Белорусского государственного университета.

2. Исследовать влияние снижения антропогенной нагрузки и инвазии моллюска-фильтратора *Dreissena polymorpha* на динамику фитопланктона Нарочанских озёр.

3. Исследовать влияние структурированности и фактора целочисленности популяций на предсказуемость их динамики.

1.3. Научная новизна

В работе представлены следующие новые результаты:

- 1) Динамика фитопланктона и зоопланктона Нарочанских озёр является хаотической. Динамика фитопланктона характеризуется как минимум двумя степенями свободы.

- 2) Собственная динамика популяций с учётом их целочисленности может обуславливаться конкуренцией между аттракторами. При этом популяционная динамика является регулярной на продолжительных

временных интервалах, однако на меньших по сравнению с этими интервалами отрезках времени такая динамика может быть хаотической.

3) Эндогенные факторы могут являться причиной наблюдаемых в природе долгопериодических (с периодом в десятки лет) колебаний численности популяции рыб.

4) Миграции рыб между биотопами могут инициировать дестабилизацию хаотических режимов.

5) Снижение биогенной нагрузки на озёрную экосистему наряду с биологической инвазией дрейссены привели к уменьшению корреляции между колебаниями концентрации хлорофилла *a* в каждом из озёр Нарочанской группы.

1.4. Научно-практическое значение работы

Полученные в работе результаты могут быть полезны для интерпретации данных мониторинга водных экосистем. Разработанное в ходе выполнения работы программное обеспечение может быть использовано для исследования динамики и численной оценки предсказуемости динамики популяций.

1.5. Основные положения, выносимые на защиту.

1. Предсказуемость динамики популяционного обилия с учётом целочисленности популяций зависит от конкуренции между сосуществующими регулярными динамическими режимами, которые могут представлять собой периодическую репродукцию хаотических участков.

2. Динамические характеристики аттракторов, характеризующих колебания численности популяций рыбы, существенно контролируются процессами миграции в неоднородной среде обитания, а также скоростью роста зоопланктона.

3. Хаотический аттрактор определяет горизонт предсказуемости планктона Нарочанских озёр.

1.6. Апробация работы

Основные результаты работы были представлены на ряде конференций: XII Международная научная школа-конференция молодых ученых «Биология – наука XXI века» (Пушино, 2008), Актуальные проблемы биоэкологии (Москва, 2008), Экология. Экономика. Информатика. (Ростов на Дону, 2010), Математика. Компьютер. Образование (Пушино, 2009; Дубна, 2014, 2016), Сучасні проблеми науки та освіти (Харків, 2014), Экспериментальная и теоретическая биофизика (Пушино, 2009, 2015), V Съезд биофизиков России (Ростов на Дону, 2015), Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды (Минск, 2016), Экологическая безопасность региона (Брянск, 2016), Математическое моделирование в экологии (Пушино, 2009, 2017), 11th European Conference on Mathematical and Theoretical Biology (Lisbon, 2018), Пресноводные экосистемы – современные вызовы (Иркутск, 2018).

1.7. Публикации по теме диссертации

По результатам диссертационной работы опубликовано 30 печатных работ, в том числе 14 статей.

1.8. Финансовая поддержка. Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 17-04-00048 а, № 16-31-00403 мол_а, № 11-04-00149 а.

1.9. Структура и объём диссертации

Диссертация состоит из 4 глав, 3 приложений и содержит 224 страницы, включая 10 таблиц и 49 рисунков, а также список цитируемой литературы из 327 наименования.

Глава 2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

2.1. Введение

Численность популяций подвержена множеству влияющих на неё факторов, благодаря чему она может значительно изменяться. Колебания численности зачастую имеют сезонный характер. Численность популяций нередко существенно меняется в различных частях ареала и в различных экологических зонах, она зависит от взаимодействия с другими видами и человеком, от миграций, которые также имеют сезонный, трофический, циркадный или географический характер. С другой стороны, в зависимости от условий, в которых находится популяция, численность меняется по разным законам – она может быть подвержена экспоненциальному или логистическому росту, регулярным или нерегулярным колебаниям, закономерности изменения численности одной популяции зачастую существенно влияют на закономерности изменения численности другой популяции, связанной с ней трофическими или конкурентными отношениями (McLaren, 2017).

Знания о численности популяций и её изменении очень важны как для планирования текущей хозяйственной деятельности человека, так и для стратегического прогнозирования изменений в окружающей нас природе. Чрезвычайно важна информация о численности животных и растений, заготавливаемых соответствующими отраслями промышленности – для рыболовства необходимо знать численность рыбы (Beverton, Holt, 1957; Caughley, 1994), для заготовки лекарственных растений необходимо знать их численность в пределах тех или иных частей ареала произрастания. Для сельского и лесного хозяйства критичны сведения о численности вредителей – саранчи, озимой совки, колорадского жука, тли, различных видов молей и хрущей, и т.п. (Conway, 1981). Другим примером актуальности сведений о численности популяций может быть природоохранная деятельность – необходимо оценивать численность охраняемых видов в заповедниках и заказниках, в том числе для понимания того, насколько эффективны те или

иные меры, принимаемые для сохранения популяций, будет ли эффективным сохранение за территорией статуса заказника, нужно ли изменить охранный статус того или иного вида и каков риск для того или иного вида. Наконец, сведения о численности популяций могут иметь значительную научную ценность сами по себе, и важны для понимания происходящих в живой природе процессов; закономерности, открытые для одних популяций, при определённых условиях могут быть применимы к другим популяциям (Wilson, 1992).

2.2. Озёрные сообщества

Озёра — естественные водоёмы, не имеющие непосредственного соединения с морем. Общая площадь озёр земного шара составляет примерно 2,7 млн. км², объем воды всех озер достигает 180 тыс. км³ (Рянжин, 2005). Озёра различаются по происхождению, морфометрии, водному балансу, термическому режиму, химическому составу воды и другим показателям. В озёрах обычно выделяется три зоны:

- литоральная — мелководные прибрежные участки, на которых свет достигает дна, а макрофиты укреплены на дне (Moss, 2018).

- лимническая — толща воды озера, в которую проникает свет и где возможен фотосинтез. В лимнической зоне нет укрепленных на дне растений. Нижняя граница этой зоны — компенсационный горизонт, то есть глубина, на которую проникает всего лишь 1% света. Лимническая зона вместе с литоральной образует эвфотическую зону, то есть весь объём воды, в который проникает количество света, достаточное для фотосинтеза (Wright, 2007).

- профундальная — низкопродуктивная зона, расположенная глубже лимнической зоны. На этой глубине менее 1% света по сравнению с поверхностью, поэтому там невозможен фотосинтез и нет продуцентов. Основными обитателями профундальной зоны являются микроорганизмы, грибки, факультативно в неё может заплывать крупный нектон. В этой зоне

почти нет перемешивания, связанного с ветром и происходит отложение ила. Таким образом биогенные элементы могут временно или практически навсегда удаляться из кругооборота. Профундальная зона есть не во всех озёрах, в мелких озёрах она обычно отсутствует (Kahilainen, Malinen, Lehtonen, 2009; Moss, 2018).

Озёра населяют различные живые организмы, которые традиционно принято делить на несколько групп:

- Планктон — все организмы, не способные к самостоятельному передвижению, которые могут перемещаться только вместе с течением воды. К ним относятся бактерии (бактериопланктон), одноклеточные и микроскопические водоросли и фотосинтезирующие простейшие (фитопланктон), разнообразные гетеротрофные простейшие, некоторые моллюски, членистоногие, яйца и личинки беспозвоночных, рыб, земноводных (зоопланктон).

- Нектон — свободно плавающие организмы. Типичный пример — рыбы, земноводные.

- Бентос — совокупность организмов, обитающих на дне озера, в том числе зарывающиеся в ил (зообентос и фитобентос) (Moss, 2018).

- Также выделяется несколько других менее важных групп — нейстон (флора и фауна, сосредоточенная над и под плёнкой на поверхности воды), плейстон (полупогруженные в воду организмы) и другие (Dodds, Whiles, 2010).

Место обитания бентосных организмов — дно озера, которое называется бенталью. Пелагиаль — место обитания пелагических организмов (планктона, нектона и др.), то есть вся толща воды озера.

Трофические цепи в озёрах могут быть довольно сложными и содержат организмы всех уровней пищевой пирамиды. Биоценоз водоёма включает в себя разнообразных продуцентов, консументов и редуцентов. Автотрофные организмы, главным образом фотосинтезирующие растения и микроорганизмы (реже — хемосинтезирующие), заполняют базовую нишу

продуцентов. Консументы представлены широким спектром, включающим главным образом животных, начиная от растительноядных организмов, поглощающих как фитопланктон, так и крупные растения, заканчивая хищниками высоких порядков и паразитами. Разнообразные редуценты представляют собой животных-детритофагов, грибы и микроорганизмы, разрушающие любую органику, в том числе растительные остатки, не усваиваемые больше никем (Dodds, Whiles, 2010).

В прибрежной (литоральной) зоне озёрных экосистем обычно присутствуют два основных типа фотосинтезирующих продуцентов — свободно плавающие растения (в том числе микроскопический фитопланктон, водоросли и некоторые цветковые растения, такие как ряска или рдест) и укоренившиеся в дно растения, главным образом цветковые. Укоренившиеся растения входят в следующие концентрически расположенные зоны: зону надводной вегетации (фотосинтезирующие побеги находятся над поверхностью воды, при этом из донных осадков могут извлекаться биогенные элементы, как, например, у камышей или рогоза); зону растений, укоренённых на дне и имеющих листья, плавающие на поверхности воды (такие растения во многом аналогичны растениям из первой зоны, но могут в большей степени затенять пространство под собой, как, например, кувшинки); и наконец, зона растений с подводными побегами, у которых весь цикл вегетации проходит под водой (фотосинтез и минеральное питание полностью проходят в толще воды, как, например, у харовых водорослей и некоторых рдестов) (Moss, 2018).

Консументы прибрежной зоны представлены в водоёмах наиболее разнообразно по сравнению с другими зонами. В придонной части литорали много различных беспозвоночных (мшанки, коловратки, нематоды, личинки насекомых, моллюски и т.д.). Зоопланктон включает в себя личинок различных беспозвоночных и многочисленных мелких ракообразных, являющихся основным источником пищи для многих консументов более высокого порядка. Нектон представлен разнообразными позвоночными, как

жабродышащими (рыбы, личинки земноводных), так и нуждающимися в кислороде воздуха (многие земноводные, водные черепахи). При этом многие из этих животных большую часть своей жизни проводят в прибрежной зоне, где питаются и размножаются. Состав консументов лимнической зоны довольно беден. Зоопланктон представлен растительноядными ракообразными и коловратками. Единственным представителем нектона лимнической зоны являются рыбы (Tundisi, Matsumura-Tundisi, 2011).

В лимнической зоне продуценты представлены в основном цианобактериями, диатомовыми и зелёными водорослями. Вместе они образуют фитопланктон. Соотношение разных форм фитопланктона и его плотность может сильно варьировать в зависимости от условий в конкретном водоёме, от сезона, температуры и пр. Освещённость и температура существенно влияют на интенсивность фотосинтеза (Harris, 1986; Девяткин и др., 2000), что и определяет плотность фитопланктона и годичный сезонный цикл его численности. Скорость роста фитопланктона при увеличении на каждые 10°C возрастает вдвое (Девяткин и др., 2000). У различных групп и видов фитопланктона могут отличаться температурные оптимумы, что зачастую ведёт к тому, что разные виды достигают максимума численности в разное время (Козицкая, 1991). Так, диатомовые водоросли хорошо развиваются при относительно низкой температуре воды, и имеют осенний и весенний пики развития. Многие цианобактерии и зелёные водоросли имеют оптимум в районе 19 – 23°C, вместе с эвгленовыми водорослями они имеют пик, приходящийся на лето и начало осени. В эвтрофицированных водоёмах при значительном повышении температуры и избытии биогенных элементов, поступающих со сточными водами, может происходить интенсивный рост численности цианобактерий (Кожова, 1980; Hyenstrand et al, 1998).

Бурное развитие фитопланктона приводит к увеличению продуктивности водоёма и к ухудшению качества воды: снижению

концентрации кислорода и уменьшению прозрачности, что в свою очередь может вести к замору рыбы. Такое явление называется эвтрофикацией. Такие изменения обусловлены повышением количества биогенных элементов ввиду их естественного накопления и старения водоёма или в связи с антропогенным влиянием. Увеличение поступления в водоём азота, фосфора и других биогенных элементов, приводит к повышению его трофического статуса. Водоём с низкой концентрацией фитопланктона и высокой прозрачностью называется олиготрофным.

Концентрация азота и фосфора лимитирует рост растений, не имеющих возможности самостоятельно производить эти биогены. Уровень азота и фосфора прямо влияет на скорость роста, состав и объём озёрного планктона. Азот попадает в озёра путем азотфиксации атмосферного азота и с поступлением талых вод, несущих растворённые соединения из почвы. При недостатке азота благодаря своей способности к азотфиксации в планктонных сообществах начинают доминировать цианобактерии. Например, описано (Алымов, 2009) снижение количества цианобактерий и повышение количества пиропитовых и зелёных водорослей при достижении в Каспийском море концентрации минерального азота в 50 мкг/л. При этом наблюдался рост количества цианобактерии *Oscillatoria sibirica* в 3 раза при падении концентрации минерального азота до 20 мкг/л. В потреблении фитопланктоном азота существует баланс между нитратами и аммонийным азотом — так, нитраты начинают усваиваться только тогда, когда их концентрация больше 28 мкг/л, а концентрация аммония меньше 14 мкг/л. На примере реки Белой описано (Шкундина, 1996), что только аммонийный азот влиял на развитие фитопланктона как независимого фактора. Неорганический азот, по мере его усвоения фитопланктоном, превращается в органический азот, который может быть фактором, влияющим на следующие уровни трофической цепочки, например, на биомассу зоопланктона. Описано повышение уровня зоопланктона Южного и Среднего Каспийского моря при концентрациях органического азота 550-698 мкг/л (Алымов, 2009).

Фосфор — ключевой биогенный элемент, от которого напрямую зависит объём первичной продукции водоёма. Фосфор лимитирует развитие водорослей при соотношении $N_{мин}:P_{мин}>17$, при соотношении $10<N_{мин}:P_{мин}<17$ первичную продукцию лимитируют оба элемента, $N_{мин}:P_{мин}<10$ лимитантом является азот (Forsberg, 1979; Дмитриев, 1995).

Снижение концентрации азота и фосфора, заселение организмов-фильтраторов может понизить трофический статус водоёма. Кроме того, вселение фильтраторов приводит к так называемой «бентификации» (увеличению биомассы бентоса) (Остапеня и др., 2012).

Для оценки трофического статуса водоёма обычно применяется индекс Карлсона в одной из трех модификаций (Carlson, 1977):

$$\text{по прозрачности водоёма: } TSI(SD) = 10 \left(6 - \frac{\ln SD}{\ln 2} \right)$$

$$\text{по содержанию хлорофилла } TSI(Chl) = 10 \left(6 - \frac{2,04 - 0,68 \ln Chl}{\ln 2} \right)$$

$$\text{по концентрации общего фосфора } TSI(TP) = 10 \left(6 - \frac{\ln \frac{48}{TP}}{\ln 2} \right)$$

Прозрачность воды уменьшается в ряду от олиготрофного к дистрофному озеру. Содержание хлорофилла и концентрация фосфора увеличиваются с ростом продуктивности водоёма.

2.3. Моделирование динамики популяций

Для оценки и изучения динамики численности популяций используют как методы анализа данных полевых наблюдений и экспериментов, так и методы математического моделирования. Стоит учесть, что наблюдения в экологии всегда сопровождаются значительной погрешностью, и полученные временные ряды оказываются, как правило, короткими и сильно зашумленными (Perry et al., 2000). Эксперимент в полной мере не способен воссоздать условия конкретной экосистемы, а проведение экспериментов над природными экосистемами может привести к непредсказуемым

последствиям. В связи с этим возрастает значение математического моделирования.

Преимущество математического моделирования как подхода состоит в возможности прогнозирования и оценки влияния гипотетических факторов, в том числе мер, предполагаемых для корректировки численности популяции.

2.4. Типы математических моделей динамики популяций

В моделировании экологических процессов используют модели, которые можно разделить на три группы. Первая группа моделей основана на численных соотношениях и закономерностях, обнаруженных на практике. При этом такие численные соотношения и закономерности не следуют из понимания механизмов, лежащих в их основе, и не имеют какого-либо обоснования, кроме опытных наблюдений (Snell, Serra, 1998). Модели этой группы обычно используют при описании отдельных процессов в более сложных моделях.

Ко второй группе моделей относятся концептуальные модели, описывающие основные взаимодействия между видами. Целью таких моделей является расшифровка механизмов изучаемых процессов. Они представляют собой системы дискретных или дифференциальных уравнений обычно не очень высокого порядка. Такие модели воспроизводят качественный характер динамики популяций, колебания численности или образование пространственных структур, и позволяют судить о ключевых параметрах, управляющих динамикой системы.

Третья группа включает в себя модели, дающие подробное и детальное описание реально существующих экосистем. Работа таких моделей имитирует процессы, происходящие в природных объектах. При этом в качестве основы используются данные, полученные в ходе масштабных исследований этих экосистем и хорошо проработанные теоретические основы. Такие модели нужны для получения максимально полных и точных прогнозов развития реально существующих экосистем, в том числе для

получения информации о том, как себя будет вести объект при изменении условий, например, при антропогенном воздействии.

С развитием теории динамических систем стало очевидным, что построение всеобъемлющих моделей природных экосистем невозможно в силу сложности объекта исследований, и всегда существует необходимость выбора определённого уровня абстракции.

2.5. Принципы построения концептуальных моделей

В экологии широкое применение нашли концептуальные модели (Lotka, 1925; Volterra, 1926; Kolmogorov et al., 1937, Свирежев, 1987; Hanski, 1999; Medvinsky et al., 2001a,b; 2002a,b; Базыкин, 2003; Petrovskii, Malchow, 1999). Концептуальная модель должна отвечать «принципу простоты», требующему конструирование максимально простой модели, способной выполнять требуемые функции (Романовский, 2003). Также концептуальная модель должна быть достаточно «грубой» (структурно устойчивой), это означает, что при малых изменениях параметров режим функционирования системы не меняется принципиально (Андронов и др., 1967; Анищенко и др., 1999). Структурная устойчивость особенно важна в таких областях как экология, где параметры могут быть определены не точно или варьировать от случая к случаю.

При конструировании модели необходимо выделить основные компоненты, из которых состоит экосистема, начиная с трофических уровней и видов, и заканчивая отдельными возрастными или половыми группами внутри видов. Далее определяют характер взаимодействия между группами (размножение, рост, трофические взаимодействия и т.д.) и составляют балансовые соотношения. При составлении балансовых соотношений необходимо учитывать закон ограничивающего фактора Либиха (система, то есть вид или популяция, ограничена тем фактором, который находится в недостатке) и закон толерантности Шелфорда (система может быть ограничена как фактором, находящимся в недостатке, так и фактором, находящимся в избытке, при этом под пределом толерантности к данному фактору понимается диапазон между максимальным и минимальным переносимым системой значением фактора).

Для упрощения модели важно уменьшать количество переменных. В связи с тем, что разные процессы в экологических системах протекают на разных временных масштабах, можно выделить «быстрые» и «медленные» переменные. Для «быстрых» переменных дифференциальное уравнение

можно заменить алгебраическим, медленно же изменяющиеся переменные можно заменить параметрами. Такой способ уменьшения числа переменных основан на теореме Тихонова (Тихонов, 1952).

Также для уменьшения количества независимых переменных модели используют принцип аллометрии (Huxley, 1932; Rensch, 1960a; Rensch, 1960b), основанный на заведомо известных соотношениях различных параметров: к примеру, соотношение размеров рыбы и массы её тела, которое является специфичным для каждого вида. Применение таких зависимостей позволяет упростить модель за счёт использования меньшего числа параметров.

2.6. Основные концептуальные модели популяционной динамики

2.6.1. Модели изолированных популяций

Первой моделью популяционной динамики была модель неограниченного роста Томаса Мальтуса (рис. 1а), согласно которой происходит экспоненциальный рост численности населения (Мальтус, 1993).

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad (1)$$

Несмотря на то, что эта модель не соответствует реальному росту народонаселения, она все же оказалась применима к широкому классу динамических процессов, которые в основном наблюдались в лабораторных условиях (Федоров, Гильманов, 1980).

В случае двуполой популяции скорость размножения пропорциональна вероятности встречи двух особей, эта особенность учтена в модели гиперболического роста (Forster, 1960; Капица, 1996):

$$\frac{dN}{dt} = rN^2 \quad (2)$$

Промежуточную зависимость плодовитости от численности имеет другая модель (Базыкин, 1969):

$$\frac{dN}{dt} = rN^2 / (l + N) \quad (3)$$

В этой модели при малых численностях популяции $N \ll l$ популяция размножается по гиперболическому закону, а при больших численностях $N \gg l$ по экспоненциальному.

Более правдоподобными являются модели с ограниченным ростом. Ограниченный рост популяции хорошо описывается логистическим уравнением (Lotka, 1925):

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (4)$$

K и r – положительные параметры, параметр r характеризует скорость размножения, а параметр K – ёмкость среды обитания. При небольшой численности популяция растёт экспоненциально, а по достижении ёмкости среды K , численность выходит на стационар. Кривая роста имеет характерный сигмоидальный вид (рис. 1б). Впервые рост численности популяции с помощью этого уравнения описал Пьер-Франсуа Ферхюльст (Verhulst, 1838), поэтому это уравнение (4) часто называют уравнением Ферхюльста.

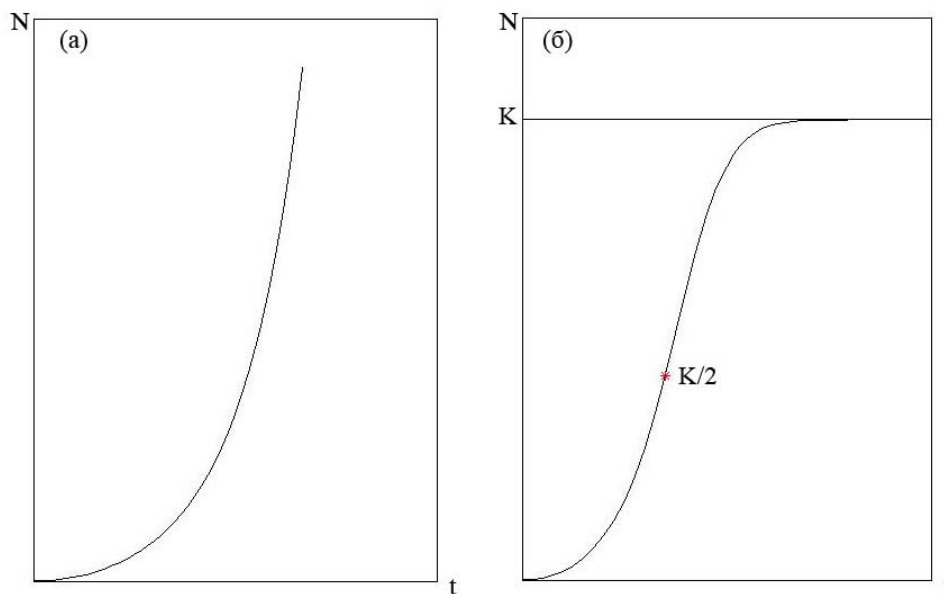


Рисунок 1. а) экспоненциальная кривая роста численности популяции, б) логистическая кривая роста при ёмкости среды, равной K .

Несмотря на то, что логистическое уравнение позволяет учитывать зависимость скорости роста популяции от её плотности и ограниченности ресурсов, скорость роста реальной популяции по мере увеличения плотности сначала растёт и только после некоторого значения начинает падать. Это явление называется эффектом Олли (Allee, 1978). В случае сильного эффекта Олли популяция вымирает при снижении плотности до некоторой критической величины, что может быть связано как с низкой вероятностью встречи особей в брачный период, так и со сложностью отражения атак хищников маленькой группой особей.

Логистическое уравнение с учетом эффекта Олли имеет вид:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) (N - l), 0 < l < K, r > 0 \quad (5)$$

Существенным недостатком модели логистического роста является то, что максимальная численность считается изначально заданной, модель с учетом эффекта Олли тоже не лишена этого недостатка. Кроме того, точка перегиба логистической кривой всегда имеет координату $\frac{K}{2}$, что необязательно соблюдается в природе (Kingsland, 1995).

Модель логистического роста также используется и в дискретном виде:

$$x(t + 1) = rx(t)(1 - x(t)) \quad (6)$$

Величина x в логистическом отображении (6) принимает значения от 0 до 1, а величина r от 0 до 4. Варьируя параметр r , можно получить качественно разные типы динамики плотности (стационарный режим, регулярные и нерегулярные колебания). Логистическое отображение (6) при определенных параметрах может давать отрицательную плотность популяции. Этого недостатка лишена модель Рикера (Ricker, 1954).

$$N(t + 1) = N(t)e^{-r(1-N(t))/K}, \quad (7)$$

Здесь r – скорость размножения, K – ёмкость среды. Или в несколько упрощенном виде:

$$N(t + 1) = aN(t)e^{-bN(t)}, a > 1, b > 0 \quad (8)$$

В модели Рикера (7,8) предполагается, что размножение происходит в дискретные моменты времени, при этом поколения не перекрываются. Изначально численность потомков пропорциональна численности родителей, но до следующего периода размножения доживают не все. Потомки вынуждены конкурировать за ресурс так, что смертность потомков зависит от их плотности. При этом $N(t+1)$ растет с ростом $N(t)$ до достижения максимума, после чего начинает снижаться (рис. 2). Такая зависимость характерна для «подавительной» конкуренции (англ. scramble competition, перевод термина взят из: Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989) – таком типе конкуренции, при котором лимитирующий ресурс распределяется равномерно между всеми конкурирующими особями так, что в случае нехватки ресурса не выживает никто (Den Berg, Rossing, Grasman, 2006; Brännström, Sumpter, 2005).

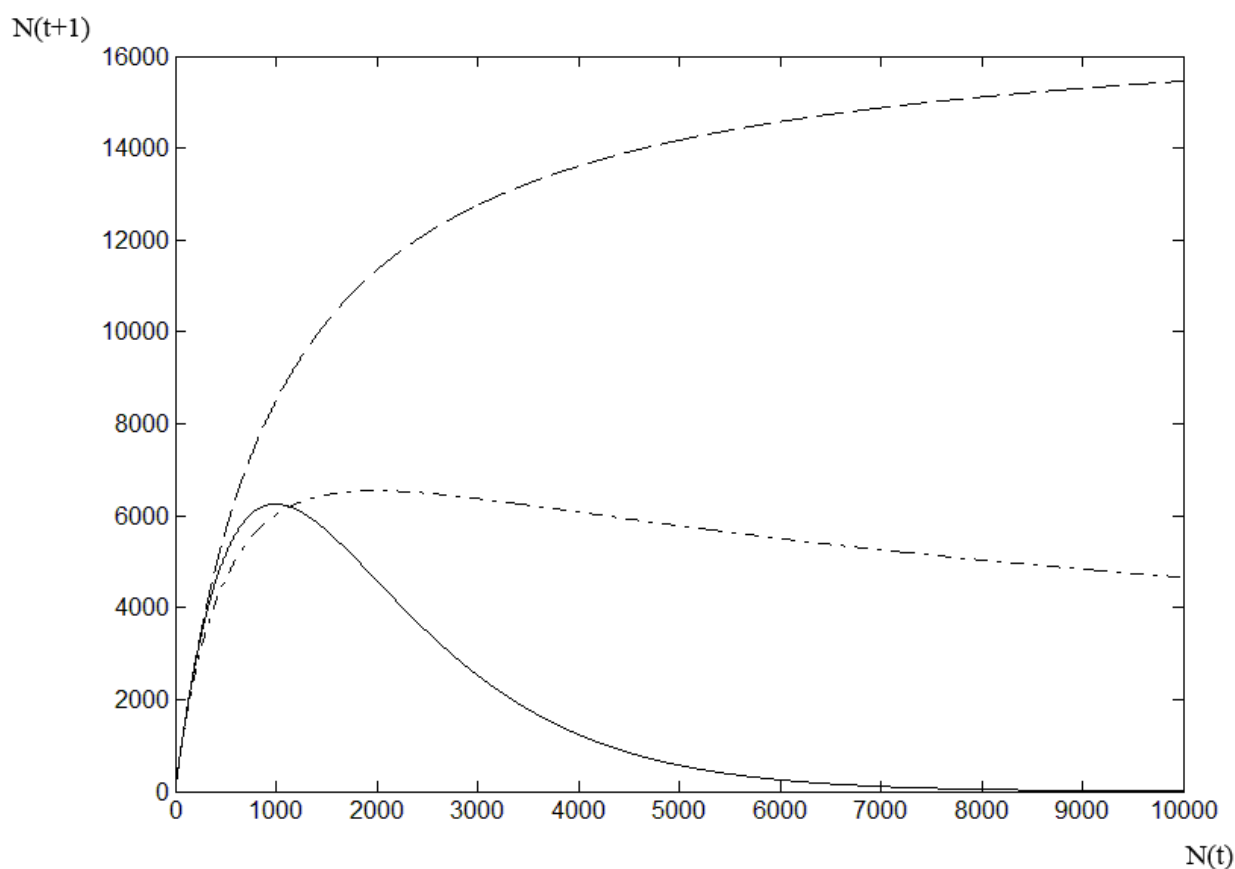


Рисунок 2. Кривые запас-пополнение для моделей Рикера (8) (сплошная линия), Бивертон-Холта (9) (пунктирная линия) и Хасселя (10) (штрих-пунктирная линия). Значения параметров: $a=17$, $b=0.001$, $c=1.5$.

В модели Рикера также можно получить разные динамические режимы, в том числе и хаотический (Solé, Bascompte, 2006).

В основу модели Бивертон-Холта (Beverton, Holt, 1957) положен другой тип конкурентных отношений - «состязательная» конкуренция (англ. contest competition, перевод термина взят из: Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989), при которой победитель получает лимитирующий ресурс полностью, проигравший же не получает ничего (Den Berg, Rossing, Grasman, 2006; Brännström, Sumpter, 2005).

$$N(t + 1) = \frac{aN(t)}{1 + bN(t)} \quad (9)$$

В этой модели $N(t + 1)$ растет с ростом $N(t)$ до определенного предела, после чего выходит на стационар (рис. 2).

Модель Бивертон-Холта является частным случаем модели Хасселя (Hassell, 1975):

$$N(t + 1) = \frac{aN(t)}{(1 + bN(t))^c} \quad (10)$$

Кривая запас-пополнение для модели Хасселя при $c > 1$ так же, как и в модели Рикера, имеет максимальное значение, по достижении которого с ростом $N(t)$ значение $N(t + 1)$ уменьшается (рис. 2).

Обобщенная модель Деризо (Deriso, 1980) при различных значениях параметра c принимает формы описанных выше моделей:

$$N(t + 1) = aN(t)(1 - bcN(t))^{\frac{1}{c}} \quad (11)$$

При $c = -\infty$ $N(t + 1) = aN(t)$ модель Мальтуса

При $c = -1$ $N(t + 1) = \frac{aN(t)}{1 + bN(t)}$ модель Бивертон-Холта

При $c = 0$ $N(t + 1) = aN(t)e^{-bN(t)}$ модель Рикера

При $c = 1$ $N(t + 1) = aN(t)(1 - bN(t))$ логистическое отображение

Все описанные выше концептуальные модели популяционной динамики рассматривают одиночные популяции без учета возрастной и половой структуры, пространственного распределения и межвидового взаимодействия.

2.6.2. Модели межвидовых взаимодействий

Межвидовые взаимодействия в экологии можно условно разбить на три основных типа:

1) Взаимодействия, тем или иным образом выгодные для всех взаимодействующих видов. К этому типу относят облигатный симбиоз или мутализм (совместное существование взаимовыгодно, раздельное существование невозможно) и протокооперацию (факультативный симбиоз, при котором сожительство выгодно, но не обязательно);

2) Взаимодействия, при которых одна из сторон получает значительную пользу, а другая — вред, например, хищничество или паразитизм;

3) Взаимодействия, невыгодные всем сторонам, например, конкуренция за общие ресурсы или аллелопатия (взаимное подавление, вызванное самим процессом жизнедеятельности организмов).

Кроме того, учитывают особые типы взаимодействий: в случае комменсализма одна из сторон получает выгоду, а в случае аменсализма одна из сторон получает вред, при этом другая сторона при комменсализме или аменсализме не получает ни выгоды, ни вреда.

История моделирования взаимодействия популяций началось с модели взаимодействия типа «хищник-жертва». Эта модель была независимо разработана А. Лоткой (Lotka, 1925) и В. Вольтеррой (Volterra, 1931):

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax - bxy \\ \frac{dy}{dt} = -cy + dxy \end{cases} \quad (12)$$

Где x — плотность популяции жертвы и y — плотность популяции хищника, a — коэффициент размножения популяции жертвы в отсутствие

хищника, b — удельная скорость потребления популяцией хищника популяции жертвы при единичной плотности обеих популяций, c — естественная смертность хищника, d/b — коэффициент переработки потребленной хищником биомассы жертвы в собственную биомассу.

Модель взаимодействий типа «хищник-жертва» основана на следующих принципах:

1) численность популяции жертвы увеличивается по экспоненте, если нет хищника, а численность популяции хищника снижается по экспоненте, если нет жертвы;

2) за единицу времени хищник выедает такую величину популяции жертвы, которая линейно зависит от плотности популяций хищника и жертвы;

3) биомасса жертвы при поедании превращается в биомассу хищника пропорционально неизменной константе;

При этом нет никаких прочих факторов, влияющих на численность хищника и жертвы.

В безразмерных переменных система уравнений принимает вид:

$$\begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u(1 - v) \\ \frac{dv}{d\tau} = \gamma v(u - 1) \end{cases} \quad (13)$$

Где $u(\tau) = \frac{d}{c}x(t)$, $v(\tau) = \frac{b}{a}y(t)$, $\tau = at$, $\gamma = \frac{c}{a}$.

Система имеет две неподвижные точки: $(0, 0)$, $(1, 1)$, то есть равновесное состояние с постоянной численностью хищников и жертв. В результате отклонения от стационарного состояния в системе могут появиться неустойчивые колебания численности (рис. 3).

Стационарные значения для численностей хищников и жертв равны для необезразмеренных переменных:

$$x_{\text{ст}} = d/c$$

$$y_{\text{ст}} = a/b$$

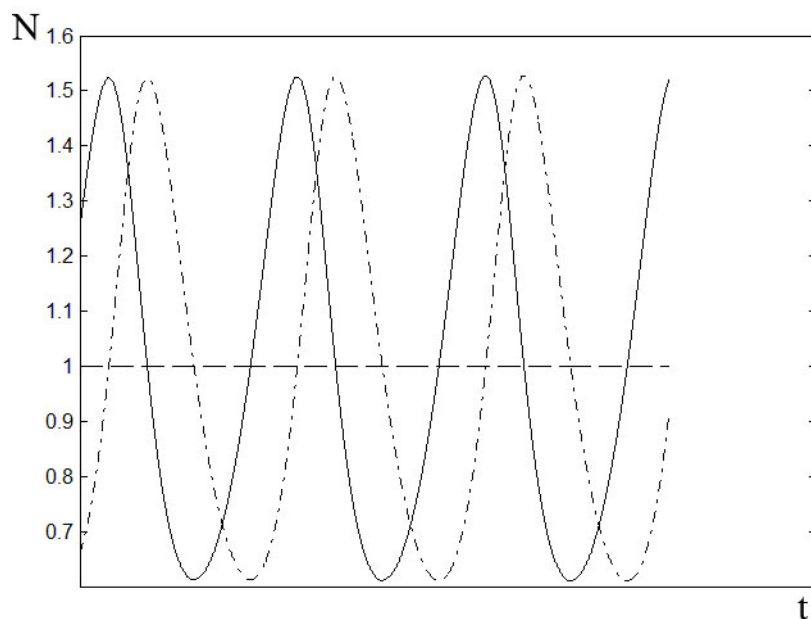


Рисунок 3. Колебания плотности жертвы $u(t)$ (сплошная линия) и плотности хищника $v(t)$ (штрих-пунктир) при $\gamma=1$, $u(0)=1.25$, $v(0)=0.66$.

Принципиальная возможность существования эндогенных колебаний в системе двух видов стала наиболее известным результатом работ Лотки и Вольтерры. В силу неустойчивости модель не может быть использована для предсказания численности, однако она позволяет сделать качественный нетривиальный вывод об уменьшении среднего числа хищников и увеличении среднего числа жертв при равномерном пропорциональном численности истреблении обоих видов. Это утверждение носит названия принципа Вольтерры и подтверждается наблюдениями (Братусь, Новожилов, Платонов, 2010).

В модели Лотки-Вольтерры (12) предполагается линейный функциональный ответ – прямо пропорциональная зависимость скорости потребления пищи от её численности. Существуют так же модели «хищник-жертва» с другими типами функциональных ответов: модель Розенцвейга-МакАртура (Rosenzweig-MacArthur, 1963) с гиперболическим функциональным ответом:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = r_0 x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{cxy}{d+x} \\ \frac{dy}{dt} = -\delta_0 y + \chi \frac{cxy}{d+x} \end{cases} \quad (14)$$

Уравнение для хищника можно параметризовать иначе:

$$\frac{dy}{ydt} = \chi y \left(-\mu + \frac{cx}{d+x}\right) \quad (15)$$

Здесь μ – скорость потребления пищи, необходимая для выживания хищника. Модель демонстрирует стационарный режим и устойчивый предельный цикл. Колебания появляются при соблюдении неравенства:

$$d/k < (c - \mu)/(c + \mu).$$

Сигмоидальный функциональный ответ рассматривает модель Йодзиса (Yodzis, 1989):

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = r_0 x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{cx^2 y}{d^2 + x^2} \\ \frac{dy}{dt} = -\delta_0 y + \chi \frac{cx^2 y}{d^2 + x^2} \end{cases} \quad (16)$$

Функциональный ответ в форме Беддингтона (Beddington, 1975) представлен в модели де Анжелиса (deAngelis et al., 1975).

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = r_0 x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{cxy}{d+by+x} \\ \frac{dy}{dt} = -\delta_0 y + \chi \frac{cxy}{d+by+x} \end{cases} \quad (17)$$

Динамика модели де Анжелиса близка к динамике модели Розенцвейга-МакАртура, но с меньшей вероятностью возникновения колебаний.

В модели Базыкина (Базыкин, 1974) гиперболический функциональный ответ сочетается с самоограничением в уравнении для хищника:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = r_0 x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{cxy}{d+x} \\ \frac{dy}{dt} = -\delta_0 y - \delta_1 y^2 + \chi \frac{cxy}{d+x} \end{cases} \quad (18)$$

В том случае, если плотность популяции жертвы достаточно высока, мы приходим к логистическому уравнению для хищника. Динамика системы Базыкина еще более регулярна: для возникновения колебаний помимо условий, определенных моделью Розенцвейга-МакАртура, необходимо также чтобы коэффициент самоограничения δ_1 был достаточно мал.

Рассмотренные выше модели взаимодействия популяций по типу «хищник-жертва» являются непрерывными и представляют собой системы дифференциальных уравнений. Модели системы «хозяин-паразитоид», несмотря на схожесть с моделями системы «хищник-жертва», обычно формулируются в виде дискретных разностных уравнений.

Фундаментальная модель Николсона-Бейли (Nicholson, Bailey, 1935) характеризуется неустойчивыми расходящимися колебаниями:

$$\begin{cases} N_{t+1} = N_t \exp(r_0 - aP_t) \\ P_{t+1} = N_t(1 - \exp(-aP_t)) \end{cases} \quad (19)$$

Беддингтон добавил самоограничение в уравнение динамики плотности хозяина, скомбинировав модель Николсона-Бейли с моделью Рикера (Beddington et al., 1975)

$$\begin{cases} N_{t+1} = N_t \exp\left(r_0\left(1 - \frac{N_t}{K}\right) - aP_t\right) \\ P_{t+1} = N_t(1 - \exp(-aP_t)) \end{cases} \quad (20)$$

Модель Беддингтона (20) в зависимости от параметров реализует множество динамических режимов: стационарный режим, предельный цикл, квазипериодический режим и хаос.

2.6.3. Распределенные модели

В рассмотренных выше моделях предполагалось, что плотность популяции одинакова во всех точках пространства, такие модели называют точечными. В том случае, если плотность популяции не успевает выравняться, необходим учёт пространственных эффектов. В дискретных моделях появляются обменные члены, а в непрерывных моделях – производные по пространству, и модель сводится к системе уравнений в частных производных. Такие модели носят название распределенных.

Например, модель «хищник-жертва» в том случае, если миграция особей носит ненаправленный характер, примет вид:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = ax - bxy + D_1 \frac{d^2x}{dr^2} \\ \frac{dy}{dt} = -cy + dxy + D_2 \frac{d^2y}{dr^2} \end{cases} \quad (21)$$

D_1, D_2 – коэффициенты диффузии.

В работе (Chow, Tam, 1976) показано, что в такой системе при условии неограниченности ареала обитания могут возникать решения в виде движущихся волн. В том случае, если жертва не мигрирует ($D_1=0$), появляются пики плотности популяций хищника и жертвы на фронте волны, а за её фронтом плотность популяций близка к константе. Такие «волны погони и бегства» повторяются в различных областях пространства в разные моменты времени (рис. 4, 5). При значительно превосходящей подвижности хищников по сравнению с подвижностью жертв могут формироваться диссипативные структуры – пространственно-неоднородные стационарные распределения плотности популяций (Segel, Jackson, 1972).

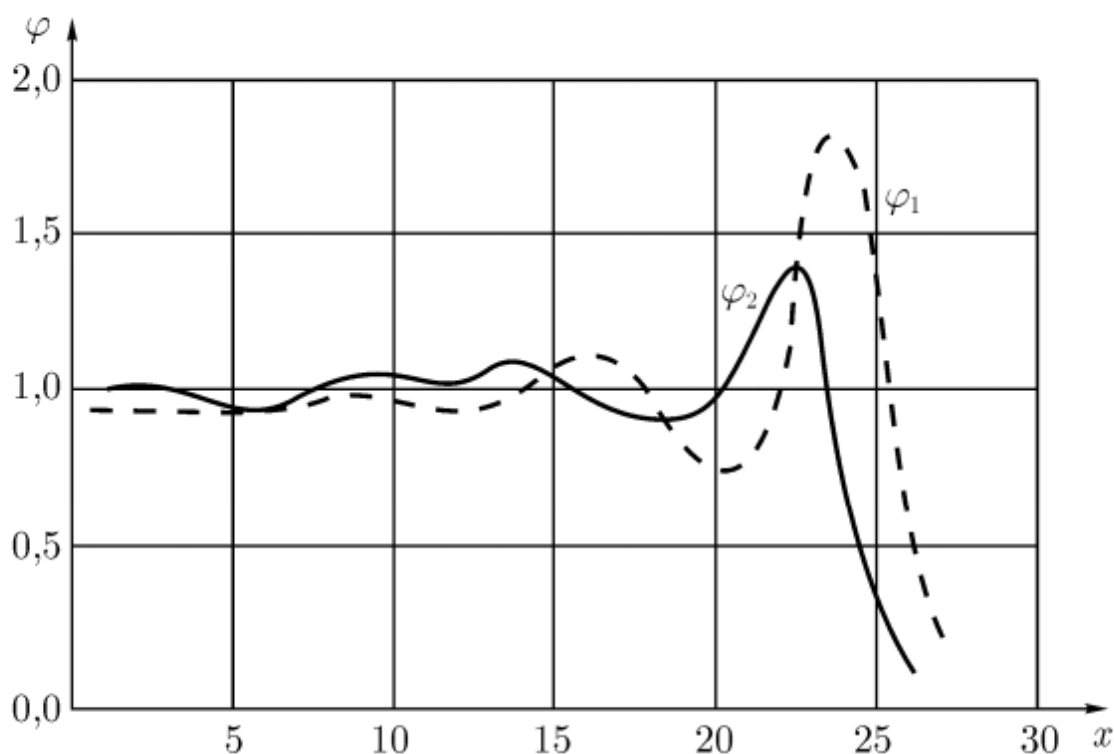


Рисунок 4. Распределение плотности популяции хищников φ_2 и жертв φ_1 в пространстве (переменная x) (Chow, Tam, 1976).

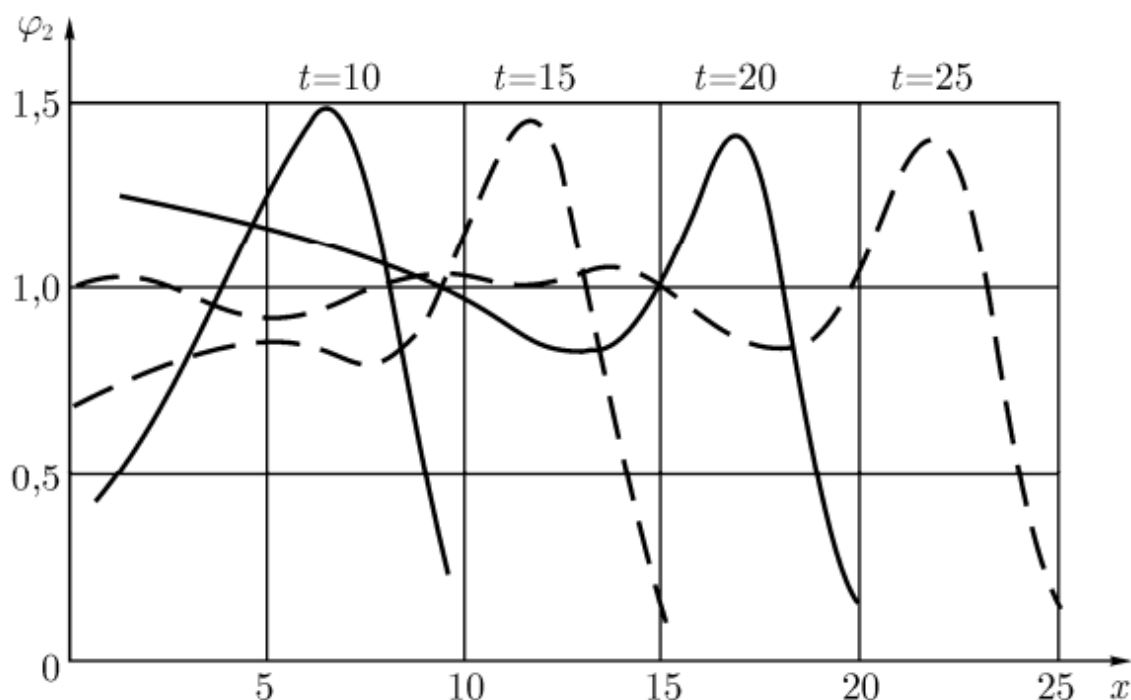


Рисунок 5. Распределение плотности популяции хищников φ_2 в пространстве (x) в различные моменты времени в случае малой подвижности жертв – волна погони (Chow, Tam, 1976).

2.6.4. Модели с учётом возрастной структуры популяции

Часто один вид не может быть должным образом смоделирован как одна популяция, и лучше рассматривать его как структурированную популяцию, в которой особи разделены на классы или этапы (Briggs et al., 2010). Например, в описанных выше моделях типа «нерестовый запас – пополнение» под нерестовым запасом понимается половозрелая часть популяции, а под пополнением – впервые нерестящиеся особи. В чистом виде такой подход применим только к тем видам рыб, у которых нерест происходит один раз в жизни (например, лососевые). Большинство же рыб способны к многократному нересту и имеют сложную возрастную структуру популяции. Г.Н. Монастырский (1949), проанализировав структуру нерестовой части популяции, выделил три типа. Если вся нерестовая часть популяции состоит из особей, нерестящихся впервые, Монастырский относит её к первому типу. Такой тип нерестовой популяции характерен для многих

лососей и некоторых бычков. Для популяций второго типа и третьего типа характерно наличие особей, нерестящихся повторно, то есть остатка. Для популяций второго типа количество особей в остатке нерестового стада меньше количества особей, нерестящихся впервые, то есть пополнения. Примером рыб с популяциями второго типа являются многие сельди. Для третьего типа характерен небольшой размер пополнения при превосходящем его остатке. Для рыб этой группы типично достижение половой зрелости в довольно большом возрасте и сложная структура популяции, большая часть которой и относится к остатку и может содержать большое число старых особей. Эти популяции могут содержать рыб, нерестящихся ежегодно, или, наоборот, нерестящихся раз в несколько сезонов (что характерно для многих осетровых).

Сложная структура рыбной популяции затрудняет оценку рыбных запасов, т.к. в основном методы определения численности и биомассы рыб являются косвенными и дают относительные показатели (подробный обзор методов учета см. в Китаев, 2007).

Нерестовый запас может быть оценен по количеству плавающей икры с учетом соотношения полов и средней плодовитости самок (Качина, Сергеева, 1978; Фадеев, 1999). Аналогичный метод также применим для учёта донной икры. Например, в работах (Treasuter, 1983; Newsome, Aalta, 1987) была произведена оценка количества икры окуня с использованием водолазной техники. Недостатки этого метода связаны с ошибками в подсчете икринок, оценке плодовитости и соотношения полов.

Промысловую часть популяции можно оценить по улову на единицу площади. Вылов рыбы производится тралом, закидным неводом или сетью на определенной площади. При этом важно правильно оценить коэффициент уловистости орудия лова (см. например Печников, Терешенков, 1984). Мечение рыбы широко используется для определения численности популяций рыб, коэффициентов уловистости орудий лова, выживаемости и вылова (например, Рикер, 1979). При применении метода мечения и

повторного вылова возможны ошибки, вызванные неравномерным распределением меченых рыб, потери меток и др. Кроме того, при вылове можно учесть только ту часть популяции, которая улавливается орудиями лова.

Учёт рыбы гидроакустическим методом позволяет оценивать то, как рыбы распределяются в пространстве, как в вертикальном, так и в горизонтальном направлении (Кузнецов, 2013). Дополнительно, гидроакустические методы применяются для оценки и мониторинга параметров сетей, тралов и других приспособлений для отлова рыбы (Кузнецов, Поляничко, Убарчук, 2015).

Прямые же методы, такие как спуск озера, использование ихтиоцидов и взрывчатых веществ, не применимы в большинстве случаев. Такие методы нельзя использовать для озёр в природоохранных зонах или нецелесообразно использовать в том случае, если оценка проводится с целью сохранить ихтиофауну или существующие биоценозы. Прямые методы имеют технические ограничения к применению в крупных озёрах (Костоусов, 2008).

Впервые возрастная структура рыбной популяции была учтена при составлении модели нашим соотечественником Ф.И. Барановым (Баранов, 1918). Он предполагал, что с каждым годом численность конкретного поколения рыб уменьшается согласно уравнению:

$$N(t) = N_0 e^{-Zt}, \quad (22)$$

Где N_0 – начальная численность, t – время, Z – скорость вымирания рыбы.

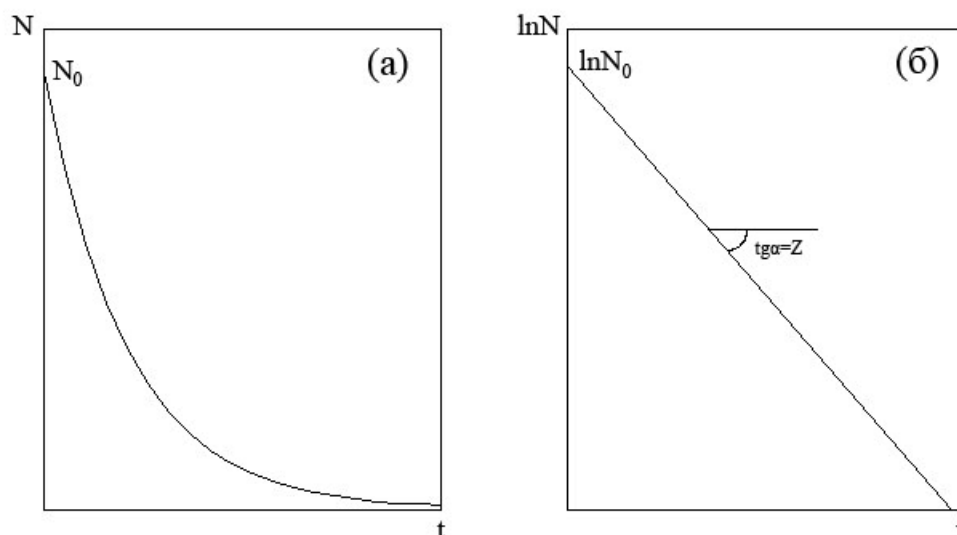


Рисунок 6. а) Динамика численности поколения согласно уравнению Баранова, б) линейное снижение логарифма численности поколения с возрастом.

Кривая выживания имеет вид нисходящей экспоненты и показана на рисунке 6. В том случае, если популяция стабильна, то эта кривая будет отражать не только динамику численности одного поколения, но и возрастную структуру всей популяции. Если прологарифмировать уравнение Баранова получим линейную зависимость логарифма численности от возраста (рис. 6б). Усиление промысла при условии сохранения численности молоди (N_0) будут приводить к увеличению угла наклона прямой. Баранов считал, что экономическая эффективность при перелове снизится быстрее, чем появится угроза существованию популяции. При «перелове по пополнению» временно изменится возрастная структура популяции, после чего она стабилизируется с более низким значением $\ln(N_0)$. В модели Баранова предполагается, что смертность для всех возрастных групп одинакова.

Наиболее простой моделью, принимающей во внимание различную смертность для разных возрастных групп, является матричная модель Лесли (Leslie, 1945). Популяции в этой модели представлены несколькими

возрастными когортами, в каждый момент времени численность популяции описывает вектор-столбец:

$$X(t) = \begin{bmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ \dots \\ x_n(t) \end{bmatrix} \quad (23)$$

Количество потомков каждой возрастной группы пропорционально численности этой группы, при этом потомки всех возрастных групп попадают в младшую группу. Также переход из одной возрастной когорты в другую сопровождается вымиранием части особей. Переход популяции из одного состояния в другое происходит в дискретные моменты времени и описывается матрицей перехода:

$$\begin{bmatrix} f_1 & f_2 & \dots & f_n \\ d_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & d_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & d_{n-1} & 0 \end{bmatrix} \quad (24)$$

Здесь, f_i – коэффициент рождаемости i -ой возрастной группы, $d_j < 1$ – коэффициент выживаемости при переходе от возрастной группы j к группе $j+1$.

В модели Лесли предполагается, что длительность каждой стадии по продолжительности равна шагу модели, а все особи вымирают по достижению предельного возраста n . Различная длительность стадий развития может быть реализована путем предоставления части особей возможности оставаться на данной стадии развития еще на один шаг по времени (Lefkovitch, 1965). Матрица перехода при этом имеет ненулевые $(0 < r_j < 1)$ элементы по диагонали и называется матрицей Лефковича:

$$\begin{bmatrix} f_1 + r_1 & f_2 & \dots & f_n \\ d_1 & r_2 & 0 & 0 \\ 0 & d_2 & r_{n-1} & 0 \\ 0 & 0 & d_{n-1} & r_n \end{bmatrix} \quad (25)$$

При таком подходе в модели содержится артефакт, заключающийся в том, что имеется часть особей, живущих в стадии j бесконечно длительное время.

При дальнейшем развитии матричного подхода в матрицу перехода была добавлена возможность наличия ненулевых значений ниже поддиагонали $0 < l_{ij} < 1, i - j \geq 2$:

$$\begin{vmatrix} f_1 + r_1 & f_2 & \cdots & f_n \\ d_1 & r_2 & 0 & 0 \\ l_{31} & d_2 & r_{n-1} & 0 \\ l_{n1} & l_{n2} & d_{n-1} & r_n \end{vmatrix} \quad (26)$$

Это дает возможность включить в рассмотрение виды, способные к пропуску определенных стадий онтогенеза и прогрессивному альтернативному переходу (Logofet, 2008). Матрицы такого типа называются матрицами Логофета. В настоящее время матричный подход используют при моделировании динамики популяций растений (Логофет, 2011), животных (Баканев, 2012; Li, 1994) и конкурирующих видов (Белова, 2009). Матричные модели используют, в том числе, и для моделирования динамики рыб. Например, в работе (Brewster-Geisz, Miller, 2000) матричный формализм использован при моделировании популяции песчаных акул.

Модели, учитывающие возрастную структуру популяции становятся популярны и в промысловой ихтиологии (Tahvonen, 2010). Эмпирические факты, полученные специалистами в области рыбного промысла (Conover, Munch 2002, Anderson et al., 2008) показывают, что увеличение давления улова вызывает различные систематические изменения во внутренней структуре и эволюции популяций.

В работе (Суханов, 2001) представлена модель, которая учитывает возрастную структуру. Эта модель разработана для нескольких типов популяций в зависимости от длительности промыслового сезона, сроков созревания и типа пополнения. Основной целью моделирования является прогнозирование уловов на базе информации об уловах и их возрастной структуре в предыдущие годы.

В обзоре (Меншуткин, Лютикова, 2015) представлен ряд моделей динамики сообществ внутренних водоёмов (рек и озер) различной детализации: от модели изолированной рыбной популяции с возрастной

структурой до сложных моделей, учитывающих помимо ихтиологической части экосистемы гидрологическую, гидробиологическую и гидрохимическую части. В одной из представленных в работе моделей ихтиоценоз рассматривается как система различных трофических групп с подразделением по размерам рыб (детритофаги, мелкие и крупные планктофаги, мелкие и крупные бентофаги, мелкие и крупные хищники) без учёта того, что один и тот же вид может в зависимости от возраста занимать разное положение в трофической цепи. В более детальной модели каждая трофическая группа представлена набором видов рыб. Модель является индивидуально-ориентированной, т.е. каждая особь имеет определенный возраст и в зависимости от него занимает своё место в трофической цепи.

Индивидуально-ориентированные модели (individual based models) (Grimm, Railsback, 2005, Caplat, Anand, Bauch, 2008) являются предельным случаем моделей, учитывающих популяционную структуру. Они описывают популяцию как совокупность особей, каждая из которых имеет свои характеристики, которые изменяются во времени. Индивидуально-ориентированное моделирование использует целый ряд различных подходов, таких как теорию игр, эволюционное программирование, элементы мультиагентных или сложных систем, клеточные автоматы, метод Монте-Карло. Недостатком таких моделей является большое количество требующих оценки параметров (Breckling, 2002).

2.7. Предсказуемость

Прогнозы экологической динамики в изменяющихся условиях приобретают все большее значение и актуальны для широкого круга переменных, таких как численность и распределение видов, структура сообществ и экосистемные процессы (Petchey et al., 2015). Оценка будущих состояний и динамики популяций, сообществ и экосистем даст возможность более эффективно планировать стратегии сохранения, управления и использования биологических ресурсов (Clark et al., 2001; Spray et al., 2006;

Tallis, Kareiva, 2006; Evans, 2012; Purves et al., 2013). Необходимо понимать, какие свойства и компоненты экологических систем можно прогнозировать, и какие есть возможности количественной оценки неопределенностей, связанных с этими прогнозами (Clark et al., 2001; Godfray, May, 2014). Кроме того, точное прогнозирование (т.е. правильное предсказание) рассматривается как признак успешной науки (Evans et al., 2012).

Горизонт экологического прогноза или горизонт предсказуемости — это то время (или другая характеристика: пространство, температура, филогенетическое расстояние), на которое могут быть сделаны достаточно хорошие прогнозы. Горизонт предсказуемости, как концепция, восходит, по крайней мере, к Лоренцу (Lorenz, 1965), который писал о том, как способность предсказывать погоду связана с «количеством времени, на которое делается прогноз». Для количественной оценки горизонта предсказуемости требуются: мера того, насколько верный и качественный прогноз, и то, каков порог уровня прогнозируемых величин, выше которого прогнозы достаточно качественные, а ниже которого прогнозы недостаточно качественные. Дальний горизонт прогноза указывает на высокую способность к прогнозированию, близкий — на более слабую способность к прогнозированию.

Обзоры и комментарии оптимистично оценивают возможность подготовки полезных экологических прогнозов (Sutherland, 2006; Purves, Pacala, 2008; Evans et al., 2013; Purves et al., 2013). Среди примеров успешного прогнозирования можно назвать прогнозирование вспышек инфекционных заболеваний, при котором удается получить прогнозы на срок до 7 недель (Shaman, Karspeck, 2012). Ряд моделей динамики популяций (например, Brook et al., 2000), сообществ (например, Wollrab et al., 2012; Hudson, Reuman, 2013) и экосистем (например, Harfoot et al., 2014; Seferian et al., 2014) также демонстрируют хороший прогностический потенциал. Существуют и менее оптимистичные точки зрения. Бекадж с соавторами (Beckage et al., 2011) утверждают, что экологические системы имеют низкую

внутреннюю предсказуемость. В качестве причин этого авторы указывают сложность экосистемы, трудности в определении экологической ниши вида и потенциальную возможность создания новых состояний системы (например, с помощью экологической инженерии). Cordeau et al. (Cordeau et al., 2009) дают схожий список трудностей. Кроме того, эволюционному процессу в принципе может быть присуща хаотичность, что дополнительно ограничивает долгосрочную предсказуемость экологических систем (Doebeli, Ispolatov, 2014). Если это так, то изменения в экологических системах, вызванные антропогенным изменением климата, будут принципиально непредсказуемыми (Petchey et al., 2015).

Теоретическое открытие хаоса также усилило пессимизм в отношении прогнозирования. Даже полностью детерминированные системы могут иметь очень ограниченные горизонты прогноза из-за чрезвычайно высокой чувствительности динамики к исходным условиям. Изменения численности популяции лабораторного водного сообщества прогнозируемы только на 15-30 дней из-за хаотичности динамики, что наводит на мысль, что долгосрочное предсказание численности видов может быть принципиально невозможным (Benincà et al., 2008). Хаос также усиливает влияние случайных факторов (Ellner, Turchin, 1995) и чаще встречается в системах с большим количеством измерений, таких как экологические системы (Turchin, 2003).

2.8. Хаос

Наибольший интерес с точки зрения возможности предсказания численности популяции представляет детерминированный хаос – динамический режим функционирования системы, который характеризуется детерминированностью и ограниченной предсказуемостью. Детерминированность предполагает, что изменение во времени состояния этой системы однозначно определяется динамическими законами; это характерно также и для нехаотических, регулярных детерминированных

режимов. Ограниченная предсказуемость детерминированного хаоса является следствием чувствительности детерминированных хаотических систем к начальным условиям, а именно – следствием экспоненциально быстрого разбегания изначально близких траекторий в ограниченной области фазового пространства (Шустер, 1988).

Это означает, что при попытке предсказать численность природной популяции даже небольшая погрешность в измерениях может приводить к неверному результату в том случае, если исследуемая система является хаотической (Kantz, Schreiber, 1997). Хаотический процесс остаётся предсказуемым (с приемлемой точностью) в течение горизонта предсказуемости (Lighthill, 1986), т.е. такого временного интервала, за который фазовые траектории не успевают заметно разойтись. Аттрактор хаотической системы может иметь не целочисленную размерность, по этой причине он был назван странным аттрактором (Мун, 1990). Первый исследованный странный аттрактор носит название аттрактора Лоренца (рисунок 7,8). Моделируя погоду, Эдвард Лоренц получил систему трёх дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \sigma(y - x) \\ \frac{dy}{dt} = Rx - y - xz \\ \frac{dz}{dt} = -bz + xy \end{cases} \quad (27)$$

Значения параметров: $\sigma=10$, $R=28$, $b=8/3$, $x(0)=1$, $y(0)=0$, $z(0)=0$ (Lorenz, 1963).

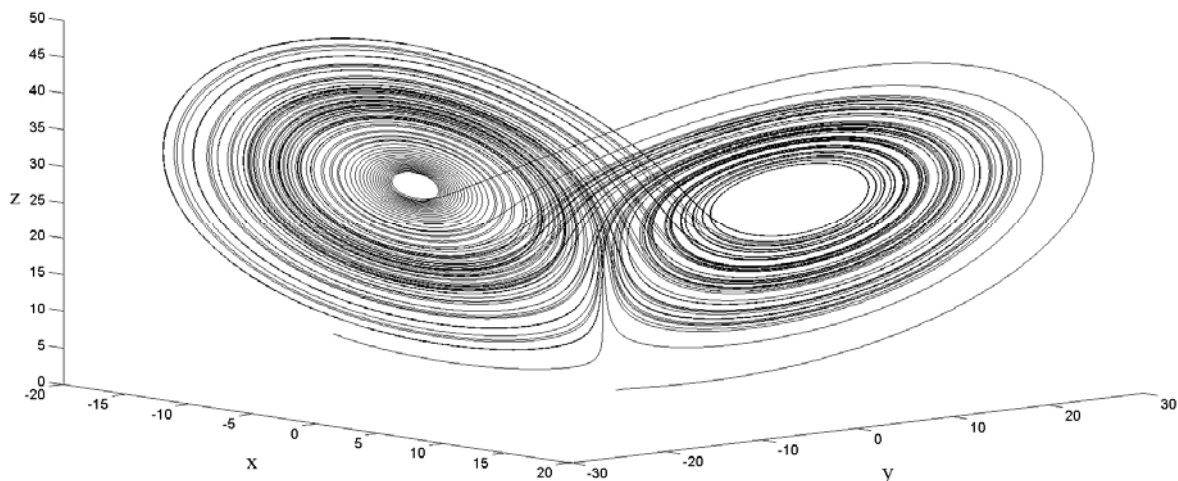


Рисунок 7. Аттрактор Лоренца трехмерный вид.

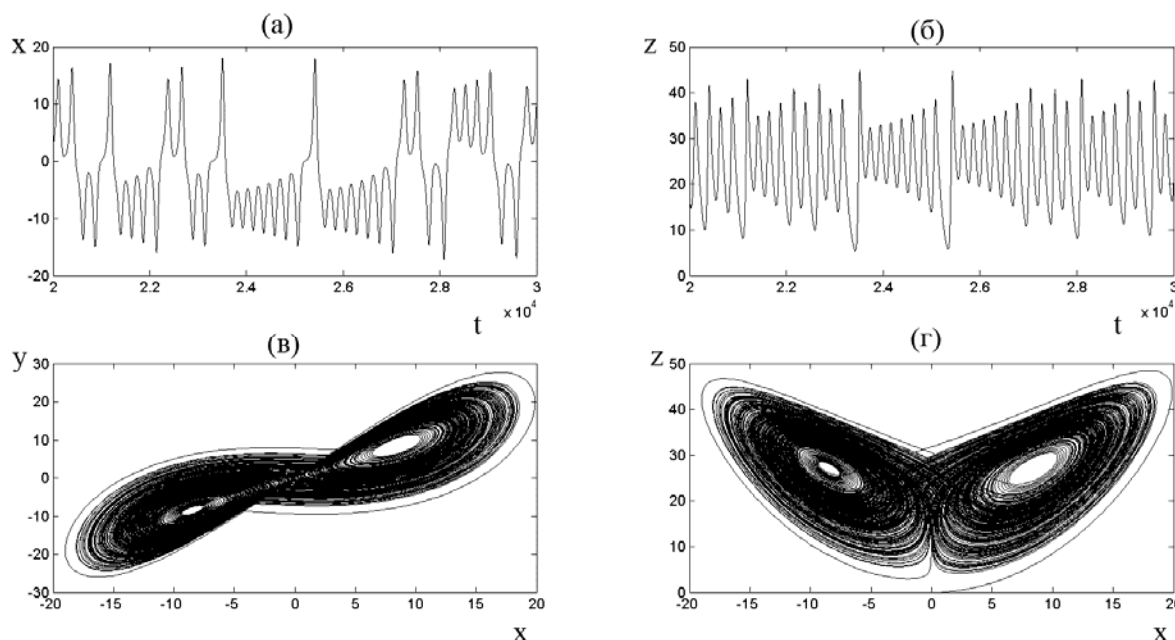


Рисунок 8. Аттрактор Лоренца. Временное поведение: а) $X(t)$, б) $Y(t)$; Проекция траектории на плоскость: в) X, Y , г) X, Z .

На рисунках 7 и 8 показаны трехмерный аттрактор Лоренца, две его проекции и динамические ряды переменных $x(t)$ и $z(t)$. Видно, что колебания значений $x(t)$ и $z(t)$ носят нерегулярный характер.

Зависимость хаотических колебаний от начальных условий может быть охарактеризована с помощью доминантного показателя Ляпунова (Шустер, 1988). Чем выше значение этого показателя, тем быстрее происходит

расхождение изначально близких траекторий в фазовом пространстве. Если обозначить расстояние между фазовыми траекториями в момент времени t как $\delta(t)$, доминантный показатель Ляпунова (Λ) может быть определён следующим образом (Medvinsky et al., 2001b):

$$\ln \delta(t) \sim \Lambda t; \delta(t) \ll 1 \quad (28)$$

При $\Lambda > 0$ (как в модели Лоренца) расстояние δ между фазовыми траекториями экспоненциально увеличивается, что свидетельствует о хаотическом характере динамики. Горизонт предсказуемости T_{pr} хаотического процесса связан с Λ соотношением:

$$T_{pr} \sim \Lambda^{-1} \quad (29)$$

Спустя примерно десять лет после публикации работы Лоренца концепция детерминированного хаоса привлекла внимание экологов.

2.9. Хаотический режим в популяционных моделях

В середине 70-ых годов прошлого века показано, что в простых математических моделях численность популяций может претерпевать хаотические колебания (May, 1974; May, 1976; May, Oster, 1976). В частности, Мэй рассмотрел разностную логистическую модель роста численности популяции (6). На рисунке 9 показана динамика переменной при различных значениях r для этой модели. Начальное значение $x_0=0,2$. При $r < 1$ популяция вымирает, при $1 < r < 3$ плотность популяции стремится к стационарному значению. При $r = 3$ начинаются колебания с циклом длины 2, при $r = 1 + \sqrt{6}$ начинаются колебания с циклом длины 4, далее с ростом r по сценарию Фейгенбаума (Feigenbaum, 1978) происходит удвоение периода, а начиная с $r = 3,569945662$ возникают хаотические колебания.

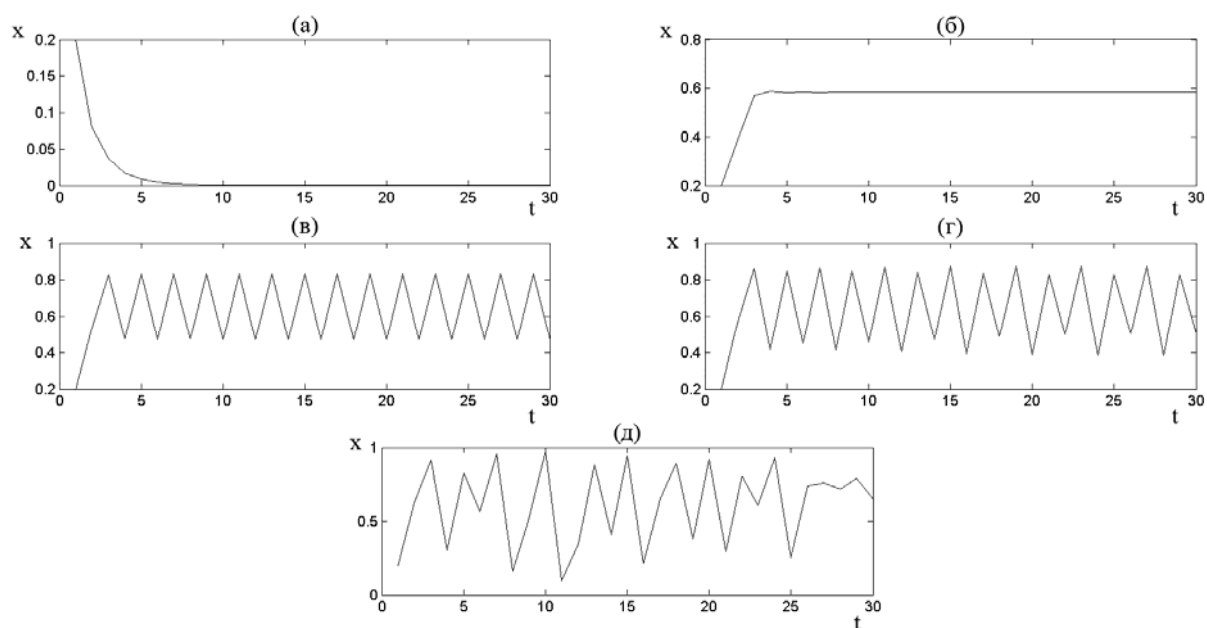


Рисунок 9. Динамические режимы разностного логистического отображения при различных значениях параметра r : а) $r=0.5$, б) $r=2.4$, в) $r=3.33$, г) $r=3.5$, д) $r=3.9$.

На рисунке 10 представлена бифуркационная диаграмма дискретной модели логистического роста популяции, виден порядок перехода к хаотическому поведению.

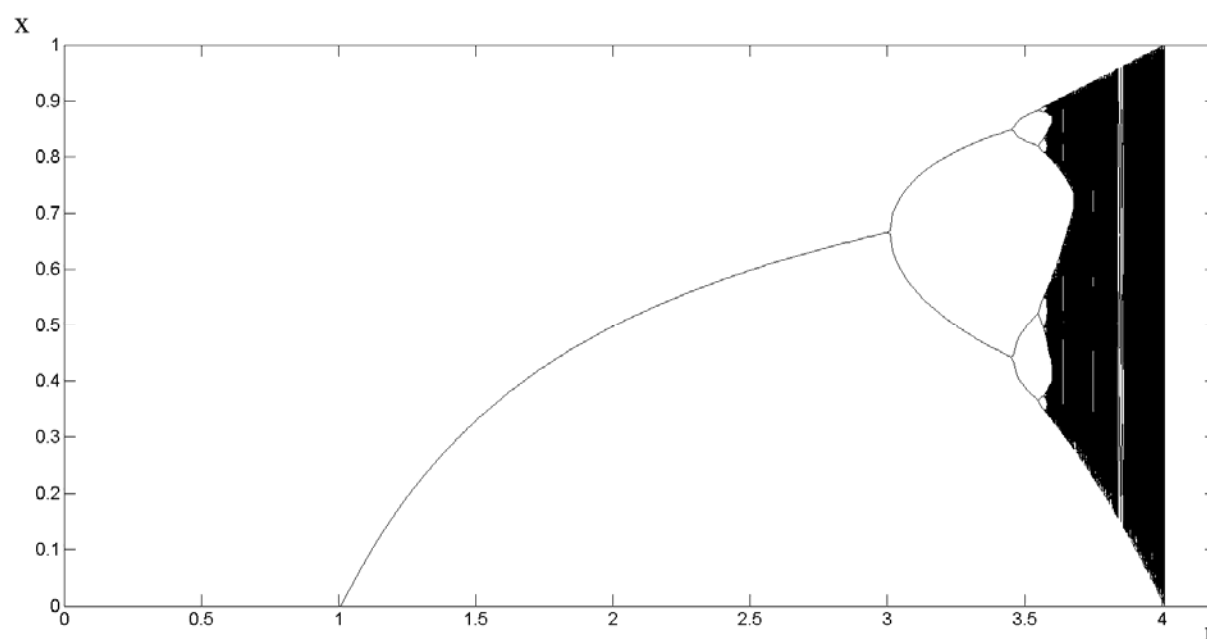


Рисунок 10. Бифуркационная диаграмма дискретного логистического отображения.

Существование хаотического режима показано для большого числа разностных моделей популяционной динамики: моделей с возрастной структурой (Ebenman, 1987; Guckenheimer et al., 1977; Levin, 1981; Levin, Goodyear, 1980), моделей двух видов (Allen, 1989a, b; Allen, 1990a, b; Allen, 1991; Beddington et al., 1975; Bellows, Hassell, 1988; May, 1974; May, Oster, 1976; Neubert, Kot, 1992); простых моделей паразитизма (May, 1985), моделей системы хозяин-паразитоид-патоген (Hochberg et al., 1990), демографических моделей с двумя полами (Caswell, Weeks, 1986), моделей с частотно-зависимым отбором (Altenberg, 1991; Cressman, 1988; May, Anderson, 1983a)

Хаотический режим может присутствовать и в непрерывных моделях в том случае, если они состоят из трёх и более дифференциальных уравнений. Впервые это было показано на примере модели Лотки-Вольтерры с одним хищником и двумя конкурирующими жертвами (Gilpin, 1979). Другие исследования системы Лотки-Вольтерры с тремя и более видами тоже обнаружили хаос (Gardini et al., 1987, Takeuchi, Adachi, 1983). Существование хаотического режима показано и в модели пищевой цепи из трёх видов – трава, травоядные, плотоядные (Hastings, Powell, 1991). Хаотические колебания в данной модели возникают в результате взаимодействия двух циклов с разными периодами при взаимодействии популяций.

Математическая модель, описывающая трофическую цепь: $x \rightarrow y \rightarrow z$, где x – жертва, занимающая нижний трофический уровень, y – промежуточный хищник, потребляющий жертву x и являющийся жертвой для популяции z , верхнего звена трофической цепи, представлена следующим образом:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1 - x) - f_1(x)y, \\ \frac{dy}{dt} = f_1(x)y - f_2(y)z - d_1y, \\ \frac{dz}{dt} = f_2(y)z - d_2z. \end{cases} \quad (30)$$

Функции f_1 и f_2 , описывающие процессы хищничества, имеют следующий вид (Hastings, Powell, 1991) («функциональные ответы II типа» (Murdoch, Oaten, 1975):

$$f_i(u) = \frac{a_i u}{1 + b_i u} \quad (31)$$

На рисунке 11 представлены временные ряды хаотических колебаний численности популяции x , показана зависимость от начальных условий, которая характерна для хаотической динамики.

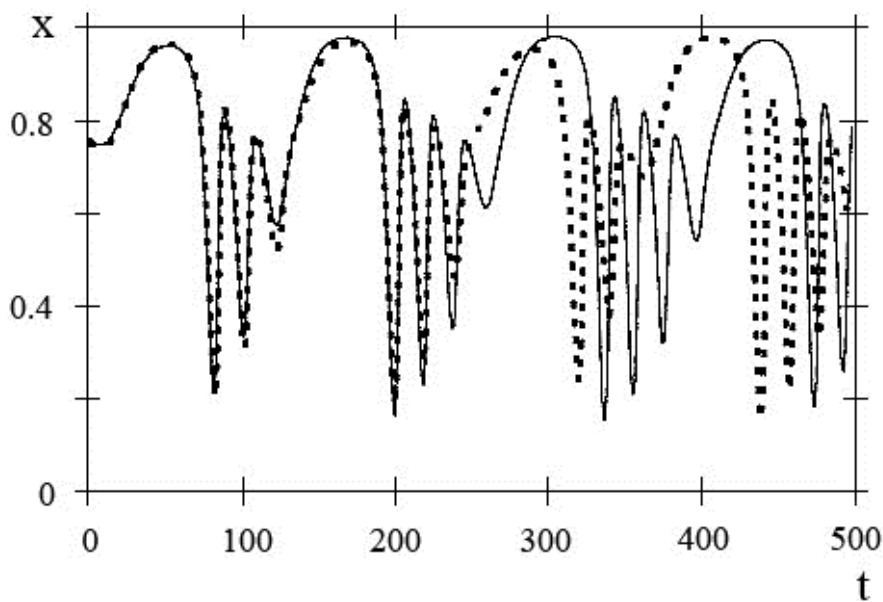


Рисунок 11. Дивергенция временных рядов, отражающая хаотический характер динамики $x(t)$ модели (30). Начальные условия для этих рядов x отличаются на 0,01 (начальные значения y и z не претерпевали изменений). Параметры модели (30) для такого случая: $a_1 = 5,0$; $a_2 = 0,1$; $b_1 = 3,0$; $b_2 = 2,0$; $d_1 = 0,4$; $d_2 = 0,01$ (Hastings, Powell, 1991).

Показано, что хаос будет присутствовать в обобщённой модели пищевой цепи с нелинейным функциональным ответом при небольшой численности популяции высшего хищника, если два нижних трофических уровня будут иметь низкую амплитуду колебаний в отсутствие верхнего трофического уровня (Klebanoff, Hastings, 1994). Показано, что введение третьего трофического уровня может привести систему к хаотической динамике и при линейных функциональных откликах на нижних

трофических уровнях (Tanabe, Namba, 2005). Другими авторами показано присутствие хаоса в широком спектре простых непрерывных моделей взаимодействия видов и в моделях больших сообществ (Scheffer, 1991; Vandermeer, 1990; Ebenhoeh, 1988).

В ряде работ по изучению сезонных изменений и периодических воздействий выявлено появление хаотических колебаний (Rinaldi et al, 1993; Rinaldi, Muratori, 1993). В модели эпидемий хаотический режим появлялся в результате сезонных изменений скорости контактов (Kot et al., 1988; Olsen, Schaffer, 1990; Olsen et al., 1988; Schaffer, 1985; Schaffer, Kot, 1985; Schaffer et al., 1990). Хаотические колебания появляются и в результате периодических воздействий на периодическую систему (Grassberger, Procaccia, 1983; Inoue, Kamifukimoto, 1984; Kot et al., 1992; Pavlov, Kevrekidis, 1992; Beltrami, Cosper, 1993).

Хаотическая динамика встречается не только в точечных, но и в распределённых моделях. Кот (Kot, 1992) показал, что сценарий удвоения периода может реализовываться в дискретной по времени и непрерывной по пространству модели. В работах (Kot, 1989; Hastings, 1992) показано, что пространственные структуры наиболее вероятно формируют хаос через механизм диффузионной неустойчивости. Удивительно то, что диффузия способна дестабилизировать хаотические решения, оставляя простые периодические решения единственно стабильными (Hastings, 1993) в системе двух спаренных логистических отображений. Хаос может возникать в системах типа «хищник – жертва» в ходе миграций организмов при условии, что скорость роста численности в популяции жертвы зависит от пространственной координаты (Pascual, 1993). Хаотическая динамика реализуется как в условиях неоднородной окружающей среды (Medvinsky et al., 2001a,c), так и в однородном случае (Morozov et al., 2006). Модели популяций, структурированных по возрасту и характеризующихся продолжительным онтогенезом, также демонстрируют возможность возникновения детерминированного хаоса (Жданова, Фрисман, 2011).

2.10. Определение динамического режима с помощью оценки параметров модели

Одним из способов определения динамического режима конкретной природной популяции может выступать подбор модели и оценка её параметров с последующим определением динамического режима полученной модели (Hassell, Lawton, May, 1976; Timan, Wedin, 1991). Очевидным плюсом этого способа является отсутствие необходимости во временных рядах. Среди недостатков отмечают зависимость результатов от выбора модели (Morris, 1990), трудности параметризации, в том числе невозможность точного определения некоторых параметров модели.

В работе (Timan, Wedin, 1991) параметризована модель динамики биомассы многолетних трав. Модель учитывает влияние содержания общего азота в почве:

$$\begin{cases} B_{t+1} = cN [e^{(a-bL_t)}] / [1 - e^{(a-bL_t)}] \\ L_{t+1} = L_t^2 / (L_t + d) + ckN [e^{(a-bL_t)}] / [1 - e^{(a-bL_t)}] \end{cases} \quad (32)$$

Где B – биомасса травы, L – биомасса опада, N – содержание общего азота в почве.

Для параметризации модели проводили экспериментальный посев травы на почвы с различным содержанием азота. В результате моделирования показано, что с увеличением содержания азота в почве система претерпевает бифуркации, и динамика становится хаотической.

Математическое моделирование колебаний численности популяций рыси и популяций полёвок позволило прийти к выводу, что детерминированный хаос может вносить существенный вклад в динамику реальных популяций (Maquet et al., 2007; Upadhyay et al., 2010).

2.11. Фитирование моделей данными временных рядов

В том случае, если оценка параметров модели затруднена, но имеются временные ряды численности популяции, соответствующая конкретной

экосистеме модель может быть определена с помощью фитирования данными временных рядов нескольких математических моделей.

Метод нелинейного моделирования временных рядов (Nonlinear time-series modeling, NLTSM), разработанный П.В. Турчиным, был применен для оценки динамических режимов ряда природных популяций (Turchin, 2003). Автором предполагается, что динамика численности популяции зависит от эндогенных и экзогенных факторов. Под экзогенными факторами подразумеваются факторы, влияющие на численность популяции, но не испытывающие на себе это влияние (например, обусловленные влиянием кратковременных внутрисезонных колебаний температуры). Они представлены в виде внешнего шума (случайного процесса). То есть временной ряд $u(t)$ задаётся некоторой функцией F :

$$u(t) = F(u(t-1), u(t-2), \dots, u(t-p), \varepsilon(t)), \quad (33)$$

где t – время, ε – экзогенная переменная. Величина p в (33) задаёт такой максимальный временной лаг, за пределами которого отсутствует какое бы то ни было прямое воздействие на величину $u(t)$.

Далее проводится фитирование эндогенной компоненты с помощью методологии анализа поверхности отклика (Response surface methodology, RSM). Предварительно Элленер и Турчин (Ellner, Turchin, 1995) применили три разных подхода (нейронные сети, тонкие пластинчатые сплайны и RSM) к набору экологических данных временных рядов и обнаружили, что все три подхода дали аналогичные результаты. RSM используют (Box, Wilson, 1951) для изучения отношения между несколькими независимыми переменными и одной переменной отклика. В качестве приближающей функции обычно используют полиномы низкого порядка, а параметры таких моделей не имеют биологической интерпретации, то есть этот метод стоит по своей сути между параметризацией моделей и непараметрическими методами. Показано, что RSM хорошо работает с короткими (20-50 точек) и сильно зашумленными (до 50% от эндогенной компоненты) рядами, однако

корректно оценивает только низкоразмерную (≤ 3) динамику (Hastings et al., 1993).

В работе (Turchin, 2003) был использован модифицированный полиномиальный метод RSM (Box, Draper, 1987). В ней предполагалось, что скорость изменения размера популяции ($r(t)$) определяется следующим образом:

$$r(t) = a_0 + a_1X + a_2Y + a_{11}X^2 + a_{22}Y^2 + a_{12}XY + \varepsilon(t) \quad (34)$$

В (34) a_i ($i = 0, 1, 2$) и a_{ij} ($ij = 11, 22, 12$) – константы, $X = (u(t-1))^\theta$, $Y = (u(t-2))^\tau$, где θ и τ – константы, а $r(t) = \log \frac{u^*(t)}{u^*(t-1)}$.

В результате перебора параметров получается ряд $u^*(t)$, максимально приближенный к полученному в ходе полевых наблюдений ряду $u(t)$. Полученная модель использовалась, в том числе, для оценки доминантной ляпуновской экспоненты для ряда природных популяций: популяций лиственничных листовёрток, южного соснового лубоеда, шотландской куропатки, американского беляка, леммингов и полёвок (Turchin, 2003). С помощью оценки доминантной ляпуновской экспоненты в большинстве случаев был обнаружен квазихаотический режим динамики (показатель Ляпунова положительный, но близок к нулю). Сильный хаос ($\Lambda > 1$) был показан для динамики ряда популяций грызунов. В качестве объяснения появления хаотического режима в популяции леммингов Турчин предлагает модель взаимодействия растительности и травоядных животных типа Розенцвейга-Макартура в сочетании с очень сильной сезонностью, которая чрезвычайно подвержена хаотическому поведению.

2.12. Восстановление аттрактора по временному ряду

Проблему восстановления модели системы по экспериментальным данным, а именно реконструкции аттрактора по временному ряду одной из переменных, позволяет решить теорема Такенса (Takens, 1981). В 1981 году Флорис Такенс показал, что d -мерный аттрактор можно восстановить в евклидовом пространстве размерности $m=2d+1$ с помощью отображения

запаздывающих координат. При этом с использованием m отсчетов временного ряда $h_n, h_{n+1}, \dots, h_{n+m-1}$ можно получить копию аттрактора, которая сохраняет свойства оригинала с точностью до непрерывных и дифференцируемых преобразований, что позволяет оценить ряд показателей исследуемой динамики (размерность, энтропию, ляпуновские экспоненты) (Макаренко, 2003).

При восстановлении аттрактора необходимо добиться близости к нулю автокорреляционной функции, это обеспечит независимость запаздывающих координат. Автокорреляционная функция определяется по формуле (35):

$$Ac = \frac{\sum_{t=1}^{N-k} f_{t+k} f_t}{\sum_{t=1}^{N-k} f_t^2} \quad (35)$$

Здесь $f_t = u_t - \langle u \rangle$ – флуктуация,

u_t – анализируемый временной ряд, N – длина анализируемого временного ряда. $\langle u \rangle = \frac{1}{N} \sum_{t=1}^N u_t$ – среднее значение.

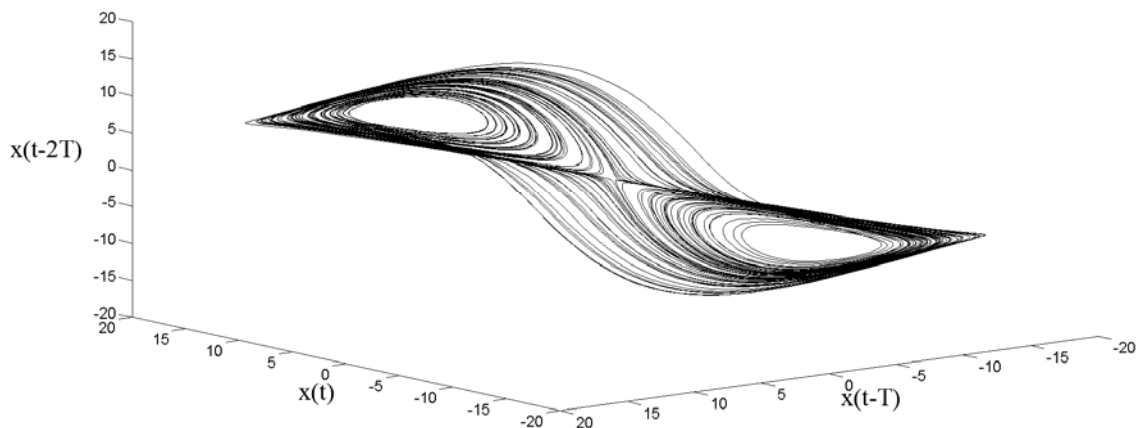


Рисунок 12. Восстановленная копия аттрактора Лоренца

Размерность пространства вложения должна быть достаточно большой, чтобы восстановленная копия аттрактора не содержала пересекающихся линий. При реконструкции аттрактора размерность пространства вложения m можно определить, рассчитывая некоторую величину (например, размерности D_2) для последовательности $m = m_0, m = m_0 + 1, m = m_0 + 2$

и т.д., в качестве размерности пространства вложения можно принять ту величину m , при которой результат перестает зависеть от m (Малинецкий, Потапов, 2000).

В качестве примера можно привести использование корреляционного интеграла для определения размерности аттрактора. Корреляционным интегралом называется усреднённая вероятность того, что состояния системы в два различных момента времени окажутся близкими:

$$C(\varepsilon) = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{1}{N^2} \sum_{\substack{i,j=1 \\ i \neq j}}^N \theta(\varepsilon - \|\vec{x}_i - \vec{x}_j\|), \vec{x}_i \in R^m \quad (36)$$

Здесь N есть объём выборки \vec{x}_i , ε – пороговое расстояние, $\|\cdot\|$ – норма (напр., евклидово расстояние), $\theta(\cdot)$ – функция Хевисайда.

Значение корреляционного интеграла растёт с ростом ε по-разному для хаотических и случайных временных рядов (рис. 13). Корреляционный интеграл соотносится с корреляционной размерностью (D_2) следующим образом: $C(\varepsilon) = A\varepsilon^{D_2}$, где A – константа, логарифмируя обе части, получим: $\log C(\varepsilon) = D_2 \log \varepsilon + \log A$. В случае хаотического аттрактора угол наклона прямой $\log C(\varepsilon)$ к оси $\log \varepsilon$ по достижении некоторого значения, выходит на стационар, в случае белого шума продолжает расти (рис. 13) (Малинецкий, Потапов, 2000).

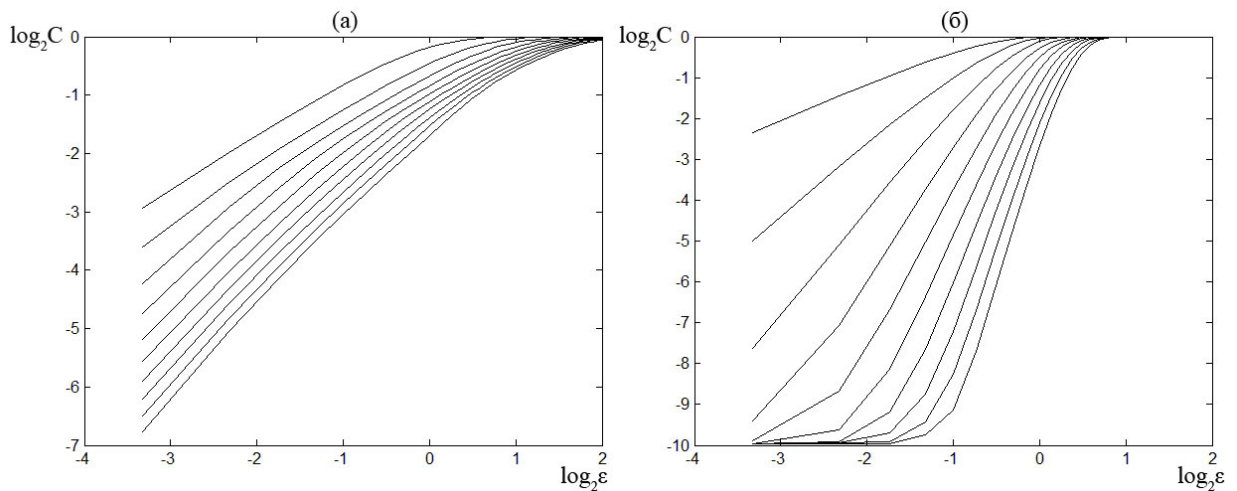


Рисунок 13. Примеры роста логарифма корреляционного интеграла с ростом логарифма ε для: а) хаотической системы (аттрактор Лоренца (27)) и

б) случайных колебаний при различных размерностях пространства вложения.

2.13. Восстановление глобальной модели по рядам данных

На основании ряда данных можно восстановить глобальную модель (Crutchfield, McNamara, 1987).

Глобальной моделью называется система дифференциальных уравнений вида:

$$\begin{cases} \dot{x} = Y \\ \dot{Y} = Z \\ \dot{Z} = F(x, Y, Z) \end{cases} \quad (37)$$

На основании численных значений x можно вычислить значения рядов Y, Z, \dot{Z} , например, методом Рунге-Кутты четвёртого порядка.

$$\begin{cases} \dot{x}_i = Y_i = (x_{i+1} - x_{i-1})/(2\delta t) \\ \dot{Y}_i = Z_i = (x_{i+2} - 2x_i + x_{i-2})/(2\delta t)^2 \\ \dot{Z}_i = (x_{i+3} - 3x_{i+1} + 3x_{i-1} - x_{i-3})/(2\delta t)^3 \end{cases} \quad (38)$$

Представив функцию $F(x, Y, Z)$ в виде отношения суммы многочленов:

$$\dot{Z} = \frac{\sum_{j+k+m=0}^{N_0} N_{jkm} x^j Y^k Z^m}{\sum_{j+k+m=0}^{N_0} D_{jkm} x^j Y^k Z^m}, \text{ останется оценить значения коэффициентов } N_{jkm} \text{ и}$$

D_{jkm} при неизвестной степени многочлена N_0 . Рассчитать коэффициенты для разных N_0 можно используя метод Крамера, при достаточно длинном ряде данных количество уравнений в системе будет превышать количество переменных, что позволит рассчитать коэффициенты с большей точностью.

Например, в работе (Gouesbet, Maquet, 1992) показано использование этого метода на примере системы Лоренца (27).

Стандартная система будет иметь вид:

$$\begin{cases} \dot{x} = x \\ \dot{Y} = \sigma(y - x) \\ \dot{Z} = \sigma[(R + \sigma)x - (\sigma + 1)y - xz] \end{cases} \quad (39)$$

Запишем глобальную модель по ряду переменной x .

$$\begin{cases} x = x \\ y = x + \frac{Y}{\sigma} \\ z = (R - 1) - \frac{1}{\sigma x} [(\sigma + 1)Y + Z] \end{cases} \quad (40)$$

Функция $F(x, Y, Z)$ для аттрактора Лоренца примет вид:

$$\dot{Z} = b\sigma(R - 1)x - b(\sigma + 1)Y - (b + \sigma + 1)Z - x^2Y - \sigma x^3 + \frac{Y[(\sigma + 1)Y + Z]}{x} \quad (41)$$

Таблица 1. Значение параметров для системы Лоренца из (Gouesbet, Maquet, 1992)

	Точные значения	(1)	(2)	(3)
N_{200}	$b\sigma(R - 1) = 720$	719.999131	720.000215	720.000097
N_{020}	$\sigma + 1 = 11$	10.999984	10.999999981	11.0000001
N_{110}	$-b(\sigma + 1) = -29. (3)$	-29.333174	-29.333399	-29.333350
N_{101}	$-(b + \sigma + 1) = -13. (6)$	-13.666652	-13.666656	-13.666667
N_{011}	1	0.999997	0.999999998	1.000000161
N_{400}	$-\sigma = -10$	-9.999985	-10.000002	-10.000001
N_{310}	-1	-1.000002	-0.999999050	-0.999999980

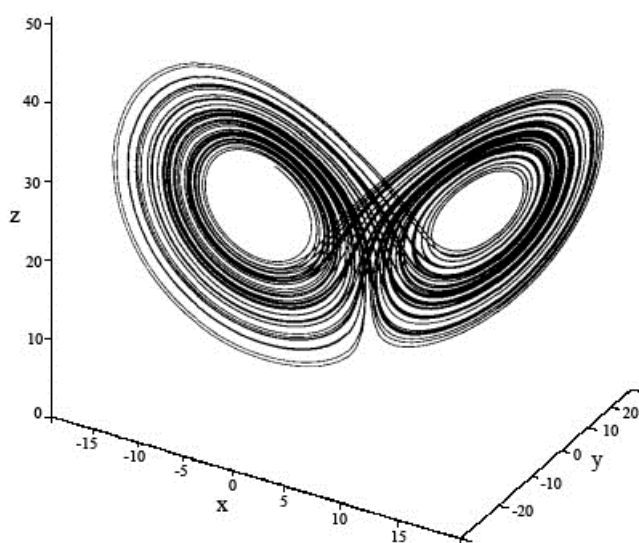


Рисунок 14. Восстановленный аттрактор Лоренца (Gouesbet, Maquet, 1992)

Метод восстановления глобальной модели может быть применён для анализа данных полевых наблюдений. Например, восстановление глобальной модели с последующей оценкой динамического режима популяции

канадской рыси проведено в работе (Maquet et al., 2007). Авторами показано, что полученная таким образом глобальная модель имеет хаотический динамический режим, как и модель пищевой цепи растительность – травоядные – плотоядные, из чего в работе делается вывод о существовании хаоса в реальных популяциях.

2.14. Использование рекуррентных диаграмм

Ещё один подход к анализу временных рядов, полученных в ходе наблюдений за динамикой популяций в естественных условиях или в экспериментах, опирается на численный анализ так называемых рекуррентных диаграмм (численный рекуррентный анализ). Впервые концепция рекуррентности (повторяемости) была предложена Пуанкаре (Poincaré, 1890). Согласно его работе, динамическая система может бесконечное число раз приближаться к своему первоначальному состоянию. Тем не менее, практическое применение идеи рекуррентности при исследованиях хаотического режима поведения динамических систем произошло спустя более 70 лет в исследованиях с применением рекуррентных диаграмм (Eckmann, 1987).

Рекуррентная диаграмма отражает повторение состояния системы в момент времени i в другой момент времени j .

$$R_{i,j} = \Theta(\varepsilon - \|\vec{x}_i - \vec{x}_j\|) \quad (42)$$

Где \vec{x}_k $k = i, j$ – вектор, описывающий состояние исследуемой системы, N – количество рассматриваемых состояний, ε – размер окрестности точки, $\|\cdot\|$ – норма, $\Theta(\cdot)$ – функция Хевисайда.

Матрица (42) используется для визуализации рекуррентности в виде рекуррентных диаграмм (рис. 15). Рекуррентные диаграммы представляют собой набор точек в системе координат i и j , причём чёрные точки соответствуют координатам (i, j) , для которых $R_{ij} = 1$, а белые точки соответствуют координатам (i, j) , для которых $R_{ij} = 0$. Такие рекуррентные диаграммы симметричны относительно диагональной линии $R_{ii} = 1$.

Поскольку $R_{ii} = 1$ по определению, то рекуррентная диаграмма всегда содержит черную диагональную линию – линию идентичности (line of identity, LOI).

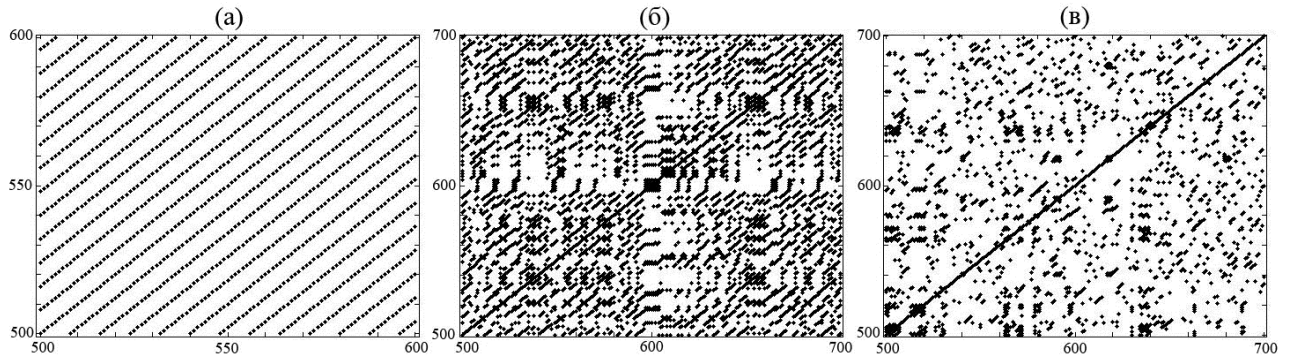


Рисунок 15. Рекуррентные диаграммы для: а) периодических колебаний (логистическое отображение $x(t + 1) = rx(t)(1 - x(t))$ при $r = 3.55$), б) хаотических колебаний (логистическое отображение $x(t + 1) = rx(t)(1 - x(t))$ при $r = 3.95$), в) шума

Рисунок 15 представляет рекуррентные диаграммы, соответствующие различным динамическим режимам: периодическому процессу (рис. 15а), случайному процессу (рис. 15в), а также – хаотической динамике (рис. 15б). Из рисунка 15 видно, что рекуррентная диаграмма периодических осцилляций представляет собой набор периодических диагональных линий (рис. 15а). Расстояния между этими линиями (как по горизонтали, так и по вертикали) равны периоду колебаний. Хаотическая динамика (рис. 15б), в отличие от случайного процесса (рис. 15в), представлена апериодическими структурами. Для хаотического процесса диагональные отрезки длины l , параллельные диагональной линии $R_{ii} = 1$ (рис. 15б), являются результатом того, что фазовая траектория проходит одни и те же области фазового пространства в разные моменты времени и сегмент этой траектории оказывается практически параллельным другому близкому ему сегменту в течение l временных единиц. Диагональные линии длины l появляются на рекуррентной диаграмме при условии

$$(1 - R_{i-1j-1})(1 - R_{i+l j+l}) \prod_{k=0}^{l-1} R_{i+k j+k} = 1, \quad (43)$$

где $R_{i-1j-1} = 0$, если $R_{1j} = 1$ или $R_{i1} = 1$ и $R_{i+l j+l} = 0$, если $R_{Nj} = 1$ или $R_{iN} = 1$ (Marwan et al., 2007). Поскольку такие диагональные отрезки длины l означают рекуррентность характера динамического процесса на протяжении l временных шагов, то горизонт предсказуемости (Tpr) этого процесса может быть представлен как усреднённая длина диагональных отрезков:

$$T_{pr} = \frac{\sum_{l=l_{min}}^N l P(l)}{\sum_{l=l_{min}}^N P(l)} \quad (44)$$

где $P(l)$ – гистограмма диагональных отрезков длины l (Marwan et al., 2007), т.е.

$$P(l) = \sum_{i,j=1}^N (1 - R_{i-1j-1})(1 - R_{i+l j+l}) \prod_{k=0}^{l-1} R_{i+k j+k}; i \neq j \quad (45)$$

и l_{min} – пороговое значение длины диагонального отрезка, позволяющее исключить из рассмотрения слишком короткие отрезки, соответствующие временным интервалам, в течение которых автокорреляция, заметная вначале, приближается к нулю (или близкому к нулю значению).

Помимо оценки предсказуемости рекуррентный анализ позволяет производить численную оценку хаотичности исследуемого процесса. В качестве меры хаотичности для этого используется энтропия Реньи второго порядка (K_2) (Rényi, 1970).

В случае единичного временного шага (Marwan et al., 2007).

$$K_2(l) = -\frac{1}{l} \ln p(l), \quad (46)$$

где l – по-прежнему, длина диагонального отрезка, а

$$p(l) = \frac{1}{N^2} \sum_{t,s=1}^N \prod_{k=0}^{l-1} R_{t+ks s+k}, t \neq s \quad (47)$$

Показано (Beck, Schlögl, 2001) что численное значение наклона прямолинейного участка зависимости $(-\ln p)$ от l , полученное при анализе рекуррентных диаграмм с помощью формулы (46), позволяет оценить нижний предел суммы положительных показателей Ляпунова и тем самым оценить степень хаотичности изучаемого процесса.

Впервые метод численного анализа рекуррентных диаграмм в экологии был применен к анализу динамики биомассы популяций планктонных

сообществ в мезокосме (Dirpner, 2002). Задачей исследователей было проверить предположение о хаотичности динамики биомассы планктона при стационарных внешних условиях, однако это предположение не подтвердилось.

2.15. Заключение

Предсказуемость популяционной динамики является крайне важной, но недостаточно изученной темой. Вопрос о факторах, определяющих предсказуемость динамики популяции в той или иной экосистеме, остаётся открытым. Например, существенный интерес представляет изучение влияния на динамику и предсказуемость популяции учёта её размерно-возрастной структуры и фактора её целочисленности.

Изучение динамики природных популяций особенно актуально. В частности, остаётся неисследованным характер динамики фито- и зоопланктона в озёрных экосистемах, не проведены оценки горизонта предсказуемости этой динамики и степени её хаотичности. Представляет также интерес проблема антропогенного влияния и влияния видов-вселенцев на динамику популяций аборигенных видов внутренних водоёмов.

Глава 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

3.1. Полевые исследования

Данные полевых исследований были любезно предоставлены сотрудниками Белорусского государственного университета. Исследования выполнены в период с 1978 по 2013 гг. на трех озёрах Нарочанской группы: Баторино, Мястро и Нарочь. Озёра расположены на северо-западе Беларуси (рис. 16), являются полимиктическими и различаются по морфометрическим и гидрологическим параметрам (табл. 2).

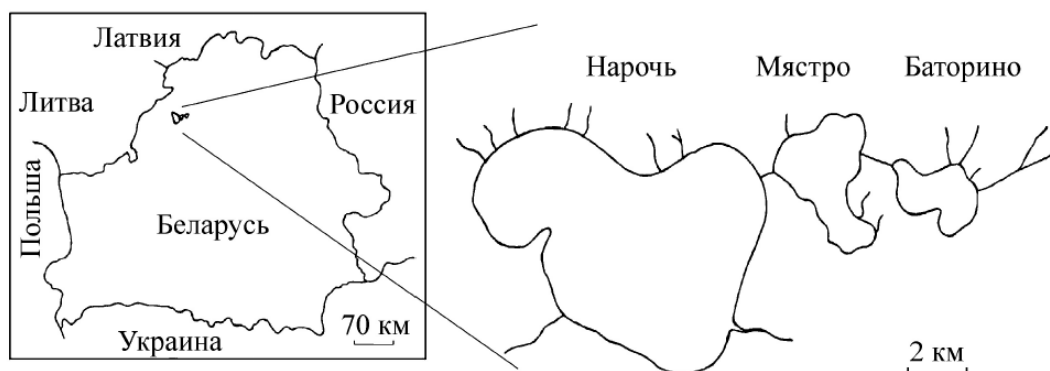


Рисунок 16. Система Нарочанских озёр

Таблица 2. Основные характеристики исследуемых озёр

Показатели	оз. Нарочь	оз. Мястро	оз. Баторино
Площадь водного зеркала, км ²	79,6	13,1	6,25
Объем водной массы, млн м ³	710,0	70,1	18,7
Глубина, м (средняя/максимальная)	8,9/24.8	5,4/11,3	2,4/5,5
Время водообмена, лет	10 - 11	2,5	1,0

Подробное описание методов отбора проб, оценки биомассы фитопланктона и зоопланктона и концентрации хлорофилла *a* подробно описаны в Приложении 1.

3.2. Расчет коэффициента ранговой корреляции Спирмена

В связи с тем, что многие данные не подчинялись закону нормального распределения, для проверки гипотезы о независимости двух признаков рассчитывали ранговый коэффициент корреляции Спирмена.

Для двух выборок $x = (x_1, x_2, \dots, x_n)$ и $y = (y_1, y_2, \dots, y_n)$:

$$\rho = 1 - \frac{6 \sum_{i=1}^n (M_i - S_i)^2}{n^3 - n}, \quad (48)$$

M_i – ранг i -го элемента x_i ряда x , S_i – ранг i -го элемента y_i ряда y .

Коэффициент ранговой корреляции Спирмена, ρ , принимает значение от -1 до +1, причем $\rho = +1$, когда ранги равны, $M_i = S_i$, и $\rho = -1$, когда последовательности рангов полностью противоположны, т.е. $M_i = n + 1 - S_i, i = 1, 2, \dots, n$.

Статистическая значимость коэффициента определяется при помощи t -критерия, рассчитанного по следующей формуле:

$$t = \rho \sqrt{\frac{n-2}{1-\rho^2}}, \quad (49)$$

3.3. Оценка горизонта предсказуемости и нижнего предела суммы положительных ляпуновских экспонент для данных полевых наблюдений с помощью численного рекуррентного анализа

Анализ динамических рядов проводился с использованием рекуррентных диаграмм (Marwan et al., 2007).

Рекуррентная диаграмма – это визуализация матрицы:

$$R_{i,j} = \begin{cases} 1 & \text{при } \vec{u}_i \approx \vec{u}_j, \text{ т. е. } |\vec{u}_i - \vec{u}_j| < \varepsilon \\ 0 & \text{при } \vec{u}_i \not\approx \vec{u}_j \end{cases}, \quad (50)$$

Где u_t – анализируемый временной ряд (Eckmann et al., 1987).

$$\text{Среднее значение } u_t \text{ суть } \langle u \rangle = \frac{1}{N} \sum_{t=1}^N u_t, \quad (51)$$

где N – длина анализируемого временного ряда.

$$\text{Флуктуация } f_t = u_t - \langle u \rangle \quad (52)$$

Автокорреляционная функция:

$$Ac = \frac{\sum_{t=1}^{N-k} f_{t+k} f_t}{\sum_{t=1}^{N-k} f_t^2} \quad (53)$$

Величина l_{min} удовлетворяет неравенству:

$$|Ac_{l_{min}} - 0| < \varepsilon \quad (54)$$

Диагональная линия длины l означает, что в течение l временных шагов некоторый участок фазовой траектории находится в ε -окрестности другого участка этой траектории. Такая ситуация может рассматриваться с точки зрения дивергенции близких траекторий. Для оценки горизонта предсказуемости вычисляется средняя длина диагональных линий $\langle l \rangle$ при условии: $l > l_{min}$. Эта средняя длина отражает тот интервал времени, в течение которого дивергенция ещё не значительна. Гистограмма диагональных линий длин l :

$$P(\varepsilon, l) = \sum_{i,j=1}^N (1 - R_{i-1,j-1}(\varepsilon))(1 - R_{i+l,j+l}(\varepsilon)) \prod_{k=0}^{l-1} R_{i+k,j+k}(\varepsilon) \quad (55)$$

Таким образом:

$$T_{pr} \equiv \langle l \rangle = \frac{\sum_{l=l_{min}}^N l P(l)}{\sum_{l=l_{min}}^N P(l)} \quad (56)$$

В предположении, что имеются $\lambda_i > 0$ (λ_i – показатель Ляпунова), энтропия Реньи H порядка равна:

$$K_2(\varepsilon, l) = -\frac{1}{l \Delta t} \ln \left(\frac{1}{N^2} \sum_{t,s=1}^N \sum_{k=0}^{l-1} R_{t+k,s+k}(\varepsilon) \right) \quad (57)$$

Здесь, Δt – шаг по времени.

Если мы отложим зависимость

$$P_c(\varepsilon, l) = \frac{1}{N^2} \sum_{t,s=1}^N \prod_{k=0}^{l-1} R_{t+k,s+k}(\varepsilon) \quad (58)$$

от l в логарифмической шкале, то в идеале получим прямую линию с наклоном, равным $-K_2(\varepsilon) \Delta t$, для достаточно больших значений.

Определив K_2 , можно оценить нижний предел суммы положительных ляпуновских экспонент:

$$K_2 \leq \sum_{\lambda_i > 0} \lambda_i \quad (59)$$

3.4. Расчет горизонта предсказуемости модельных временных рядов

Для количественной оценки предсказуемости нерегулярных колебаний, возникающих в моделях, используется алгоритм, предложенный в (Kaplan, Glass, 1995). Этот алгоритм делает возможным сравнение «реальных» (полученных в результате компьютерных вычислений) колебаний и прогнозируемых изменений численности популяции N_t . А именно, для временного ряда N_t , где $t \in [0, T]$, этот алгоритм подразумевает:

- (1) Конструирование вектора

$$\vec{N}_{T/2} = (N_{T/2}, N_{(T/2)-1}, N_{(T/2)-2}, \dots, N_{(T/2)-d+1}), \quad (60)$$

Где d – размерность вложения (Ott, 2002)

- (2) Поиск на интервале $[0, T/2]$ вектора с размерностью d

$$\vec{P}_{t_i} = (P_{t_i}, P_{t_i-1}, P_{t_i-2}, \dots, P_{t_i-d+1}), i = 1, 2, \dots, m, \quad (61)$$

Такого что

$$|\vec{N}_{T/2} - \vec{P}_{t_i}| < \varepsilon \ll 1; \quad (62)$$

- (3) Предсказание значения

$$N'_{(T/2)+1} = \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m P_{t_i+1}; \quad (63)$$

- (4) Конструирование вектора $N'_{(T/2)+1}$ в соответствии с пунктом (1) выше, используя предсказанное значение $N'_{(T/2)+1}$

- (5) Новая итерация на интервале $[0, T/2+1]$, и так далее до достижения точки T

- (6) Расчет ошибки предсказания (Medvinsky, Rusakov, 2011)

$$E = \frac{1}{n} \sum_{t=T/2+2}^{T/2+n} \left| \frac{N'_t - N'_{t-1}}{N_t - N_{t-1}} - 1 \right|. \quad (64)$$

Для количественной оценки горизонта предсказуемости (T_{pr}) мы установили предельное значение $E_L \ll 1$ (в нашем случае $E_L = 0.1$). Горизонт предсказуемости – это точка, дальше которой предсказать невозможно (Kravtsov, Kadtke, 1996). Горизонт предсказуемости хаотического временного ряда зависит от значения доминантного ляпуновского показателя (Bofetta et

al., 2002), а также от характеристического размера хаотического аттрактора (Medvinsky, Rusakov, 2011).

Глава 4. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

4.1. Динамика структурированной популяции

4.1.1. Введение

Особенности динамики популяций рыбы, в том числе автоколебания их численности, традиционно увязываются с различными характеристиками возрастной структуры стада (общее число возрастных групп, возрастной состав половозрелой части популяции, возрастной состав пополнения и т.п.), отражающими особенности временной организации воспроизводства. В зависимости от этих характеристик, механизмы плотностного контроля смертности и роста могут приводить к возникновению в динамике популяций эндогенных ритмов различной периодичности (Криксунов, Бобырев, 2007). Короткопериодические колебания численности популяций (с характерным временем от одного до трех лет) реализуются за счет вариаций численности пополнения, а также трофических взаимодействий между отдельными популяциями (Cushing, 1995; Fromentin et al., 2001). Возникновение долгопериодических колебаний, характерные времена которых составляют многие годы, иногда – десятилетия, обычно объясняется влиянием внешних факторов, таких как антропогенные воздействия (Cook et al., 1997) либо крупномасштабные изменения среды обитания (Dickson, Brander, 1993, Ottersen, Sundby, 1995).

Реальная динамика численности и биомассы популяций обычно рассматривается как результат наложения внешних вынуждающих сил на автоколебательный ритм самой популяции (Kaitala et al, 1996, Stenseth et al., 1999). Выявление эндогенной ритмики в реальных временных рядах численности популяций представляет собой достаточно сложную задачу.

4.1.2. Модель

Модель учитывает трофические взаимодействия зоопланктона, мирной и хищной рыбы. При этом популяция зоопланктона представлена двумя возрастными когортами, популяция рыбы-планктонофага тремя возрастными

когортами, а популяция хищника – четырьмя. Трофические отношения и схема жизненного цикла показаны на рисунке 17.

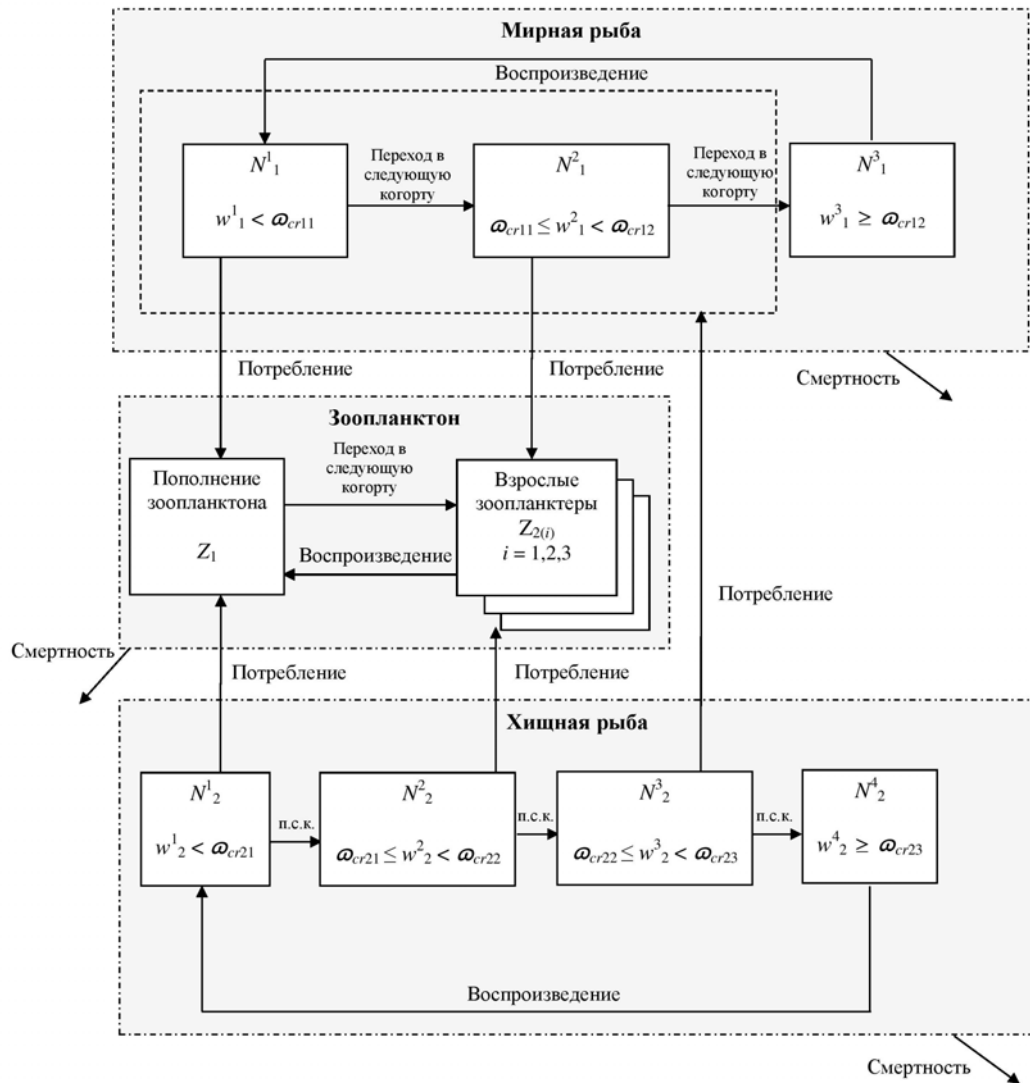


Рисунок 17. Схема жизненных циклов и трофических отношений гидробионтов: N_i^k — численность мирной ($i = 1$) и хищной ($i = 2$) рыбы на k -ой стадии жизненного цикла; ω_i^k — средняя масса мирной ($i = 1$) и хищной ($i = 2$) рыбы на k -ой стадии жизненного цикла; ω_{crij} — пороговое значение массы при переходе из одной стадии жизненного цикла в другую; п.с.к. — переход в следующую когорту.

Популяция зоопланктона представлена двумя возрастными когортами: пополнением и взрослым зоопланктоном, способным к размножению.

Пополнение (Z_1) популяции зоопланктона описывается следующим разностным уравнением:

$$Z_1(t+1) = r_0 \sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}(t) \left(1 - \frac{\sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}(t)}{Z_{\max}}\right), \quad (65)$$

Где t – время, Z_{\max} – ёмкость среды обитания зоопланктона, r_0 – константа, характеризующая скорость размножения зоопланктона. $Z_{2(i)}$ – численность когорты размножающихся зоопланктеров, где i – порядковый номер возрастной группы. В нашей модели когорта взрослого зоопланктона состоит из трех возрастных групп, т.е. $i = 1, 2, 3$. Уравнения, описывающие динамику этих групп, имеют следующий вид:

$$Z_{2(1)}(t+1) = Z_1(t) - M_1 Z_1(t) - \frac{M_{111} \sum_{j=1}^5 N_{1(j)}^1(t) Z_1(t)}{C_{z111} + Z_1(t)} - \frac{M_{121} \sum_{j=1}^8 N_{2(j)}^1(t) Z_1(t)}{C_{z121} + Z_1(t)}, \quad (66)$$

$$Z_{2(i)}(t+1) = Z_{2(i-1)}(t) - M_2 Z_{2(i-1)}(t) - \frac{M_{212} \sum_{j=1}^5 N_{1(j)}^2(t) Z_{2(i-1)}(t)}{C_{z212} + Z_{2(i-1)}(t)} - \frac{M_{222} \sum_{j=1}^8 N_{2(j)}^2(t) Z_{2(i-1)}(t)}{C_{z222} + Z_{2(i-1)}(t)} \quad (67)$$

В уравнении (67) $i = 2, 3$. В правых частях уравнений (66) и (67) первые слагаемые описывают численность соответствующих возрастных групп зоопланктона на временном шаге t , предшествующем шагу $t+1$. Вторые слагаемые в правых частях уравнений (66) и (67), где M_1 и M_2 – константы, характеризуют убыль зоопланктона в результате смертности. Потребление зоопланктона рыбой в уравнениях (66) и (67) описывается третьим и четвертым слагаемыми в виде функций Холлинга типа II (Kot, 2001; Holling, 1959). В этих слагаемых C_{z111} , C_{z121} , C_{212} , C_{z222} , а также M_{111} , M_{121} , M_{212} и M_{222} суть константы; $N_{1(j)}^1$, $N_{1(j)}^2$, $N_{2(j)}^1$ и $N_{2(j)}^2$ – численности двух видов рыб (нижний индекс) соответствующих размерно-возрастных когорт (верхний индекс); j – возраст рыбы в годах. В модели предполагается, что на ранних стадиях жизни как мирная, так и хищная рыба питается планктоном.

Как видно из уравнений (66) и (67), продолжительность жизни особей вида N_1 (мирной рыбы) принята равной пяти годам, а продолжительность жизни особей вида N_2 – восьми годам. Из уравнений (66) и (67) видно, что пищевым ресурсом для ювенильных когорт $N_{1(j)}^1$ и $N_{2(j)}^1$ обоих видов является мелкий планктон Z_1 , а для когорт рыбы $N_{1(j)}^2$ и $N_{2(j)}^2$ пищевым ресурсом является зоопланктон $Z_{2(i)}$ ($i=2, 3$).

Пополнение мирной рыбы описывается уравнением:

$$N_{1(m)}^1(nT + \tau_1) = p_1 \sum_{j=3}^5 N_{1(j)}^3(nT) \quad m = 1, \quad (68)$$

Где τ_1 – время от момента нереста до перехода личинок мирной рыбы на внешнее питание, T – длительность модельного года, $n = 0, 1, 2, \dots$ – номер модельного года, $N_{1(j)}^3$ – численность половозрелых особей мирной рыбы; p_1 – коэффициент, характеризующий скорость размножения; индекс m соответствует возрасту рыб.

Динамика ювенильной когорты $N_{1(m)}^1$ мирной рыбы ($m \in [1,5]$) описывается следующим уравнением:

$$N_{1(m)}^1(t+1) = N_{1(m)}^1(t) - F_{11}N_{1(m)}^1(t) - \frac{F_{1123} \sum_{j=1}^8 N_{2(j)}^3(t)N_{1(m)}^1(t)}{C_{1123} + N_{1(m)}^1(t)} - l_{1(m)}^1(\bar{\omega}_{1(m)}^1(t), N_{1(m)}^1(t)), \quad (69)$$

Где F_{11} – константа, характеризующая убыль $N_{1(m)}^1$ в результате смертности до достижения предельного возраста. Потребление ювенильной когорты $N_{1(m)}^1$ мирной рыбы хищником $N_{2(j)}^3$, где индекс $j, (j \in [1,8])$ определяет год жизни хищника, описывается в правой части уравнения (69) третьим слагаемым в виде функции Холлинга типа II (Holling, 1959). (F_{1123} и C_{1123} – константы). Четвертое слагаемое в правой части уравнения (69), функция $l_{1(m)}^1(\bar{\omega}_{1(m)}^1, N_{1(m)}^1)$, описывает убыль когорты $N_{1(m)}^1$ из-за перехода части особей в когорту $N_{1(m)}^2$, который совершается по достижении пороговой массы тела. Одним из аргументов функции $l_{1(m)}^1$ является

величина $\bar{\omega}_{1(m)}^1$ – средняя масса тела мирных рыб, принадлежащих когорте $N_{1(m)}^1$. Изменение во времени средней массы задается следующим образом:

$$\bar{\omega}_{1(m)}^1(t+1) = \bar{\omega}_{1(m)}^1(t) + \frac{\beta_{11} M_{m111} M_{mz1} Z_1(t)}{C_{m11z1} + M_{mz1} Z_1(t)}, \quad (70)$$

Где M_{mz1} – средняя масса одного зоопланктона возрастной когорты Z_1 , динамика которой описывается уравнением (65). Константы M_{m111} характеризуют максимальный пищевой рацион рыб, принадлежащих когорте $N_{1(m)}^1$. Константа β_{11} определяет ту часть потребленного рыбой ресурса, которая идет на прирост средней массы тела $\bar{\omega}_{1(m)}^1$. Величина C_{m11z1} – так называемая константа полунасыщения (Kot, 2001; Holling, 1959).

В общем виде функция $l_{p(m)}^k(\bar{\omega}_{p(m)}^k, N_{p(m)}^k)$ (в уравнении (69) $p=k=1$) определяет количество рыб, переходящих по мере набора массы $\bar{\omega}_{p(m)}^k$ из когорты k в когорту $k+1$; $k=1, 2, 3$ для мирной рыбы, обозначаемой индексом $p=1$, а для хищника $p=2$ и $k=1, 2, 3, 4$ (при $k=1, 2$ пищевым ресурсом хищника является планктон; см. ниже). Функция $l_{p(m)}^k(\bar{\omega}_{p(m)}^k, N_{p(m)}^k)$ имеет следующий вид:

$$l_{p(m)}^k(\bar{\omega}_{p(m)}^k, N_{p(m)}^k) = \sum_{\bar{\omega}_{p(m)}^k = \omega_{cr}}^{\omega_{max}} f(\omega_{p(m)}^k - \bar{\omega}_{p(m)}^k) N_{p(m)}^k \quad (71)$$

В уравнении (71) функция f определяет ту часть рыб, принадлежащих когорте k , масса которых превышает пороговую величину ω_{cr} , достаточную для перехода в следующую когорту. Мы предполагаем, что распределение рыб по массе является нормальным. Таким образом, функция f задается уравнением:

$$f(\omega_{p(m)}^k - \bar{\omega}_{p(m)}^k) = \frac{\frac{1}{\sigma_{p(m)}^k \sqrt{2\pi}} \exp\left(-\frac{(\omega_{p(m)}^k - \bar{\omega}_{p(m)}^k)^2}{2(\sigma_{p(m)}^k)^2}\right)}{\sum_{\bar{\omega}_{p(m)}^k = \omega_{cr}}^{\omega_{max}} \frac{1}{\sigma_{p(m)}^k \sqrt{2\pi}} \exp\left(-\frac{(\omega_{p(m)}^k - \bar{\omega}_{p(m)}^k)^2}{2(\sigma_{p(m)}^k)^2}\right)} \quad (72)$$

Величина дисперсии $(\sigma_{p(m)}^k)^2$ в уравнении (72) зависит от средней массы $\bar{\omega}_{p(m)}^k$ (Zakeš et al., 2003, Kowalska, 2006). При этом

$$\sigma_{p(m)}^k = v_{p(m)}^k \bar{\omega}_{p(m)}^k, \quad (73)$$

где $\nu_{p(m)}^k$ – коэффициент вариации.

Динамика когорты $N_{1(m)}^2$ мирной рыбы описывается следующим уравнением:

$$N_{1(m)}^2(t+1) = N_{1(m)}^2(t) - F_{12}N_{1(m)}^2(t) - \frac{F_{1223} \sum_{j=1}^8 N_{2(j)}^3(t) N_{1(m)}^2(t)}{C_{1223} + N_{1(m)}^2(t)} + l_{1(m)}^1(\bar{\omega}_{1(m)}^1(t), N_{1(m)}^1(t)) - l_{1(m)}^2(\bar{\omega}_{1(m)}^2(t), N_{1(m)}^2(t)). \quad (74)$$

В уравнении (74) F_{12} – константа, характеризующая убыль $N_{1(m)}^2$ в результате смертности до достижения рыбой предельного возраста. Потребление мирной рыбы $N_{1(m)}^2$ хищником $N_{2(j)}^3$, где индекс $j, (j \in [1,8])$ определяет год жизни хищника, описывается в правой части уравнения (74) третьим слагаемым в виде функции Холлинга типа II (Holling, 1959) (F_{1223} и C_{1223} – константы). Четвертое слагаемое в правой части уравнения (74) описывает прирост когорты $N_{1(m)}^2$ за счет перехода из когорты $N_{1(m)}^1$. Пятое слагаемое в правой части уравнения (74), функция $l_{1(m)}^2(\bar{\omega}_{1(m)}^2(t), N_{1(m)}^2(t))$, задаваемая уравнениями (71)-(73), описывает убыль когорты $N_{1(m)}^2$ в результате перехода из когорты $N_{1(m)}^3$. Одним из аргументов функции $l_{1(m)}^2$ является величина $\bar{\omega}_{1(m)}^2$ – средняя масса тела мирной рыбы, принадлежащей когорте $N_{1(m)}^2$. Изменение во времени средней массы задается следующим образом:

$$\bar{\omega}_{1(m)}^2(t+1) = \bar{\omega}_{1(m)}^2(t) + \frac{\beta_{12} M_{m112} M_{mz2} \sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}(t)}{C_{m12z2} + M_{mz2} \sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}(t)}, \quad (75)$$

В уравнении (75) M_{mz2} – средняя масса одного зоопланктона из когорты $Z_{2(i)}$ ($i = 1, 2, 3$); динамика каждой из этих когорт описывается уравнениями (66) и (67). Константа M_{m112} характеризует максимальный пищевой рацион рыб. Константа β_{12} определяет ту часть потребленного ресурса, которая идёт на прирост средней массы $\bar{\omega}_{1(m)}^2$. Величина C_{m12z2} – константа полунасыщения (Kot, 2001; Holling, 1959).

Динамика когорты $N_{1(m)}^3$ мирной рыбы описывается следующим уравнением:

$$N_{1(m)}^3(t+1) = N_{1(m)}^3(t) + l_{1(m)}^2(\bar{\omega}_{1(m)}^2(t), N_{1(m)}^2(t)), \quad (76)$$

Где функция $l_{1(m)}^2(\bar{\omega}_{1(m)}^2, N_{1(m)}^2)$, задаваемая уравнениями (71)-(73), описывает прирост когорты $N_{1(m)}^3$ за счёт перехода из когорты $N_{1(m)}^2$. Как видно из уравнения (76), предполагается, что хищник не оказывает влияния на численность когорты $N_{1(m)}^3$. Кроме того, предполагается, что смертность особей, принадлежащих этой когорте, определяется исключительно достижением рыбой предельного возраста. По достижении этого возраста соответствующие особи выбывают из рассмотрения.

Пополнение популяции хищника описывается уравнением:

$$N_{2(m)}^1(nT + \tau_2) = p_2 \sum_{j=4}^8 N_{1(j)}^4(nT) \quad m = 1, \quad (77)$$

Где τ_2 – время от момента нереста до перехода личинок хищного вида рыб на внешнее питание, T – длительность модельного года, $n = 0, 1, 2, \dots$ – номер модельного года, а $N_{1(j)}^4$ – численность половозрелых особей хищника; p_2 – коэффициент, характеризующий скорость размножения; индекс m соответствует возрасту рыб в годах.

Динамика ювенильной когорты $N_{2(m)}^1$ хищника (здесь $m \in [1, 8]$) описывается следующим уравнением:

$$N_{2(m)}^1(t+1) = N_{2(m)}^1(t) - F_{21} N_{2(m)}^1(t) - l_{2(m)}^1(\bar{\omega}_{2(m)}^1(t), N_{2(m)}^1(t)), \quad (78)$$

В уравнении (14) F_{21} – константа, характеризующая убыль $N_{2(m)}^1$ в результате смертности до достижения рыбой предельного возраста. Третье слагаемое в правой части уравнения (78), функция $l_{2(m)}^1(\bar{\omega}_{2(m)}^1(t), N_{2(m)}^1(t))$, задаваемая уравнениями (71)-(73), описывает убыль когорты $N_{2(m)}^1$ в результате перехода в когорту $N_{2(m)}^2$. Одним из аргументов функции $l_{2(m)}^1$ является величина $\bar{\omega}_{2(m)}^1$ – средняя масса рыбы, принадлежащей когорте $N_{2(m)}^1$. Изменение во времени средней массы задается следующим образом:

$$\bar{\omega}_{2(m)}^1(t+1) = \bar{\omega}_{2(m)}^1(t) + \frac{\beta_{21} M_{m121} M_{mz1} Z_1(t)}{C_{m21z1} + M_{mz1} Z_1(t)}, \quad (79)$$

В уравнении (79) M_{m121} характеризует максимальный пищевой рацион (как указывалось выше, пищевым ресурсом хищника на ранних стадиях развития является не мирная рыба, а планктон). Константа β_{21} определяет ту часть потребленного рыбой ресурса, которая идёт на прирост средней массы $\bar{\omega}_{2(m)}^1$. Величина C_{m21z1} – константа полунасыщения (Kot, 2001; Holling, 1959).

Динамика когорты $N_{2(m)}^2$ хищника описывается следующим уравнением:

$$N_{2(m)}^2(t+1) = N_{2(m)}^2(t) - F_{22} N_{2(m)}^2(t) + l_{2(m)}^1(\bar{\omega}_{2(m)}^1(t), N_{2(m)}^1(t)) - l_{2(m)}^2(\bar{\omega}_{2(m)}^2(t), N_{2(m)}^2(t)), \quad (80)$$

где F_{22} – константа, характеризующая убыль $N_{2(m)}^2$ в результате смертности до того, как рыба достигнет предельного возраста. Третье слагаемое в правой части уравнения (80) описывает прирост когорты $N_{2(m)}^2$ за счёт перехода из когорты $N_{2(m)}^1$. Четвертое слагаемое в правой части уравнения (80), функция $l_{2(m)}^2(\bar{\omega}_{2(m)}^2(t), N_{2(m)}^2(t))$, задаваемая уравнениями (71)-(73), описывает убыль когорты $N_{2(m)}^2$ в результате перехода в когорту $N_{2(m)}^3$. Одним из аргументов функции $l_{2(m)}^2$ является величина $\bar{\omega}_{2(m)}^2$ – средняя масса рыб, принадлежащих когорте $N_{2(m)}^2$. Изменение во времени средней массы задается следующим образом:

$$\bar{\omega}_{2(m)}^2(t+1) = \bar{\omega}_{2(m)}^2(t) + \frac{\beta_{22} M_{m222} M_{mz2} \sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}(t)}{C_{m22z2} + M_{mz2} \sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}(t)}, \quad (81)$$

В уравнении (81) константа M_{m222} характеризует максимальный пищевой рацион. Константа β_{22} определяет часть потребленного рыбой ресурса, которая идет на прирост средней массы $\bar{\omega}_{2(m)}^2$. Величина C_{m22z2} – константа полунасыщения (Kot, 2001; Holling, 1959). Пищевым ресурсом этой когорты также является не мирная рыба, а планктон.

Динамика когорты $N_{2(m)}^3$ хищника описывается следующим уравнением:

$$N_{2(m)}^3(t+1) = N_{2(m)}^3(t) - F_{23}N_{2(m)}^3(t) + l_{2(m)}^2(\bar{\omega}_{2(m)}^2(t), N_{2(m)}^2(t)) - l_{2(m)}^3(\bar{\omega}_{2(m)}^3(t), N_{2(m)}^3(t)), \quad (82)$$

где F_{23} – константа, характеризующая убыль $N_{2(m)}^3$ в результате смертности до того, как рыба достигнет предельного возраста. Третье слагаемое в правой части уравнения (82) описывает прирост когорты $N_{2(m)}^3$ за счёт перехода рыбы из когорты $N_{2(m)}^2$. Четвертое слагаемое в правой части уравнения (82), функция $l_{2(m)}^3(\bar{\omega}_{2(m)}^3(t), N_{2(m)}^3(t))$, задаваемая уравнениями (71)-(73), описывает убыль когорты $N_{2(m)}^3$ в результате перехода в когорту $N_{2(m)}^4$. Одним из аргументов функции $l_{2(m)}^3$ является величина $\bar{\omega}_{2(m)}^3$ – средняя масса рыб, принадлежащих когорте $N_{2(m)}^3$. Изменение во времени средней массы задается следующим образом:

$$\bar{\omega}_{2(m)}^3(t+1) = \bar{\omega}_{2(m)}^3(t) + \beta_{23}M_{m3} \left(\frac{\sum_{j=1}^5 \bar{\omega}_{1(j)}^1(t)N_{1(j)}^1(t)}{C_{m1123} + \sum_{j=1}^5 \bar{\omega}_{1(j)}^1(t)N_{1(j)}^1(t)} + \frac{\sum_{j=1}^5 \bar{\omega}_{1(j)}^2(t)N_{1(j)}^2(t)}{C_{m1223} + \sum_{j=1}^5 \bar{\omega}_{1(j)}^2(t)N_{1(j)}^2(t)} \right) \quad (83)$$

Пищевым ресурсом когорты N_2^3 (в отличие от когорт $N_{2(m)}^1$ и $N_{2(m)}^2$) является не планктон, а мирная рыба. В уравнении (83) константа M_{m3} характеризует максимальный пищевой рацион. Константа β_{23} определяет часть потребленного хищной рыбой ресурса, которая идёт на прирост средней массы тела $\bar{\omega}_{2(m)}^3$. В уравнении (83) C_{m1123} и C_{m1223} – константы полунасыщения (Kot, 2001; Holling, 1959).

Динамика когорты $N_{2(m)}^4$ хищной рыбы описывается следующим уравнением:

$$N_{2(m)}^4(t+1) = N_{2(m)}^4(t) + l_{2(m)}^3(\bar{\omega}_{2(m)}^3(t), N_{2(m)}^3(t)), \quad (84)$$

где функция $l_{2(m)}^3(\bar{\omega}_{2(m)}^3, N_{2(m)}^3)$, задаваемая уравнениями (71)-(73), описывает прирост когорты $N_{2(m)}^4$ за счет перехода из когорты $N_{2(m)}^3$ в результате достижения пороговой массы тела. В рамках данной модели предполагается, что смертность особей, принадлежащих когорте $N_{2(m)}^4$, определяется исключительно достижением рыбами предельного возраста. В нашей модели это означает, что по достижении этого возраста соответствующие особи выбывают из рассмотрения. Кроме того, мы учитываем тот факт, что только часть рыбы переживает зиму (соответствующие оценки приведены ниже).

Выбор начальных условий для исследования динамики модели (65)-(84) проводился в несколько этапов. На первом этапе задавали произвольные начальные условия для зоопланктона при отсутствии как мирной, так и хищной рыбы. По окончании переходных процессов стационарные значения плотности пополнения популяции зоопланктона и отдельных когорт зоопланктона использовали как начальные для дальнейшего исследования. На втором этапе к этим начальным условиям добавляли произвольные начальные условия для мирной рыбы и исследовали динамику популяций зоопланктона и мирной рыбы в отсутствие хищника. По окончании переходных процессов, при условии выживания обоих видов, за начальные условия как для зоопланктона, так и для мирной рыбы принимали те значения численности популяций и средних масс отдельных когорт мирной рыбы, которые имели место в начале модельного года. Аналогичные действия проводили на заключительном этапе для определения начальных условий модели при включении в неё (в добавление к популяциям зоопланктона и мирной рыбы) популяции хищной рыбы.

В модели предполагается, что миграции как планктоноядных, так и хищных рыб между соседними биотопами пропорциональны разнице между средами обитания в количестве пищи. Для того чтобы описать эти миграции, в уравнения, показанные выше были прибавлены справа следующие слагаемые:

(а) для когорты $N_{1(m)}^{1(h)}$ ($h=1$ и $h=2$ обозначают принадлежность к одному из двух биотопов)

$$\begin{cases} k_1 N_{1(m)}^{1(1)} \left(1 - \frac{Z_1^{(1)}}{Z_1^{(2)}} \right), & Z_1^{(2)} > Z_1^{(1)} \\ k_1 N_{1(m)}^{1(2)} \left(1 - \frac{Z_1^{(2)}}{Z_1^{(1)}} \right), & Z_1^{(1)} > Z_1^{(2)} \end{cases} \quad (85)$$

где $Z_1^{(h)}$ это плотность популяции зоопланктона Z_1 в биотопе h , k_1 – коэффициент связи для популяций $N_{1(m)}^{1(1)}$ и $N_{1(m)}^{1(2)}$;

(б) для мирной рыбы когорт $N_{1(m)}^{2(1)}$ и $N_{1(m)}^{2(2)}$ имеем

$$\begin{cases} k_1 N_{1(m)}^{2(1)} \left(1 - \frac{\sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}^{(1)}}{\sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}^{(2)}} \right), & \sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}^{(2)} > \sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}^{(1)} \\ k_1 N_{1(m)}^{2(2)} \left(1 - \frac{\sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}^{(2)}}{\sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}^{(1)}} \right), & \sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}^{(1)} > \sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}^{(2)} \end{cases} \quad (86)$$

(с) для хищной рыбы на ранних стадиях $N_{2(m)}^{2(1)}$ и $N_{2(m)}^{2(2)}$, питающейся зоопланктоном, имеем

$$\begin{cases} k_2 N_{2(m)}^{2(1)} \left(1 - \frac{\sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}^{(1)}}{\sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}^{(2)}} \right), & \sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}^{(2)} > \sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}^{(1)} \\ k_2 N_{2(m)}^{2(2)} \left(1 - \frac{\sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}^{(2)}}{\sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}^{(1)}} \right), & \sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}^{(1)} > \sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}^{(2)} \end{cases}, \quad (87)$$

Где k_2 – коэффициент связи для $N_{2(m)}^{2(1)}$ и $N_{2(m)}^{2(2)}$ популяций;

(д) для хищной рыбы когорты $N_{2(m)}^{3(h)}$

$$\begin{cases} k_2 N_{2(m)}^{3(1)} \left(1 - \frac{\sum_{i=1}^5 N_{1(i)}^{1(1)} + \sum_{i=1}^5 N_{1(i)}^{2(1)}}{\sum_{i=1}^5 N_{1(i)}^{1(2)} + \sum_{i=1}^5 N_{1(i)}^{2(2)}} \right), & \sum_{i=1}^5 N_{1(i)}^{1(2)} + \sum_{i=1}^5 N_{1(i)}^{2(2)} > \sum_{i=1}^5 N_{1(i)}^{1(1)} + \sum_{i=1}^5 N_{1(i)}^{2(1)} \\ k_2 N_{2(m)}^{3(2)} \left(1 - \frac{\sum_{i=1}^5 N_{1(i)}^{1(2)} + \sum_{i=1}^5 N_{1(i)}^{2(2)}}{\sum_{i=1}^5 N_{1(i)}^{1(1)} + \sum_{i=1}^5 N_{1(i)}^{2(1)}} \right), & \sum_{i=1}^5 N_{1(i)}^{1(1)} + \sum_{i=1}^5 N_{1(i)}^{2(1)} > \sum_{i=1}^5 N_{1(i)}^{1(2)} + \sum_{i=1}^5 N_{1(i)}^{2(2)} \end{cases} \quad (88)$$

Полученные значения прибавляются к значениям или вычитаются из значений плотностей соответствующих популяций.

При исследовании динамики модели с дискретным состоянием на каждом шаге бралась целая часть соответствующих действительных величин.

4.1.3. Параметризация модели

Прототипом модельной популяции зоопланктона являются ракообразные рода *Daphnia*, прототипом модельной популяции мирного вида рыб – плотва (*Rutilus rutilus*), а хищного вида рыб – судак (*Sander lucioperca*).

В рамках модели пополнение зоопланктона Z_1 включает в себя ювенильных особей. Когорта крупного зоопланктона Z_2 объединяет половозрелых особей в возрасте до 30 дней. Общая продолжительность жизни планктонных организмов принята равной 30 дням (Гиляров, 1987).

Временной шаг модели составляет 10 дней. Выбор такого временного шага избавляет нас от необходимости вводить детальные описания роста организмов зоопланктона и существенно упрощает описание процессов размножения. Предполагается, что при сдвиге во времени на один временной шаг все выжившие особи мелкого зоопланктона достигают массы тела, характерной для когорты крупных зоопланктеров, и становятся половозрелыми. При этом размножение зоопланктона также приурочено к переходу на очередной временной шаг модели. Известно, что сроки созревания представителей рода *Daphnia* составляют от 3 до 50 дней (Гиляров, 1987), по другим данным – от 5 до 40 дней (Hülsmann et al., 2005; Rinke, Vijverberg, 2005), а периодичность размножения – от 2 до 20 дней (Гиляров, 1987). В модели как сроки созревания, так и периодичность размножения зоопланктеров приняты равными 10 дням. Параметры смертности зоопланктона за время, равное 10 дням, определены по кривым выживания рачков рода *Daphnia* (Гиляров, 1987), и составляют соответственно: $M_1 = 0,85$, $M_2 = 0,5$. Следует отметить, что в природных условиях показатели смертности ветвистоусых раков могут варьировать в широких пределах, достигая величин около $0,6 \text{ сут}^{-1}$ (Дубовская, 2009). Параметр скорости популяционного роста зоопланктона (r_0) варьирует в модели в диапазоне от 6,3 до 6,9 (за 10 суток). Имеющиеся в литературе сведения указывают на то, что данный показатель может существенным образом зависеть от условий жизни планктонных ракообразных, в том числе

от температуры, пищевой обеспеченности и физиологических особенностей зоопланктеров. Характерные значения скорости популяционного роста составляют от $0,18 \text{ сут}^{-1}$ (Rinke et al., 2008) до $0,6 \text{ сут}^{-1}$ и выше (Rinke, Vijverberg, 2005).

Популяция мирной рыбы, условно обозначаемой нами как «плотва», представлена в модели тремя размерно-весовыми когортами. Переход из одной когорты в другую совершается по достижении массой тела порогового значения и связан с изменением характера питания. Предполагается, что особи самой младшей размерно-весовой когорты (личинки) питаются мелким зоопланктоном, тогда как особи средней когорты – крупным зоопланктоном (ср. уравнения (66) и (67)). В течение сезона численность молоди плотвы изменяется за счёт естественной смертности, а также за счёт выедания её хищным видом.

Длительность одного сезона принята нами равной 25 шагам модельного времени t , или 250 дням. Таким образом, мы исключаем из рассмотрения период зимовки, когда процессы жизнедеятельности рыб существенно замедляются. В рамках нашей модели предполагается, что по окончании каждого холодного периода, т.е. к началу каждого последующего сезона, выживает 88% популяции N_1 и 86% популяции N_2 . Такое значение коэффициента выживания получено исходя из оценок мгновенных коэффициентов естественной смертности $0,13\text{--}0,15 \text{ год}^{-1}$ (Криксунов и др., 2005).

Продолжительность жизни мирного вида рыб принята равной пяти годам, хищного – восьми годам. В общем случае биологическая продолжительность жизни обоих видов может быть существенно большей. Так, например, в Псковско-Чудском озере плотва способна доживать до 15-летнего возраста (Антипова, Концевая, 1983). Судак в Псковско-Чудском водоёме и озере Сямозеро иногда достигает 15-ти летнего возраста (Стерлигова и др., 2002), а в озере Ильмень – может доживать до 19 лет (Кудерский и др., 1985). В то же время регистрируемая продолжительность

жизни того или иного вида рыб существенным образом зависит как от условий конкретного водоёма, так и от состояния популяции. Интенсивный промысел, например, ведет к выбыванию из состава популяций особей старших возрастных групп. Поскольку для большинства видов рыб характерна кривая выживания типа I, т.е. экспоненциальное снижение численности генерации по мере увеличения возраста (Гиляров, 1990), доля особей старших возрастов даже в девственных популяциях, как правило, невелика. Это даёт основания для несколько упрощённого модельного представления возрастного состава исследуемых популяций.

Абсолютная плодовитость плотвы колеблется в очень широких пределах: в Псковско-Чудском озере, например, от 4 до 92 тыс. икринок (Митрофанова, 1976), в Сямозере – от 7 до 60 тыс. икринок (Стерлигова и др., 2002). Значение параметра $p_1 = 441$ (см. Уравнение (68)), имеющего смысл скорости воспроизводства плотвы, определено нами с учётом средней абсолютной плодовитости сямозёрской плотвы (14 тыс. икринок), соотношения полов (1:1) и с учетом смертности в период эмбрионального развития (до вылупленные личинок из икры), которая, по литературным данным, достигает 93,7% (Kortet et al., 2004). Значение аналогичного параметра для популяции судака ($p_2 = 10080$, см. уравнение (77)) было рассчитано сходным образом, при этом имелось в виду, что абсолютная плодовитость судака в озере Сямозеро колеблется в пределах от 65 тыс. до 1155 тыс. икринок, составляя в среднем 320 тыс. (Стерлигова и др., 2002).

Для процесса параметризации модели наибольшую сложность представляет определение параметров трофических функций. В силу затруднительности проведения прямых измерений оценки этих параметров применительно к плотве и судаку, насколько нам известно, в литературе отсутствуют. Их значения подобраны таким образом, чтобы воспроизводимая моделью динамика весового роста рыб не противоречила результатам натурных наблюдений.

Нерест плотвы в различных водоёмах происходит в различные сроки: в Псковско-Чудском озере, например, с середины апреля до середины мая (Антипова, Концевая, 1983), а в северных водоёмах – с середины мая до начала июня (Стерлигова и др., 2002). Продолжительность периода эмбрионального развития зависит от температуры, однако чаще всего занимает не более двух недель. Личинки начинают активно плавать на четвертые–пятые сутки после выклева (Мешков, 1966). В рационе молоди преобладают ветвистоусые рачки, которые составляют 47–90% общей массы потреблённой пищи (Спановская, Григораш, 1973; Антипова, 1980; Столбунов, 2006). Длина тела личинок плотвы при вылуплении составляет 5–6 мм, по окончании периода личиночного развития 15–16 мм (Urho, 2002). По данным Перссона с соавторами (Persson et al., 2007), сеголетки плотвы к концу периода роста достигают длины 50 мм. Согласно формуле, связывающей длину и массу тела молоди плотвы на первом году жизни: $W(g) = 0,0234 \times (L(см))^{2,83}$ (Мельничук, 1973), длине тела, равной 16 мм, соответствует масса 0,088 г, длине тела 50 мм – масса 2,225 г. В рамках нашей модели предполагается, что переход молоди плотвы на питание крупным зоопланктоном приурочен к завершению личиночного периода жизни и совершается при массе тела $\omega_{cr11} = 0,1$ г (в этом случае в уравнении (71) параметр $\omega_{cr} = \omega_{cr11}$). В качестве пороговой массы ω_{cr} тела, при которой молодь плотвы приобретает черты взрослых рыб, принято значение $\omega_{cr12} = 2,5$ г.

Популяция судака в модели разделена на четыре размерно-весовые когорты. Нерест судака начинается при температуре 5–15°C, что соответствует марту в южной части ареала обитания и июню в северной (Вирбицкас и др., 1974). Длина личинок после выклева из икры составляет 4–5 мм (Marshall, 1977); переход на внешнее питание происходит на 2–12 сутки развития при длине тела 4,4–9,9 мм (Вирбицкас и др., 1974)., в Псковско-Чудском водоёме – при длине тела 5,5 мм (Зарипова, Козлов, 1985). Судак принадлежит к типичным облигатным хищникам и начинает питаться

молодь других видов рыб уже на первом году жизни. До переключения на хищный образ жизни его молодь питается в основном кладоцерами (ветвистоусыми рачками): на ранних стадиях мелкими, на поздних – крупными (Вирбицкас и др., 1974; Снежина, 1971; Кудринская, 1973). По данным Кудринской (Кудринская, 1973), масса тела судака на последнем личиночном этапе развития составляет в среднем 62,85 мг. В нашей модели принято, что пороговая масса тела ω_{cr} в уравнении (71), при которой совершается переход на питание крупным зоопланктоном, равна $\omega_{cr21} = 0,1$ г.

Известно, что переход судака на хищный образ жизни обычно происходит в возрасте 0+ при длине тела от 35 до 100 мм (Collette, Banarescu, 1977; Popova, Sytina. 1977), в некоторых водоёмах даже раньше – при длине тела 30 мм (Frankiewicz et al., 1996). После перехода на хищничество сеголетки судака питаются молодью различных видов рыб, преимущественно тех, которые преобладают в местах его обитания (Ширкова, 1966), в том числе – плотвой (Вирбицкас и др., 1974; Фёдорова, Дрозжина, 1980). Период активного питания судака длится до конца ноября (Пиху, Пиху, 1974; Козлов 1980). Нами принято, что молодь судака переходит на хищничество при длине тела 50 мм. Согласно формулам, которые связывают длину и массу тела сеголеток судака: $W(g) = 0,7581 + 0,0006 \times L(см)^{3.9536}$ и $W(g) = 0,2239 + 0,0022 \times L(см)^{3.441}$ (Lappalainen et al., 2006), такая длина соответствует массе 0,78–1,1 г.

В модели предполагается, что переход на хищничество происходит при пороговой массе $\omega_{cr22} = 1$ г (в этом случае в уравнении (71) параметр $\omega_{cr} = \omega_{cr22}$). На этом этапе развития доля рыбной пищи в составе рациона молоди судака составляет более 90% (Popova, Sytina. 1977). К концу периода роста сеголетки судака достигают длины 160 мм и массы тела 40 г (Willemsen, 1977). Данная масса принята в модели в качестве соответствующего значения параметра ω_{cr23} , и в этом случае в уравнении (71) параметр $\omega_{cr} = \omega_{cr23}$.

Экспериментально установлено, что процент элиминации личинок судака на ранних этапах развития может быть принят приблизительно равным количеству личинок, не обеспеченных минимальным рационом (минимальный рацион обеспечивает личинке «равновесное состояние», когда энергия, получаемая пищей, равна энергии, затрачиваемой на функциональный обмен). Имеющиеся в литературе оценки элиминации личинок судака на отдельных этапах развития составляют: $C_1 - 23,9\%$; $C_2 - 18,2\%$; $D_1 - 14,1\%$; $D_2 - 11,2\%$; $E - 7,9\%$ (Кудринская, 1973).

В целом за личиночный период развития смертность составляет 56,3%. В предположении, что продолжительность этого периода равна 40–50 сут (Вирбицкас и др., 1974), средняя смертность в течение одного шага модели (10 дней) может быть оценена как 15–19%. В литературе приводятся и другие, более высокие оценки смертности личинок судака. Например, в эксперименте по искусственному выращиванию молоди смертность за период 35 дней составила 80,7% (при температуре 17°C) (Gielen et al., 2003), что соответствует убыли 33,7% за период продолжительностью 10 сут. В нашей модели значения параметров смертности на личиночном этапе развития обоих видов рыб (F_{11} и F_{21}) приняты равными 0,2. В онтогенезе, по мере увеличения размеров молоди и снижения её уязвимости в отношении как биотических, так и абиотических факторов, смертность, как правило, уменьшается, что учтено в модели за счёт задания более низких значений параметров F_{12} , F_{22} и F_{23} : $F_{12} = 0,095$, $F_{22} = 0,05$, $F_{23} = 0,05$.

Численные значения всех параметров модели приведены в таблице 7 Приложения 2.

При исследовании динамики модели с дискретным состоянием те параметры модели, которые имеют ту же размерность, что и численность популяции, в данной работе пересчитывались с учётом площади водоёма, а именно площади оз. Сямозеро (117 км²).

4.1.4. Результаты

4.1.4.1. Динамика популяций в однородной среде обитания

Процессы, которые описываются уравнениями (65)–(84): воспроизводство зоопланктона и динамика возрастных когорт, включающая трофические взаимодействия между популяциями рыб и планктона, – проявляют себя в виде внутригодовых периодических колебаний плотности всех популяций, т.е. зоопланктона, мирной рыбы и хищника. Примеры изменений во времени плотности когорт рыбы, а также пополнения зоопланктона и его суммарной плотности показаны на рисунке 18. Видно, что в данном случае эти изменения носят регулярный характер. В результате усреднённые в рамках одного года плотности популяций не изменяются год от года.

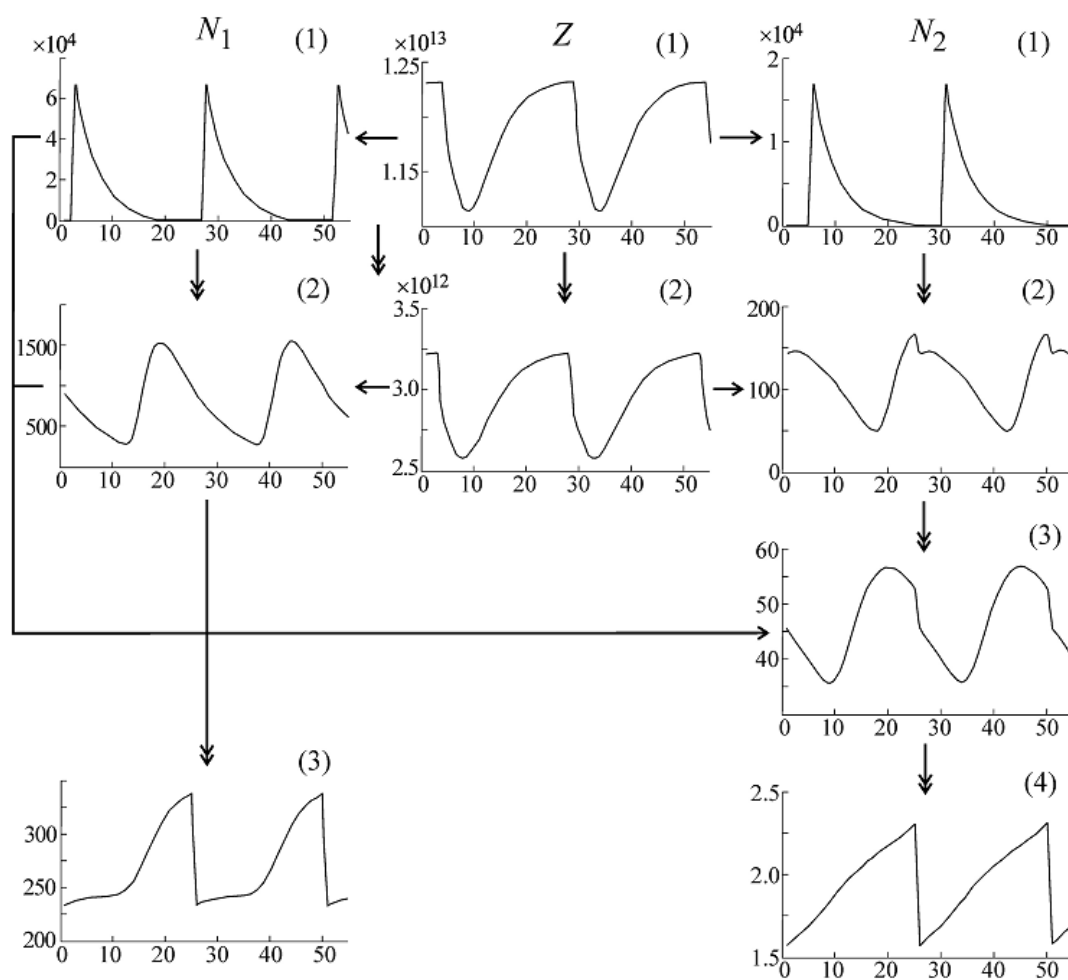


Рисунок 18. Динамика популяций зоопланктона (Z), мирной рыбы (N_1) и хищника (N_2) при $r_0 = 6,3$. Значения остальных параметров приведены в

таблице 7 Приложения 2. По осям абсцисс отложено число шагов во времени t (один шаг соответствует десяти дням), а по осям ординат – плотность популяций гидробионтов (км^{-2}). Одинарные стрелки указывают на потоки биомассы, обусловленные трофическими взаимодействиями: от зоопланктона к рыбе и от мирной рыбы – к хищной. Сдвоенные стрелки обозначают переход гидробионтов из когорты в когорту по мере набора массы (цифры в скобках указывают номера когорт для N_1 и N_2 ; для Z цифра 1 соответствует пополнению зоопланктона, а цифра 2 – суммарной численности трех групп размножающихся зоопланктеров).

Однако рост темпов воспроизводства зоопланктона (в рамках нашей модели такому росту соответствует увеличение численного значения параметра r_0 в уравнении (65)) вызывает изменение характера динамики рыбных популяций. В результате усреднённые в рамках одного года суммарные (по возрасту) плотности популяций рыб (\bar{N}) начинают периодически осциллировать во времени. В качестве примера на рис. 19 показаны колебания плотности хищника.

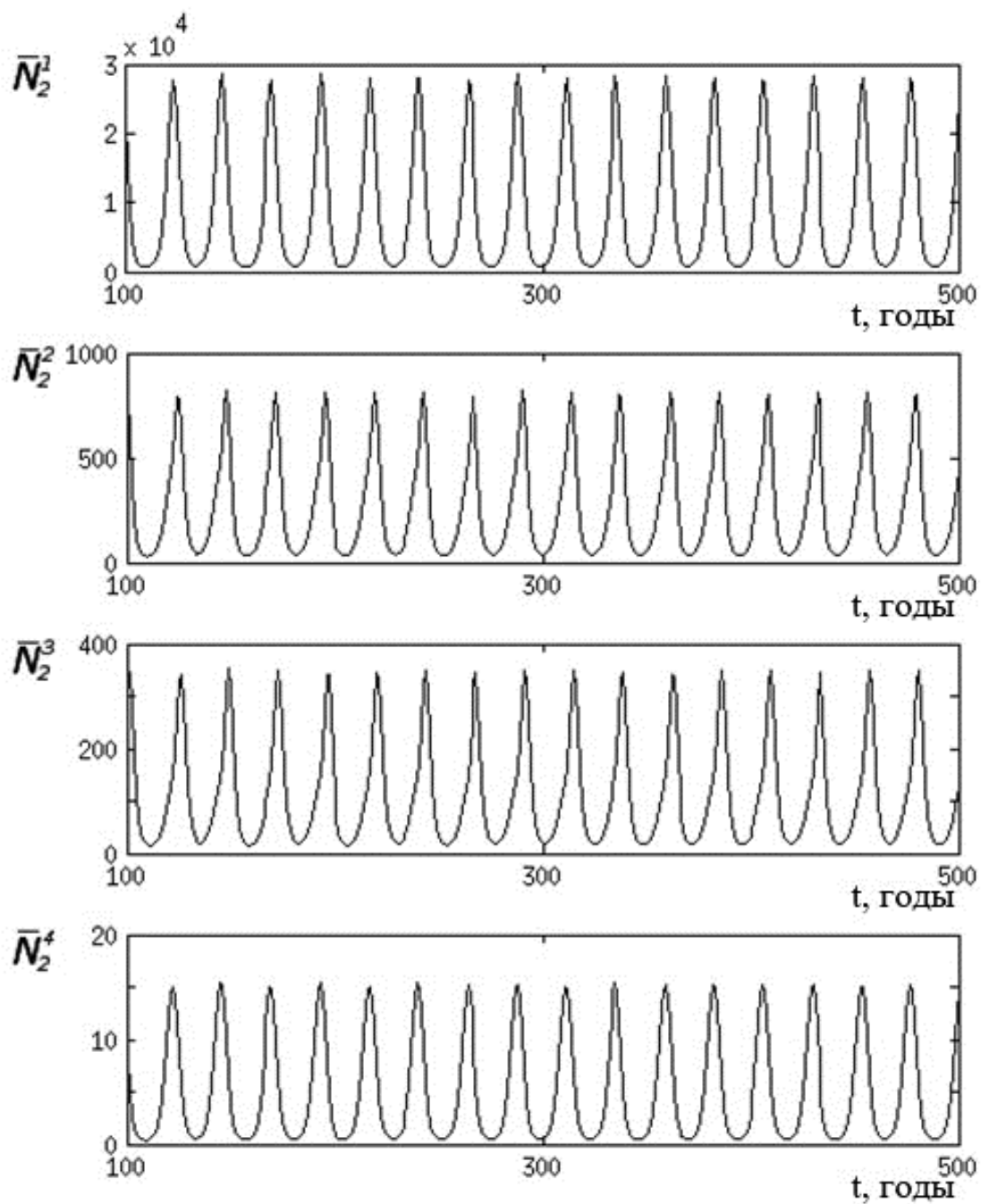


Рисунок 19. Межгодовые изменения усредненных в рамках одного года суммарных (по возрасту) плотностей популяций когорт (\bar{N}_2) хищной рыбы. Здесь $r_0 = 6,7$.

В общем случае период колебаний численности рыб может существенно изменяться при изменениях параметров модели (см. ниже и рис. 21).

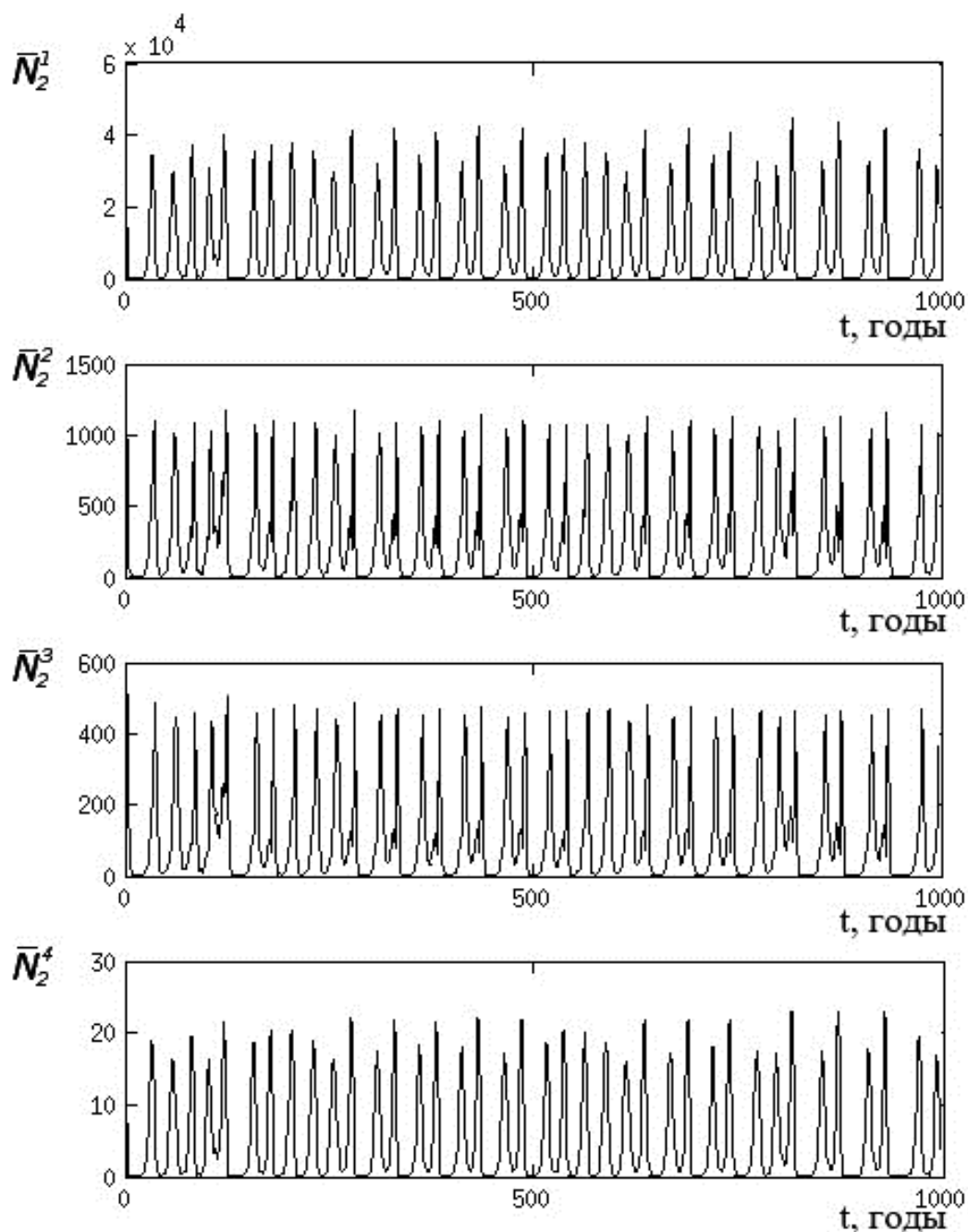


Рисунок 20. Межгодовые изменения усредненных в рамках одного года суммарных (по возрасту) плотностей популяций когорт (\bar{N}_2) хищной рыбы. Здесь $r_0 = 6,9$.

Дальнейший рост численного значения параметра r_0 приводит к нарушению регулярности колебаний усредненных годовых значений плотности популяций. Примеры таких нерегулярных временных рядов показаны на рисунке 20.

Математическая модель (65)–(84) является многопараметрической. В общем случае исследование поведения решений модели в многомерном пространстве параметров является неординарной задачей. На рисунке 21 представлены результаты исследования характера динамики одной из когорт хищной рыбы, а именно изменения во времени величины w_{cr22} в двумерном пространстве параметров (r_0, ω_{cr22}) . Указанные параметры характеризуют как темп воспроизводства зоопланктона (параметр r_0), так и изменение физиологического порога перехода на хищничество (параметр ω_{cr22}). Предполагается, что переходы из одной размерно-весовой когорты в другую становятся возможными для тех особей, масса которых превышает некоторые, специфичные для каждой когорты значения критической массы ω_{cr} (см. уравнение (71)).

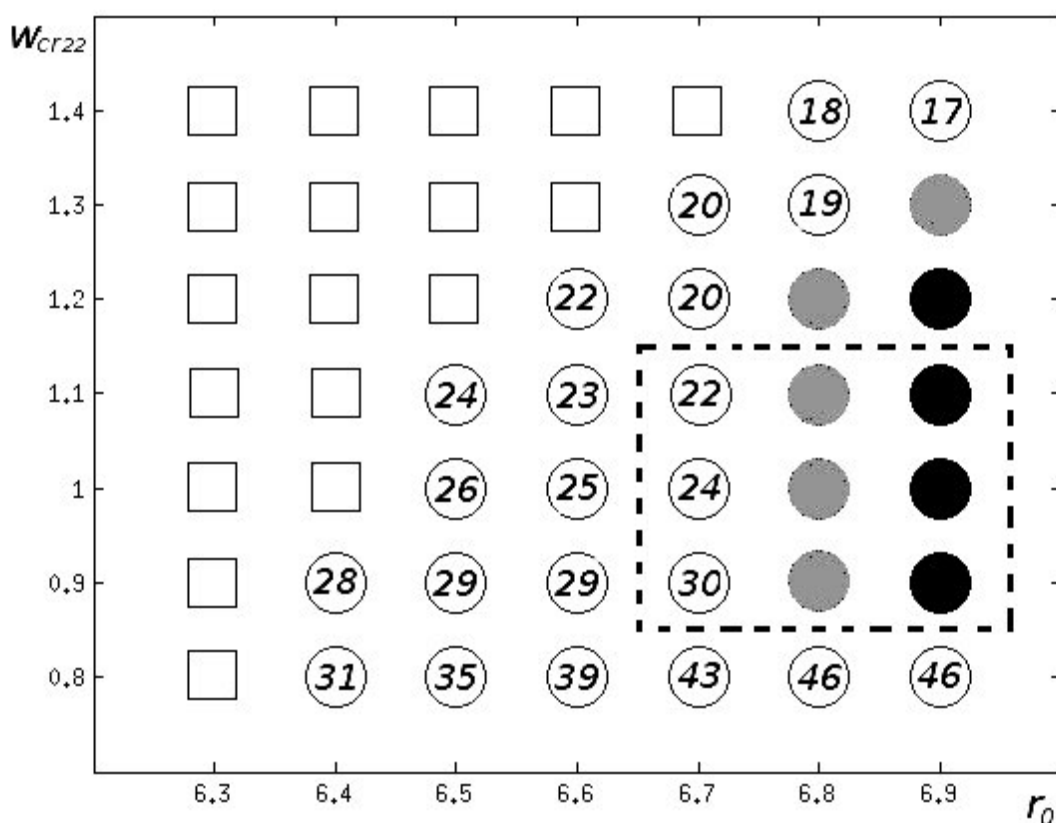


Рисунок 21. Зависимость характера динамики усредненной в рамках одного года суммарной (по возрасту) плотности популяции хищника от параметров r_0 и ω_{cr22} . Квадраты соответствуют неизменной во времени

плотности \bar{N}_2^3 . Окружности с числами внутри соответствуют регулярным колебаниям плотности популяции хищника \bar{N}_2^3 ; числа обозначают значения периода этих колебаний. Серые круги отмечают квазирегулярные колебания, а черные круги – динамический хаос. Область, выделенная пунктиром, соответствует значениям параметров на рисунке 22.

Зависимость характера изменений во времени суммарной среднегодовой плотности популяции хищника \bar{N}_2^3 от двух параметров: r_0 и ω_{cr22} , – показана на рисунке 21. Видно, что увеличение численного значения параметра r_0 приводит к последовательным переходам от стационарных значений \bar{N}_2^3 к регулярным, квазирегулярным и хаотическим колебаниям, в то время как рост критической массы ω_{cr22} в большинстве случаев способствует переходам от менее регулярной динамики к более регулярной (например, от колебаний величины \bar{N}_2^3 к стационарным значениям \bar{N}_2^3). Период регулярных колебаний, как видно из рисунка 21, может существенно, более чем в два раза, меняться при изменении численных значений параметров r_0 и ω_{cr22} . Рост величины r_0 способствует увеличению периода колебаний \bar{N}_2^3 , а увеличение критической массы ω_{cr22} способствует сокращению этого периода.

Спектральный анализ даёт возможность определить период этих колебаний. На рисунке 22 показаны спектры Фурье, соответствующие временному ряду \bar{N}_2^3 при различных значениях параметров r_0 и ω_{cr22} . Спектр Фурье, соответствующий колебаниям плотности популяции хищника, представленным на рисунке 19, показан на рисунке 22г. Видно, что период колебаний в данном случае равен примерно двадцати годам (как указано выше, один модельный год равен двадцати пяти шагам модели, или двумстам пятидесяти модельным дням). Наряду с этим, на рисунке 22г заметны другие гармоники, в частности гармоника, равная половине периода. Наличие этих гармоник отражает тот факт, что форма колебаний, представленных на рисунке 19, отлична от синусоидальной. На рисунке 22 в, е, и показаны

спектры Фурье для нерегулярных колебаний. Спектр Фурье, соответствующий колебаниям плотности популяции хищника, представленным на рисунке 20, показан на рисунке 22е. Как видно из рисунка 22е, спектр Фурье нерегулярных колебаний (в отличие от спектра регулярных колебаний на рисунке 22г) характеризуется непрерывным набором значений периодов колебаний.

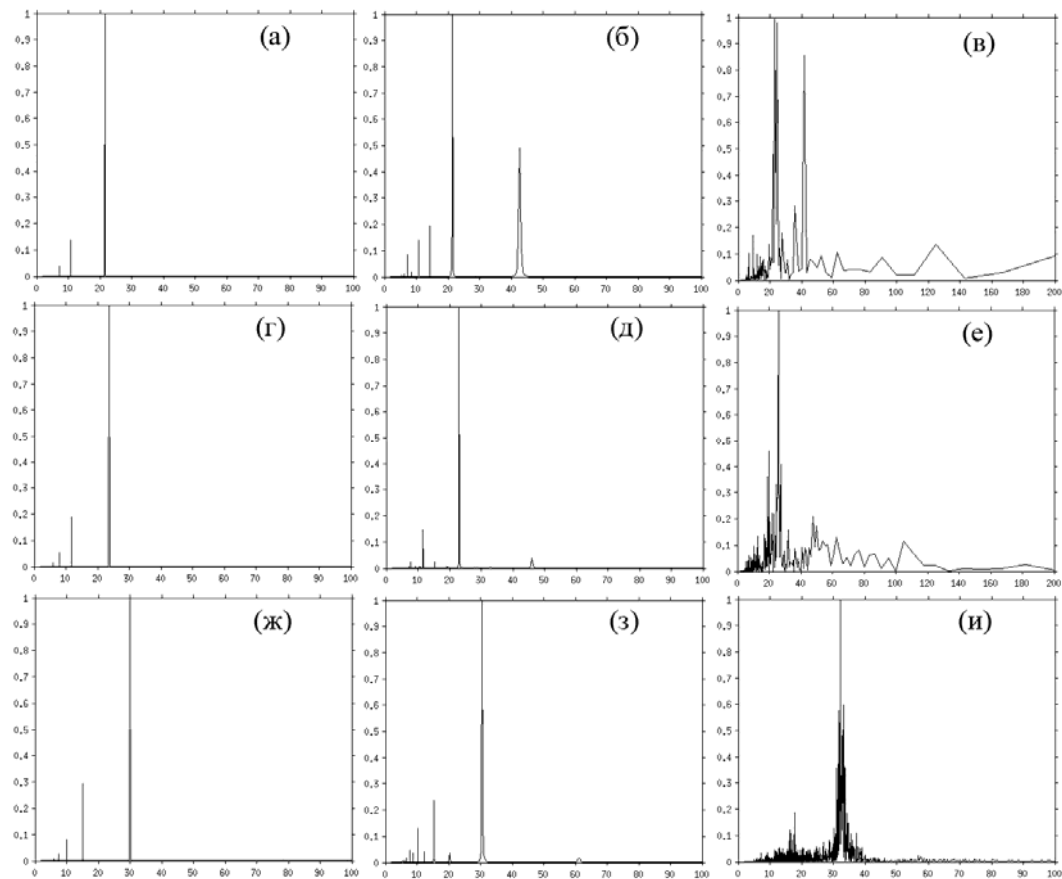


Рисунок 22. Спектры Фурье колебаний \bar{N}_2^3 при различных значениях параметров r_0 и ω_{cr22} . По оси абсцисс отложен период колебаний. (а) $r_0=6.7$, $\omega_{cr22}=1.1$; (б) $r_0=6.8$, $\omega_{cr22}=1.1$; (в) $r_0=6.9$, $\omega_{cr22}=1.1$; (г) $r_0=6.7$, $\omega_{cr22}=1.0$; (д) $r_0=6.8$, $\omega_{cr22}=1.0$; (е) $r_0=6.9$, $\omega_{cr22}=1.0$; (ж) $r_0=6.7$, $\omega_{cr22}=0.9$; (з) $r_0=6.8$, $\omega_{cr22}=0.9$; (и) $r_0=6.9$, $\omega_{cr22}=0.9$.

Рисунок 23 позволяет сравнить рекуррентные диаграммы, построенные для нерегулярных (при $r_0=6.9$) и регулярных (при $r_0=6.7$) колебаний величины \bar{N}_2^3 . Видно, что в отличие от строго регулярной диаграммы, характерной для периодических колебаний (рис. 23а), рекуррентная

диаграмма, полученная для нерегулярных колебаний (рис. 23в), характеризуется сложной апериодической структурой, типичной для динамического хаоса (Eckmann et al., 1987).

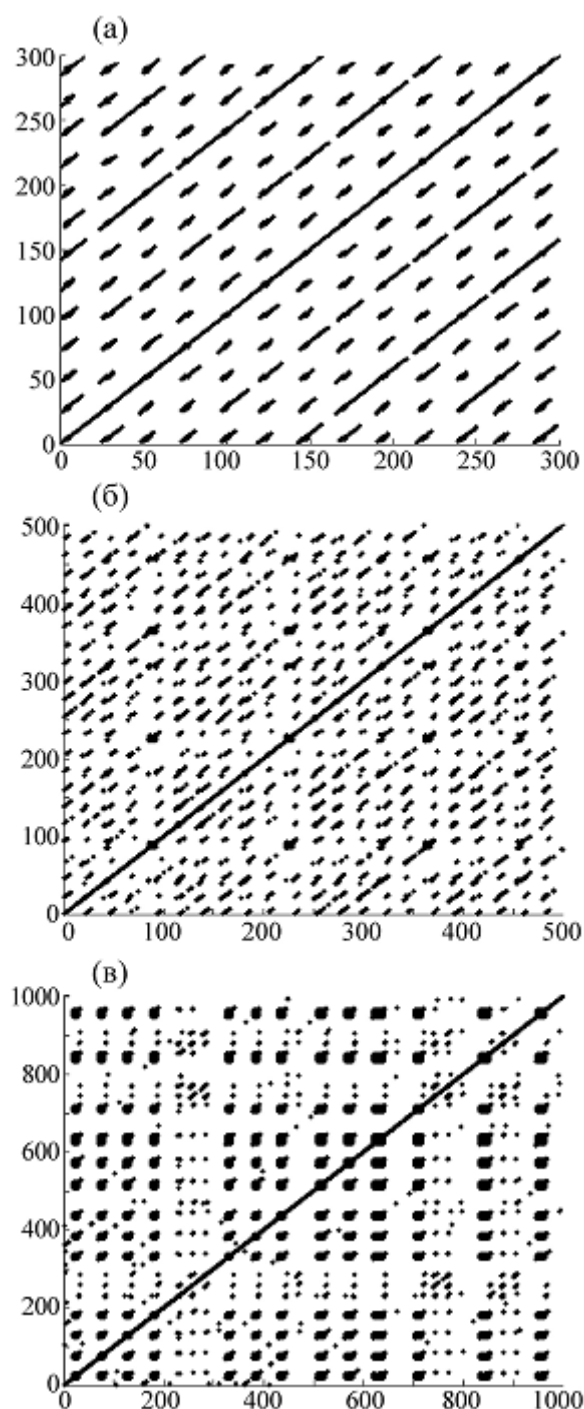


Рисунок 23. Рекуррентные диаграммы, соответствующие временным рядам $\bar{N}_2^3(t)$ при (а) $r_0 = 6,7$ (регулярные колебания), (б) $r_0 = 6,8$ (квазирегулярные колебания) и (в) $r_0 = 6,9$ (динамический хаос).

Хаотический характер нерегулярных колебаний (Ott, 2002) при $r_0 = 6,9$ подтверждается тем, что численные значения доминантного показателя Ляпунова (Λ), характеризующего такие колебания, оказываются положительными. Например, для временного ряда \bar{N}_2^3 , показанного на рисунке 20, $\Lambda = +0,36$ (для вычисления показателя Ляпунова мы применяли метод, предложенный в (Kantz, Schreiber, 1997)). На рис. 23б показана рекуррентная диаграмма, полученная при $r_0 = 6,8$. Эта диаграмма, как и та, что показана на рис. 23а, характеризуется регулярной структурой, однако эта структура, в отличие от показанной на рис. 23а, представляет собой не набор периодических отрезков, а скорее набор регулярно организованных кластеров. Такой рекуррентной диаграмме соответствуют квазирегулярные колебания (Nisbet, Gurney, 1976). Период квазирегулярных колебаний сохраняется постоянным, в то время как их амплитуда нерегулярно изменяется во времени.

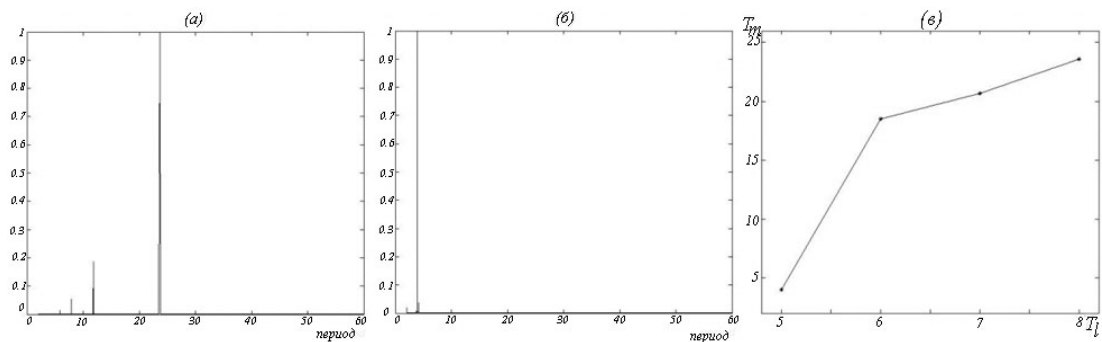


Рисунок 24. (а) Спектр Фурье колебаний \bar{N}_2^3 при продолжительности жизни хищника $T_l = 8$ годам, (б) Спектр Фурье колебаний \bar{N}_2^3 при продолжительности жизни хищника $T_l = 5$ годам, (в) Зависимость периода колебаний T_m от T_l .

Все колебания плотности популяции, которые происходят в модели (65) - (84), характеризуются периодами в десятки лет. Результаты компьютерных экспериментов свидетельствуют о том, что продолжительность жизни хищника является решающим фактором, лежащим в основе генерации длительных колебаний. Рисунок 24а характеризует

долгопериодные колебания \bar{N}_2^3 , здесь продолжительность жизни хищника (T_1) составляет 8 лет, и соответствующий период колебаний равен 24 годам (см. рисунок 22). Однако при $T_1 = 5$ лет (Рисунок 24б) период колебаний резко уменьшается, до 4 лет. На рисунке 24в показана зависимость периода колебаний (T_m) от T_1 . Можно видеть резкое снижение T_m при уменьшении T_1 с 8 до 5 лет.

Реальные водоёмы характеризуются пространственной неоднородностью среды обитания гидробионтов. В данном разделе это обстоятельство учитывается неявным образом. Действительно, в отличие от уравнений (69) и (74), правая часть уравнения (76), описывающего динамику мирной рыбы из когорты \bar{N}_1^3 , не включает слагаемое, ответственное за потребление ресурса, т.е. мирной рыбы, хищником. Тем самым мы предполагаем, что половозрелая достигшая максимальной массы мирная рыба из когорты \bar{N}_1^3 покидает литоральную зону водоёма.

4.1.4.2. Динамика популяций в связанных биотопах

Гетерогенная среда обитания может играть важную роль в популяционной динамике (Huffaker, 1958). Согласно теории оптимального фуражирования (Begon et al., 2006) животные передвигаются в гетерогенной среде обитания таким образом, чтобы обеспечить себе наибольшую скорость потребления. В модели мы предполагаем, что реакция рыбы на продовольственный ресурс зависит от пространственного распределения ресурса. То есть планктоноядные рыбы передвигаются по градиенту зоопланктона, а хищные рыбы – по градиенту мирной рыбы (85)–(88).

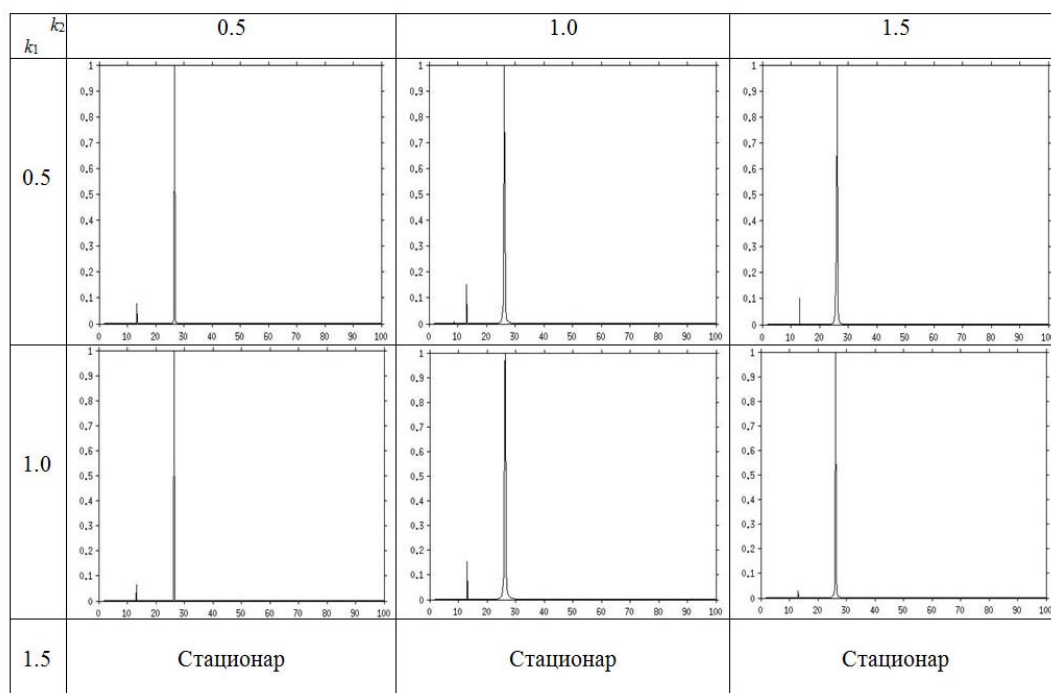


Рисунок 25. Спектры Фурье колебаний $\bar{N}_2^{3(1)}$ при различных коэффициентах связи k_1 и k_2 . Стационарный режим возникает при $k_1 = 1,5$. Здесь $r_0^{(1)} = 6,4$ и $r_0^{(2)} = 6,5$.

На рисунке 25 показаны спектры Фурье для колебаний плотности хищной рыбы $\bar{N}_2^{3(1)}$ в одном из спаренных биотопов в зависимости от коэффициентов связи k_1 и k_2 , характеризующих интенсивность миграции рыбы в зависимости от разницы концентраций пищевого ресурса. При этом в первом биотопе скорость размножения зоопланктона $r_0^{(1)} = 6,4$, что при отсутствии связи между биотопами соответствует стационарному поведению среднегодовых значений плотностей рыбных популяций. Во втором биотопе $r_0^{(2)} = 6,5$, что для одиночного биотопа соответствовало бы регулярным колебаниям среднегодовых плотностей популяции. $\omega_{cr22}=1$ для обоих биотопов. Как видно из рисунка 25, при коэффициенте связи $k_1 \leq 1$ среднегодовая плотность рыбной популяции претерпевает регулярные колебания, при $k_1 > 1$ для обоих биотопов характерен стационарный динамический режим. Спектр Фурье для колебаний плотности популяции

хищной рыбы в соседнем биотопе $\bar{N}_2^{3(2)}$ идентичен спектру колебаний $\bar{N}_2^{3(1)}$. То есть увеличение межбиотопной миграции приводит к потере присущего (т.е. при $k_1 = k_2 = 0$) динамике хищной рыбы колебательного режима, тогда как при низких значениях коэффициента связи k_1 стабильность теряет стационарный режим, что приводит к появлению регулярных колебаний (рисунок 25).

На рисунке 26 показано влияние межбиотопной миграции на характер динамики когорты $\bar{N}_2^{3(1)}$ в том случае, когда $r_0^{(1)} = 6,5$, что для одиночного биотопа соответствовало бы регулярным колебаниям среднегодовых плотностей, и $r_0^{(2)} = 6,9$ (хаотические колебания при отсутствии связи между биотопами). Видно, что характер спектра Фурье зависит от значения k_1 и в меньшей степени от значения k_2 . При $k_1 = 0,5$ спектр Фурье для колебаний $\bar{N}_2^{3(1)}$ соответствует хаотическим колебаниям, с увеличением интенсивности миграций хаотический режим переходит в режим регулярных колебаний (рис. 26). То есть межбиотопная миграция рыбы может дестабилизировать как стационарный, так и хаотический режим, приводя к регулярным и квазирегулярным колебаниям плотностей рыбных популяций.

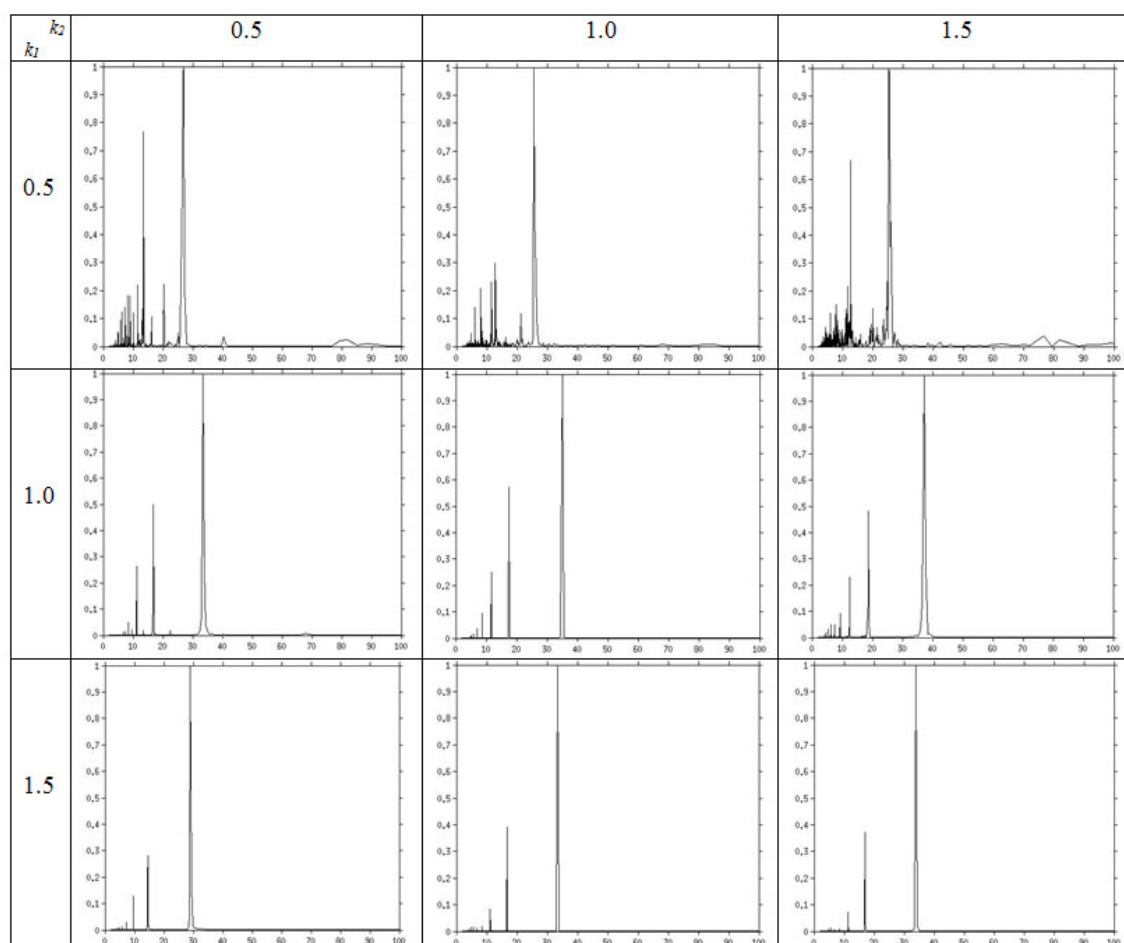


Рисунок 26. Спектры Фурье колебаний $\bar{N}_2^{3(1)}$ при различных коэффициентах связи k_1 и k_2 . Здесь $r_0^{(1)} = 6,5$ и $r_0^{(2)} = 6,9$.

4.1.5. Обсуждение результатов

Колебания численности популяций рыб могут быть следствием как внешних (по отношению к популяциям) факторов, так и результатом взаимодействий между популяциями. Такие колебания отражают способность взаимодействующих популяций к саморегуляции, обусловливаемой регуляторными связями между темпами отмирания, роста, полового созревания особей и численностью отдельных размерно-возрастных когорт (Никольский, 1950; Никольский, 1974). Исследование регуляторных связей даёт возможность приблизиться к пониманию механизмов, лежащих в основе различных типов динамики рыбных популяций (Бобырев, Криксунов, 1996), а также позволяет определить

оптимальные стратегии промысла и искусственного воспроизводства рыб (Ricker, 1968; Криксунов, Снетков, 1985).

Изменения во времени численности популяций могут характеризоваться существенно различными временными масштабами (Solé, Bascompte, 2006). Внутригодовые колебания (качественно сходные с теми, что показаны на рис. 18) в значительной мере являются следствием периодических пополнений популяций (Бобырев, Криксунов, 1996). Наряду с внутригодовыми колебаниями имеют место долгопериодические осцилляции численности популяций, характерные времена которых (т.е. величины усреднённых временных интервалов между последовательными пиками численности) существенно превышают продолжительность жизненного цикла организмов (см. рис. 21). Природа долгопериодических колебаний является предметом многолетних исследований (Бобырев, Криксунов, 1996; Фёдоров, Гильманов, 1980; Medvinsky, Rusakov, 2011). В нашей модели такие колебания (см. рис. 18 и 19) возникают в отсутствие какого бы то ни было воздействия внешних факторов. Возникновение долгопериодических колебаний может вытекать из трофических взаимодействий между отдельными компонентами водных сообществ, а продолжительность жизни хищника является фактором, который существенно влияет на возникновение долгопериодических колебаний. Если продолжительность жизни хищника снижается, количество зрелых рыб может быть недостаточным для поддержки пополнения рыбы. В результате по мере пополнения когорты хищников \bar{N}_2^3 вместо постепенного увеличения когорты хищников низкой массы (планктоноядных) уменьшается. В этом случае численность пополнения недостаточна для поддержания долгосрочного увеличения когорты \bar{N}_2^3 , и происходит переход от долгопериодического к короткопериодическому колебанию плотности популяции (сравните рис. 27а и 27б). Интересно, что снижение плотности когорты хищника с низкой массой, за которым следует исчезновение долгопериодических колебаний, составляет всего 10 – 20%. Отметим, что ни уменьшение продолжительности

жизни мирной рыбы (N_1), ни изменение коэффициентов, отражающих скорость воспроизводства (68 и 77) не приводят к трансформации долгопериодических колебаний в короткопериодические. Благодаря этому можно предположить, что хищники – элемент, дающий начало долгопериодическим колебаниям плотности рыбных популяций. С другой стороны, изменения условий окружающей среды также могут влиять на динамику популяций рыб и приводить к возникновению долгопериодических колебаний размера популяции (Bjørnstad et al., 1999; Cisneros-Mata et al., 1996; Stige et al., 2006; Стерлигова и др., 2002).

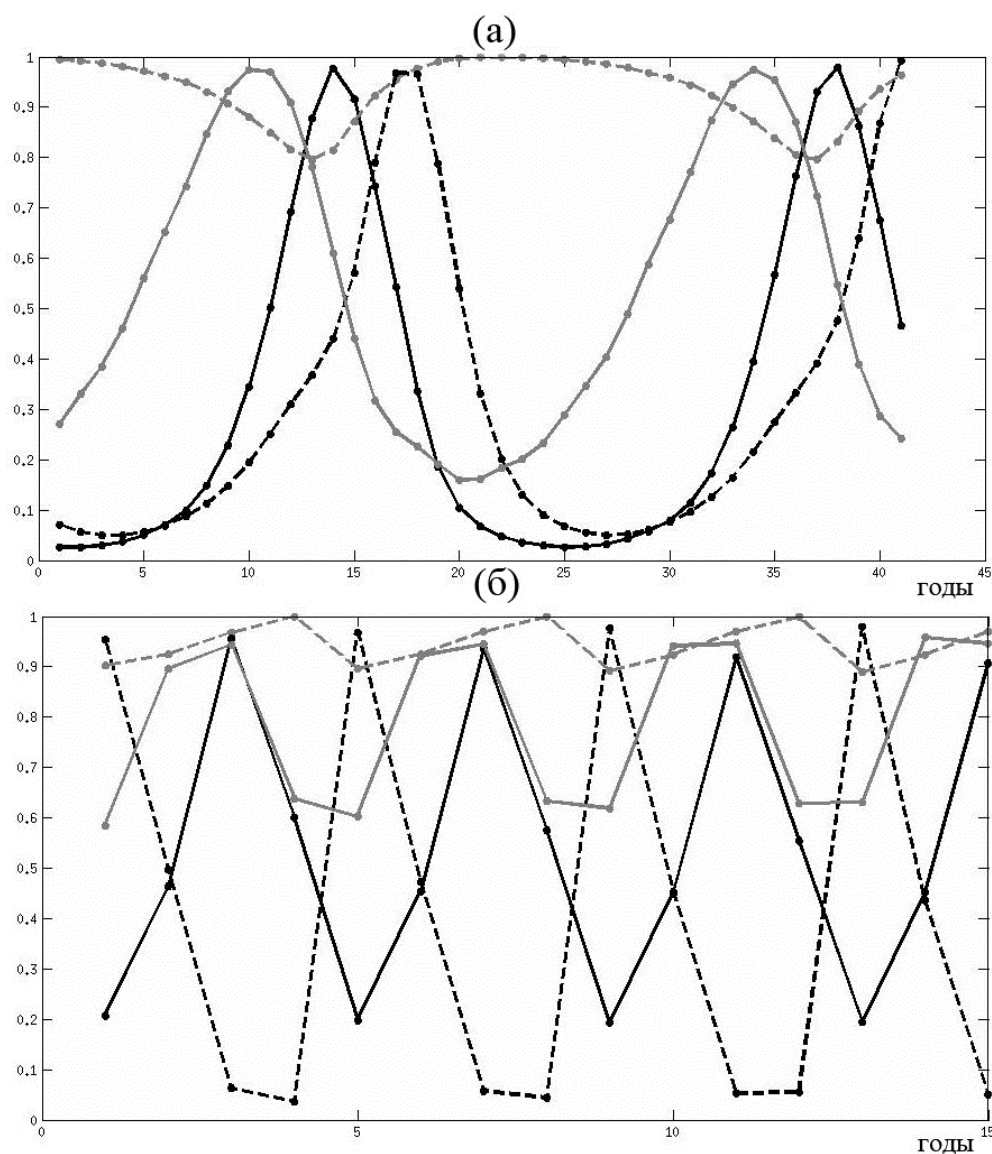


Рисунок 27. Колебания среднегодовых плотностей зоопланктона и рыбных популяций. Суммарные плотности популяций: $\bar{Z}_1 + \sum_{i=1}^3 \bar{Z}_{2(i)}$ – серая

пунктирная линия, $\sum_{m=1}^5(\bar{N}_{1(m)}^1 + \bar{N}_{1(m)}^2)$ – серая сплошная линия, $\sum_{m=1}^8(\bar{N}_{2(m)}^1 + \bar{N}_{2(m)}^2)$ – черная сплошная линия, $\sum_{m=1}^8(\bar{N}_{2(m)}^3)$ черная пунктирная линия. Плотности нормированы на максимальные значения. Здесь $r_0 = 6,7$. Значения остальных параметров даны в таблице 7 Приложения 2. а) долгопериодические колебания, возникающие при продолжительности жизни хищника, равной $T_l = 8$ годам, б) короткопериодические колебания, возникающие при продолжительности жизни хищника, равной $T_l = 5$ годам.

Увеличение темпа воспроизводства зоопланктона, которому в данной модели соответствует рост численного значения параметра r_0 , приводит к переходу от регулярной динамики к квазирегулярным колебаниям плотности рыбных популяций (рис. 21 и 22). Возникновение таких квазирегулярных колебаний, характерной особенностью которых является стационарность периода при наличии осцилляций амплитуды, до сих пор объяснялось воздействием нерегулярных изменений среды обитания организмов (Nisbet, Gurney, 1976; Nisbet, Gurney, 1982; Pascual, Mazzega, 2003). В данной работе мы показываем, что квазирегулярные колебания могут быть проявлением взаимодействий между отдельными популяциями биотического сообщества даже в отсутствие заметных экзогенных воздействий.

Дальнейший рост численного значения параметра r_0 хаотизирует динамику популяций (см. рисунки 20-22). Как известно (Ott, 2002), хаотические колебания (в отличие от периодических колебаний) характеризуются непрерывным спектром Фурье (рис. 22). Примечательно то, что наиболее выраженным гармоникам хаотических колебаний плотности рыбных популяций соответствуют долгие периоды, равные десяткам лет; длительность таких периодов соизмерима с периодами регулярных, периодических колебаний (см. рисунок 22).

В ходе проведённых нами компьютерных экспериментов было показано, что, по крайней мере, некоторые из хаотических режимов имеют транзитивный характер; в данном случае это означает, что хаос, в конце

концов, обуславливает вымирание модельного сообщества гидробионтов. Однако длительность таких переходных режимов, как следует из наших компьютерных экспериментов, превышает 1000 лет (например, при $r_0 = 6,9$ и $\omega_{cr22} = 1$ транзитивный хаос длится около 1800 лет). Столь значительная длительность переходных хаотических режимов позволяет рассматривать их как существенный элемент функционирования водных сообществ (см. также Medvinsky et al., 2001b; Медвинский и др., 2002).

Мы также показали, что межбиотопная миграция рыбы может приводить к изменениям характера динамики рыбных популяций. В частности, возрастание интенсивности миграций может приводить к трансформации хаотических колебаний в регулярные (рисунок 26). В результате, рыбные популяции в некоторых случаях испытывают переход между динамическим хаосом и регулярной динамикой, т.к. интенсивность миграции подвержена влиянию природных условий. Таким образом, рыбные популяции могут существовать на краю хаоса (Kaufmann, Jonsen, 1990), что означает, что хаотическая динамика часто прерывается нехаотическими колебаниями. Характерные черты такого поведения обнаружены у личинок рыбы (Dixon et al., 1999).

Флуктуации условий окружающей среды, приводящие к изменениям интенсивности миграции рыб, в некоторых случаях приводят к переходам между регулярными колебаниями и стационарным состоянием (как показано на рисунке 25). То есть межбиотопная миграция рыб потенциально способна неблагоприятно сказываться на предсказуемости рыбной динамики. Это должно быть полезно для оценки и управления рыбными запасами, т.к. изменения в интенсивности миграции могут быть вызваны не только средовыми факторами, но и изменениями в структуре рыбных популяций. В качестве меры достижения устойчивого рыболовства создаются охраняемые районы моря (Marine Protected Areas, MPAs) (Apostolaki, et al., 2002; Roberts et al., 2005). Будучи зонами, в которых запрещена рыбная ловля, MPAs являются убежищем для части рыбной популяции и, следовательно, общая

динамика рыбного запаса подвержена влиянию миграции между МРА и зоной с разрешенной рыбной ловлей. Наши результаты свидетельствуют в пользу того, что такая динамика будет более сложной, чем предсказано современными МРА моделями.

4.2. Динамика целочисленной популяции

4.2.1. Введение

Многие особенности сложной динамики популяции описаны с использованием простых детерминированных математических моделей (May, 1976; Hanski, 1999; Kot, 2001; Malchow et al., 2001; Medvinsky et al., 2002; Malchow et al., 2004; Petrovskii, Li, 2006; Schoen, 2006; Solé, Bascompte, 2006). Такие модели, рассматривающие нескольких основных свойств, общих для разных экосистем, называются концептуальными математическими моделями (Medvinsky et al., 2002). Концептуальные модели с непрерывным состоянием оказались полезными для многих исследований. Например, колебания типа «хищник-жертва», возникновение и дрейф планктонных структур были показаны в концептуальной модели взаимодействия фито- и зоопланктона (Malchow, 1993, 1994). Показано, что неоднородная окружающая среда играет решающую роль в возникновении хаотического режима динамики планктона (Medvinsky et al., 2001). Несмотря на то, что модели с непрерывным состоянием широко распространены, невозможно игнорировать тот факт, что реальные популяции состоят из конечного числа дискретных организмов. Поэтому целочисленные модели являются биологически более реалистичными (Coulson et al., 2004).

Для оценки предсказуемости динамики целочисленных моделей по сравнению с детерминированной динамикой моделей с непрерывным состоянием проанализированы характерные особенности колебаний размера популяции, возникающих в целочисленных аналогах трёх непрерывных моделей дискретного времени, которые получили широкое признание в математической экологии, а именно, логистического разностного уравнения, отображения Рикера, и разностного уравнения Гомпертца.

4.2.2. Модели

Логистическое отображение:

Логистическое разностное уравнение может быть представлено в виде:

$$N_{t+1} = rN_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) + N_t, \quad (89)$$

где N – численность популяции, t – время, K – это ёмкость среды обитания, и r представляет собой модельную постоянную. Оно описывает зависимость размера популяции в момент времени $t+1$ от размера популяции в момент времени t . В уравнении (89) фактор $R = r \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)$ представляет собой скорость роста популяции как функцию от размера популяции N . Видно, что с увеличением размера популяции скорость роста численности популяции снижается. Разностная логистическая модель может порождать и регулярную, и хаотическую динамику (Ott, 2002).

Целочисленный аналог логистического отображения:

$$N_{t+1} = \text{int} \left[rN_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) + N_t \right]. \quad (90)$$

Здесь $\text{int}[x]$ означает целую часть от x .

Отображение Рикера:

$$N_{t+1} = rN_t \exp \left(-\frac{c}{K} N_t \right), \quad (91)$$

где N – численность популяции, t – время, K – ёмкость среды обитания, и r и c – модельные постоянные. Модель Рикера является моделью типа запас-пополнение и используется для моделирования размера рыбных популяций. С увеличением численности популяции N размер пополнения сначала растёт, а после достижения критического значения $(K/c) \ln r$, $r > 1$ пополнение начинает уменьшаться. Модель Рикера воспроизводит сложную динамику, включая хаос (Solé, Vascompte, 2006).

Целочисленный аналог модели Рикера:

$$N_{t+1} = \text{int} \left[rN_t \exp \left(-\frac{c}{K} N_t \right) \right] \quad (92)$$

Модель Гомпертца:

Еще одной моделью, которая может демонстрировать сложное динамическое поведение, является разностное уравнение Гомпертца. Изначально оно было разработано Бенджамином Гомпертцем (Gompertz, 1825) для того, чтобы описать смертность человека в предположении, что

вероятность умереть увеличивается с возрастом в геометрической прогрессии. Уравнение Гомпертца также используется в экологии промысла (Fox, 1970). Здесь мы используем отображение Гомпертца в виде:

$$N_{t+1} = -rN_t \ln \frac{N_t}{K} + N_t, \quad (93)$$

где N – численность популяции, t – время, K – это ёмкость среды обитания, и r – модельная постоянная. Скорость роста популяции $R = r \ln(N_t/K)$.

Целочисленный аналог модели Гомпертца:

$$N_{t+1} = \text{int} \left[-rN_t \ln \frac{N_t}{K} + N_t \right] \quad (94)$$

Мы исследовали два варианта шумового воздействия на динамику системы. Аналогами, содержащими стохастическую компоненту для уравнения (90) были:

$$N_{t+1} = \text{int} \left[r(1 + \sigma v) N_t \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) + N_t \right] \quad (95)$$

и

$$N_{t+1} = \text{int} \left[rN_t \left(1 - \frac{N_t}{K(1+\sigma v)} \right) + N_t \right]. \quad (96)$$

Здесь и далее σ – интенсивность шума, v – нормированная случайная величина, распределённая по нормальному закону.

Аналоги, содержащие стохастическую компоненту для уравнения (92):

$$N_{t+1} = \text{int} \left[r \exp(\sigma v) N_t \exp \left(-\frac{c}{K} N_t \right) \right] \quad (97)$$

и

$$N_{t+1} = \text{int} \left[rN_t \exp \left(-\frac{c}{K(1+\sigma v)} N_t \right) \right]. \quad (98)$$

Аналоги, содержащие стохастическую компоненту для уравнения (94):

$$N_{t+1} = \text{int} \left[-r \ln(e + \sigma v) N_t \ln \frac{N_t}{K} + N_t \right] \quad (99)$$

и

$$N_{t+1} = \text{int} \left[-rN_t \ln \frac{N_t}{K(1+\sigma v)} + N_t \right]. \quad (100)$$

Очевидно, что при значении $\sigma = 0$ уравнения не содержат стохастическую компоненту и описывают детерминированные колебания численности популяции.

4.2.3. Результаты

4.2.3.1. Детерминированная динамика целочисленных моделей

На рисунке 28 представлены бифуркационные диаграммы моделей с непрерывным состоянием (89) (рис.28а), (91) (рис. 28в) и (93) (рис. 28д) и бифуркационные диаграммы целочисленных версий этих моделей: уравнения (90), (92) и (94) (рис. 28б, г и е соответственно). Бифуркационные диаграммы моделей с непрерывным состоянием показывают переход от стационарного состояния к регулярным колебаниям (в качестве примера см. верхнюю вставку на рис. 28а), а затем переход к хаотической динамике через удвоения периода (пример хаотических колебаний показан на нижней вставке на рис. 28а). На первый взгляд бифуркационные диаграммы целочисленных моделей в правой колонке (рис. 28) похожи на бифуркационные диаграммы моделей с непрерывным состоянием (левая колонка на рис. 28). Единственным заметным отличием является большая разреженность бифуркационных диаграмм целочисленных моделей в «хаотических» регионах по сравнению с их непрерывными аналогами.

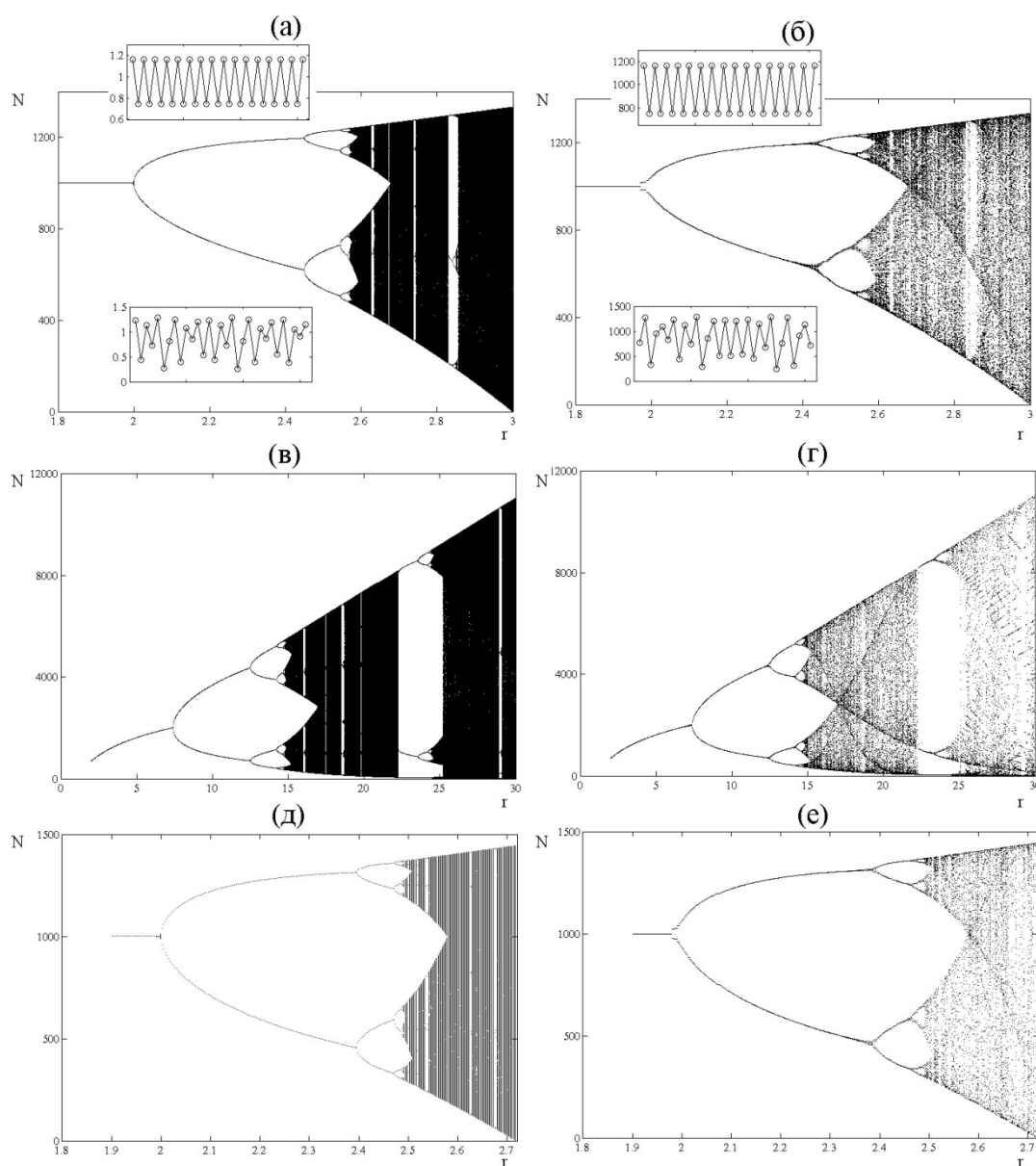


Рисунок 28. Бифуркационные диаграммы для моделей с непрерывным значением переменной состояния (левая колонка) и целочисленных моделей (правая колонка). $K=1000$. Показано 4000 итераций для каждого значения параметра r . (а) Логистическая модель (89). Примеры регулярного временного ряда (при $r=2,2$) и нерегулярного временного ряда (при $r=2,8$) показаны на верхних и нижних вставках соответственно. Для нерегулярного временного ряда доминантная ляпуновская экспонента $\Lambda=+0,44$. Положительная ляпуновская экспонента является признаком хаоса (Воссара, 2004). Для вычисления ляпуновской экспоненты мы использовали метод, описанный в (Kantz, Schreiber, 1997). (б) целочисленный аналог логистической модели (90). Временные ряды при $r=2,2$ и при $r=2,8$ показаны

на верхних и нижних вставках соответственно. (в) модель Рикера (91) $r=17$, $K=1000$, $c=1$. (г) целочисленный аналог модели Рикера (92), $r=17$, $K=1000$, $c=1$. (д) модель Гомпертца (93), $r=2,7$, $K=1000$. (е) дискретный аналог модели Гомпертца (94), $r=2,7$, $K=1000$.

Однако, казалось бы, нерегулярные колебания (в качестве примера см. нижнюю вставку на рис. 28б), которые возникают в результате бифуркации удвоения периода в целочисленных моделях (90), (92) и (94), на самом деле оказываются не хаотичными. На рис. 29 представлены спектральные плотности временных рядов, отрезки которых представлены в нижних вставках на рис. 28 а и б. Можно видеть, что спектральная плотность динамики модели с непрерывным состоянием (рис. 29а) имеет широкую непрерывную составляющую, являющуюся отличительной чертой хаотической динамики (Ott, 2002). В отличие от спектра, показанного на рис. 29а, спектральная плотность динамики дискретной модели (рис. 29б) состоит из дискретных компонент, характерных для регулярного, не хаотичного поведения.

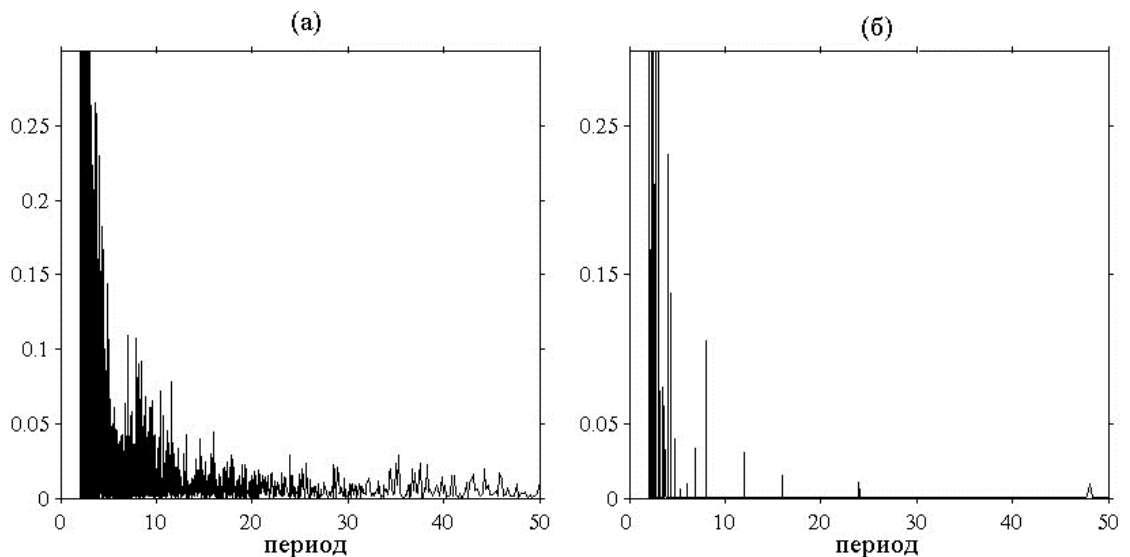


Рисунок 29. Спектры Фурье. (а) Хаотическая динамика, возникающая в непрерывной по переменной состояния логистической модели (89). (б) Динамика, возникающая в целочисленном аналоге логистической модели

(90) при тех же значениях параметра r как и в (а). В обоих случаях $r=2,8$, $K=1000$.

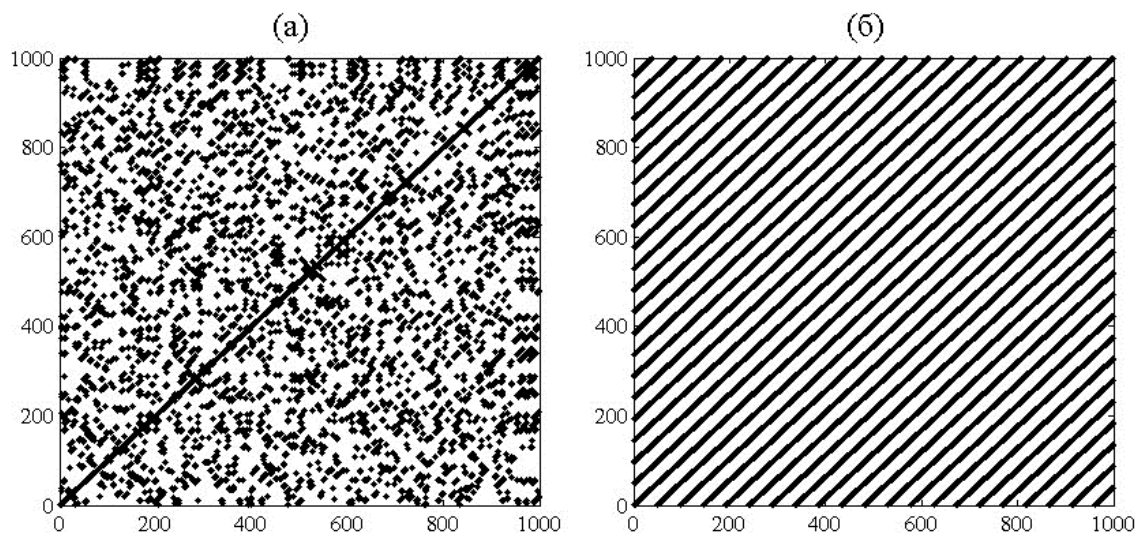


Рисунок 30. Рекуррентные диаграммы. (а) Хаотическая динамика, возникающая в логистической модели (89) при $r=2,8$. (б) Регулярная динамика, возникающая в целочисленном аналоге логистической модели (90) при $r=2,8$. В обоих случаях $K=1000$. Размер окрестности 0,005.

Разница между динамиками модели с непрерывным состоянием и целочисленной модели также отчетливо видна на рекуррентных диаграммах (рис. 30). На рис. 30а изображена рекуррентная диаграмма для хаотического временного ряда, генерируемого моделью с непрерывным значением переменной состояния (89). Эта рекуррентная диаграмма имеет сложную структуру, типичную для хаотической динамики (Eckmann et al., 1987). Однако целочисленный аналог (90) модели (89) при тех же значениях параметров создает регулярную рекуррентную диаграмму, которая отражает периодические изменения численности популяции (Рис. 29б), хотя участок временного ряда (нижняя вставка на рис. 28б) выглядит как нерегулярный.

Примечательно, что периодичность в динамике модели с дискретным состоянием может сочетаться с чувствительностью к начальным условиям, что часто рассматривается как признак хаотического поведения. В простейшем случае изменение начальных условий приводит к сдвигу фазы

колебаний в численности популяции. На рисунке 31 приведен пример такой чувствительности. Можно увидеть, как отрезок временного ряда смещается во времени при небольшом изменении начального размера популяции. Нехаотический временной ряд целочисленной модели, параметрически соответствующий хаотическому временному ряду модели с непрерывным состоянием, состоит из периодически повторяющихся отрезков нерегулярных колебаний размера популяции.

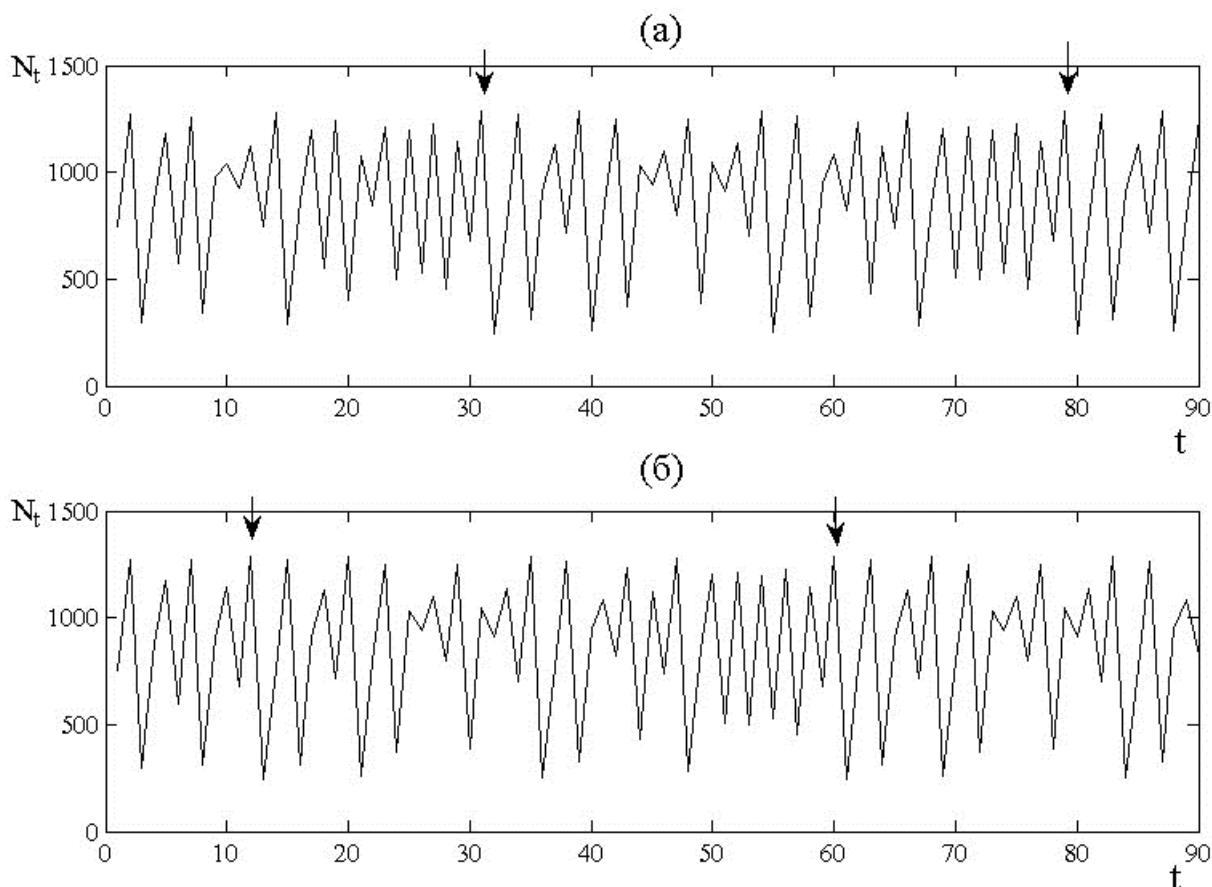


Рисунок 31. Сдвиг фазы во временных рядах целочисленного аналога логистического уравнения (90) при изменении начальной численности популяции: (a) $N_0=750$, (б) $N_0=751$. В обоих случаях $r=2,8$, $K=1000$. Стрелка указывает на начало и конец повторяющегося отрезка временного ряда.

На рисунке 32 показан пример еще более резких изменений характера колебаний размера популяции, обусловленных зависимостью динамики целочисленной модели от начальных условий. А именно, можно увидеть три типа регулярных колебаний (рис. 32), которые являются результатом

изменений первоначального размера популяции (N_0). Для выявления различных аттракторов, соответствующих различным значениям N_0 , были проведены расчеты с использованием всех трёх моделей с дискретным значением переменной состояния: (90), (92) и (94).

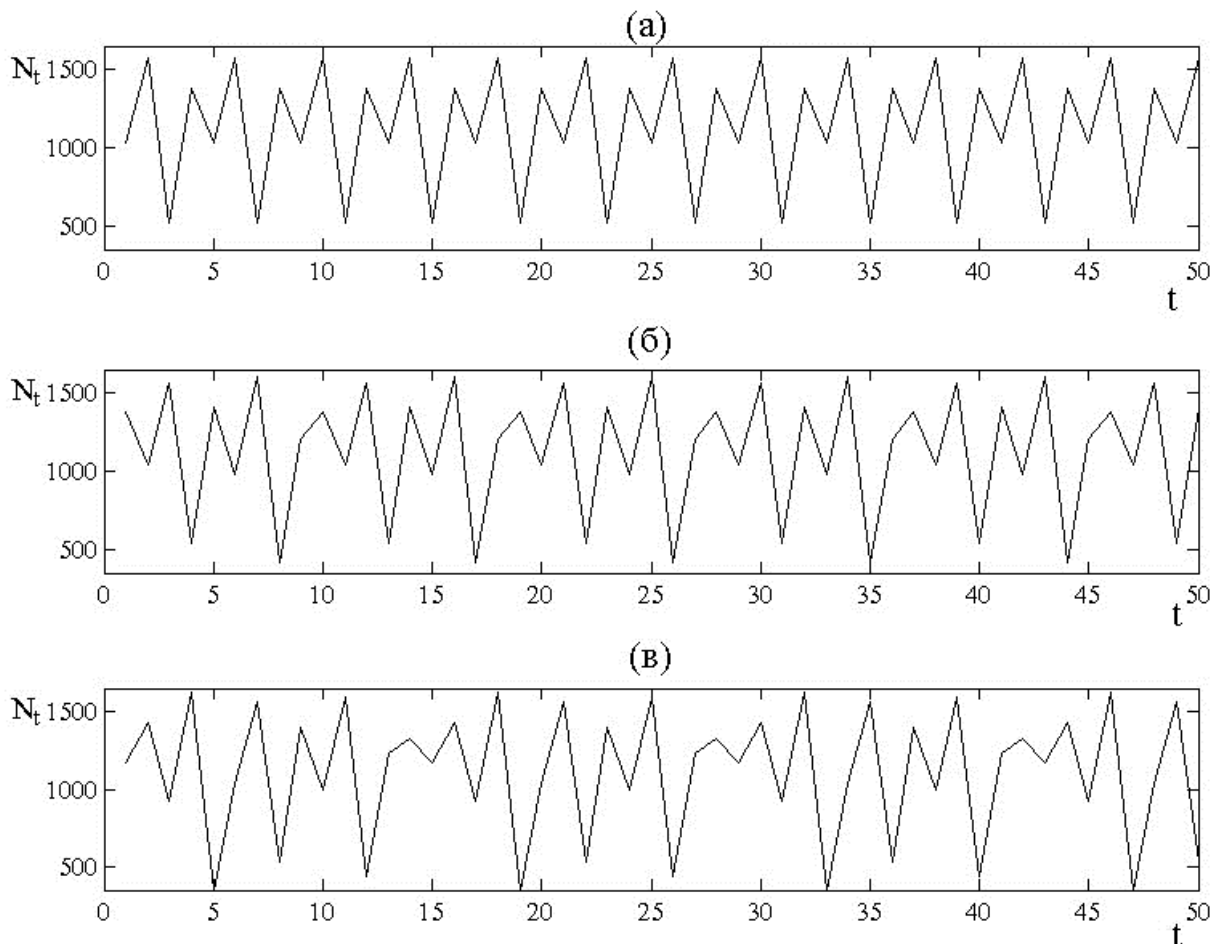


Рисунок 32. Аттракторы целочисленного аналога логистической модели (90) при различных начальных условиях: (а) $N_0=416$, (б) $N_0=417$, (в) $N_0=418$. Во всех случаях $r=2,8$, $K=1268$.

На рисунке 33 представлены пять аттракторов целочисленной модели Рикера (92), которые возникают при различных значениях N_0 . Значения параметров модели остаются неизменными и одинаковыми для каждого из этих конкурирующих аттракторов.

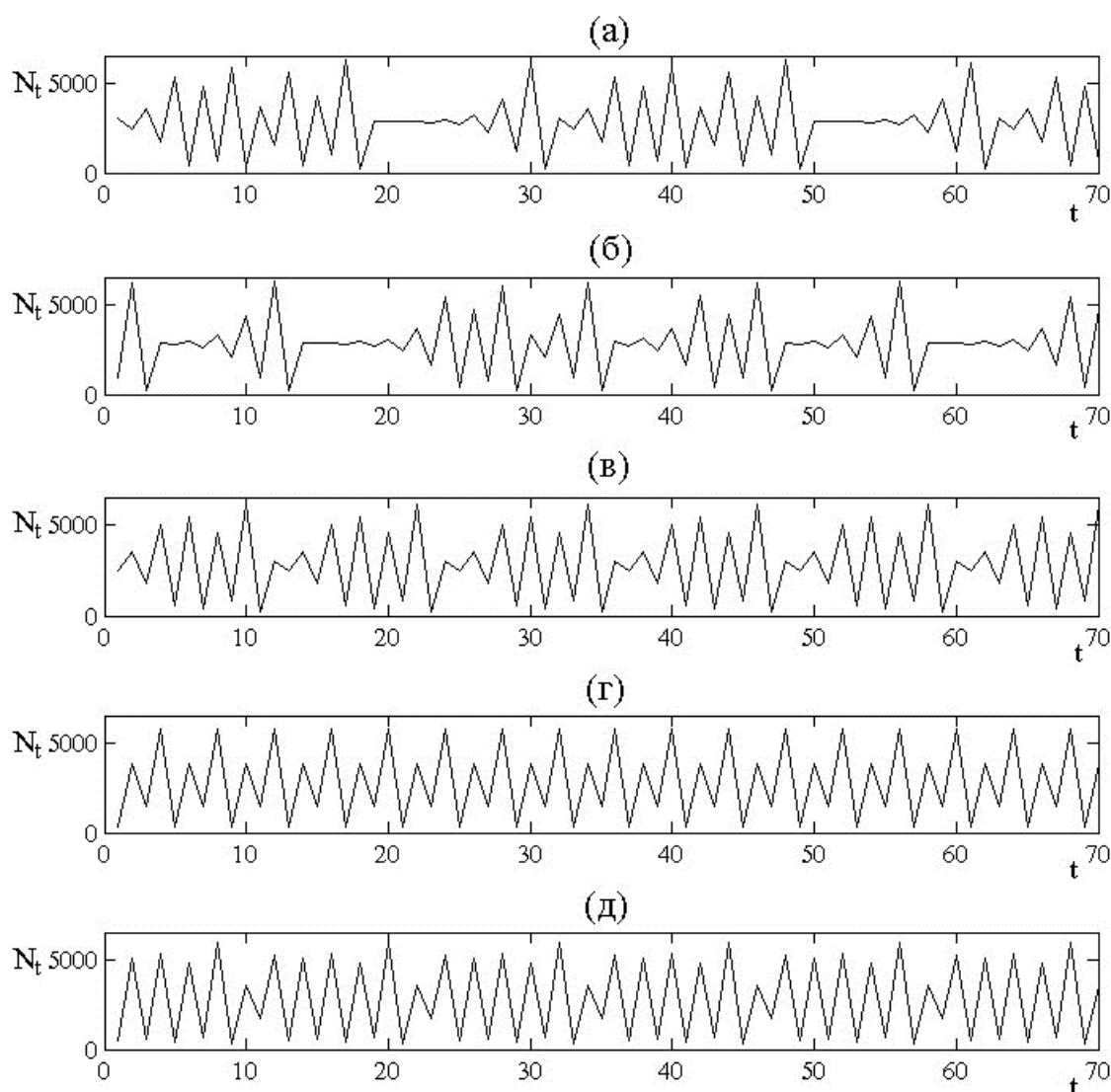


Рисунок 33. Аттракторы целочисленного аналога модели Рикера (92) при различных начальных условиях: (а) $N_0=167$, (б) $N_0=168$, (в) $N_0=169$, (г) $N_0=178$, (д) $N_0=179$. Во всех случаях $r=17$, $c=1$, $K=1000$.

На рисунке 34 показаны четыре конкурирующих регулярных колебательных режима (аттрактора) в целочисленной модели Гомпертца (94). Все дискретные состояния конкурирующих аттракторов (рис. 32-34) возникают при значениях параметров модели, соответствующих хаотической динамике моделей с непрерывным состоянием.

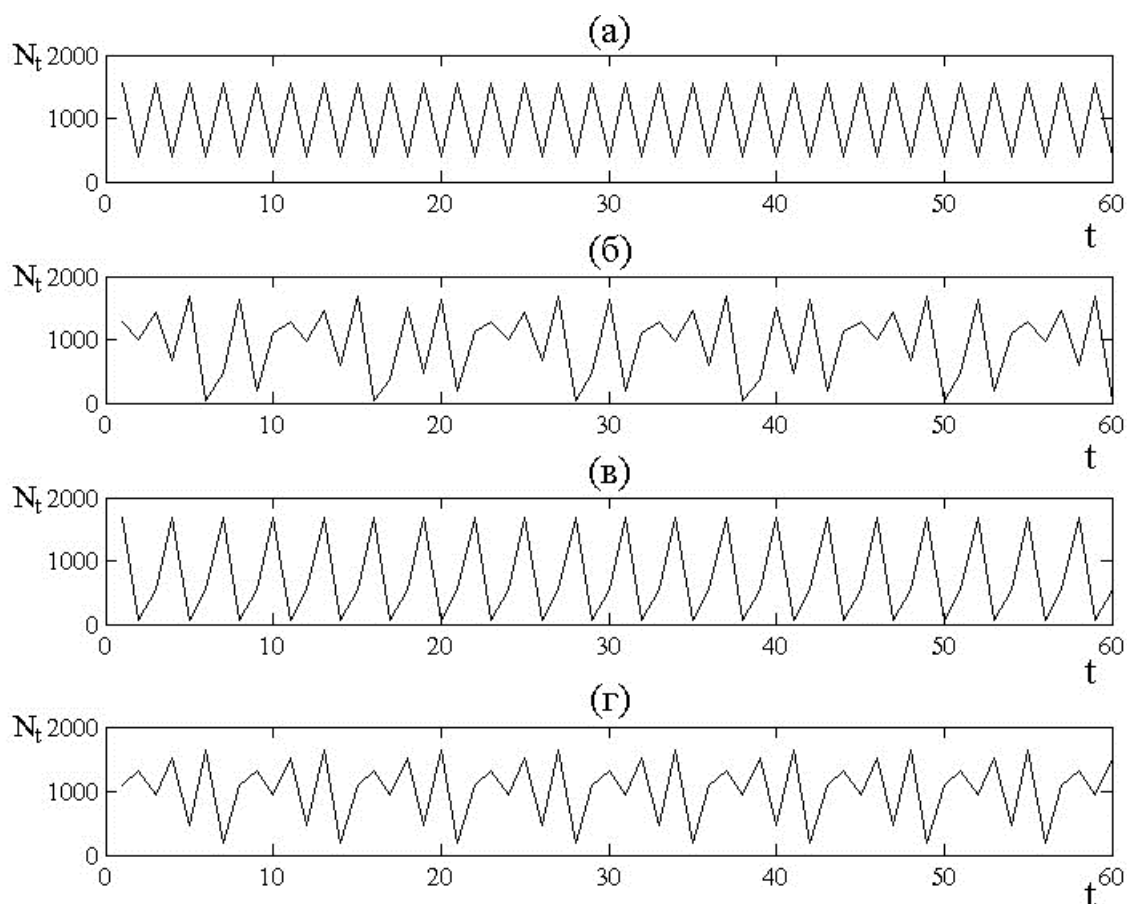


Рисунок 34. Аттракторы целочисленного аналога модели Гомпертца (94) при различных начальных условиях: (а) $N_0=389$, (б) $N_0=404$, (в) $N_0=405$, (г) $N_0=429$, Во всех случаях $r=2,7$, $K=1174$.

На рисунке 35 приведен пример зависимости длины (L) периодически повторяющегося отрезка временного ряда от начальных условий. Внутри каждого отрезка численность популяции может колебаться нерегулярно. Можно видеть (рис. 35) что в этом случае временные ряды с $L = 14$ более вероятны, так как они происходят с большей частотой, чем остальные, т.е. с $L = 9$ и $L = 4$.

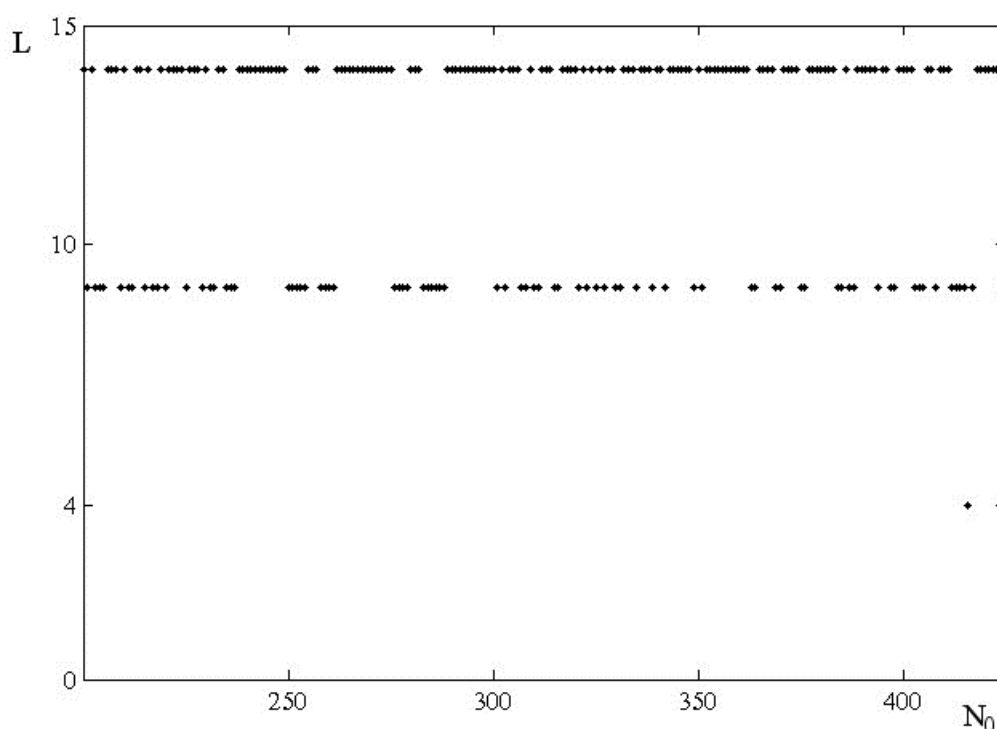


Рисунок 35. Зависимость длины (L) периодически повторяющегося отрезка временного ряда от начальных условий в целочисленной логистической модели (90). Здесь $N_0 \in [200, 450]$. Параметры модели $r=2,8$, $K=1268$.

4.2.3.2. Динамика целочисленных моделей с добавочным стохастическим компонентом

Целочисленные модели (90), (92) и (94) не учитывают шум, в то время как реальные популяции всегда подвергаются воздействию стохастических факторов окружающей среды (Malchow et al., 2002; Coulson et al., 2004). Ожидается, что добавление шума заставит целочисленные системы вести себя так же, как и их непрерывные аналоги (Scheuring, Domokos, 2007). Однако ранее было показано, что добавление шума не приводит ни к чисто стохастической, ни к хаотической динамике (King et al., 2002). С помощью моделей (95)–(100) мы оцениваем влияние шума на предсказуемость динамики численности модели на основе целых чисел.

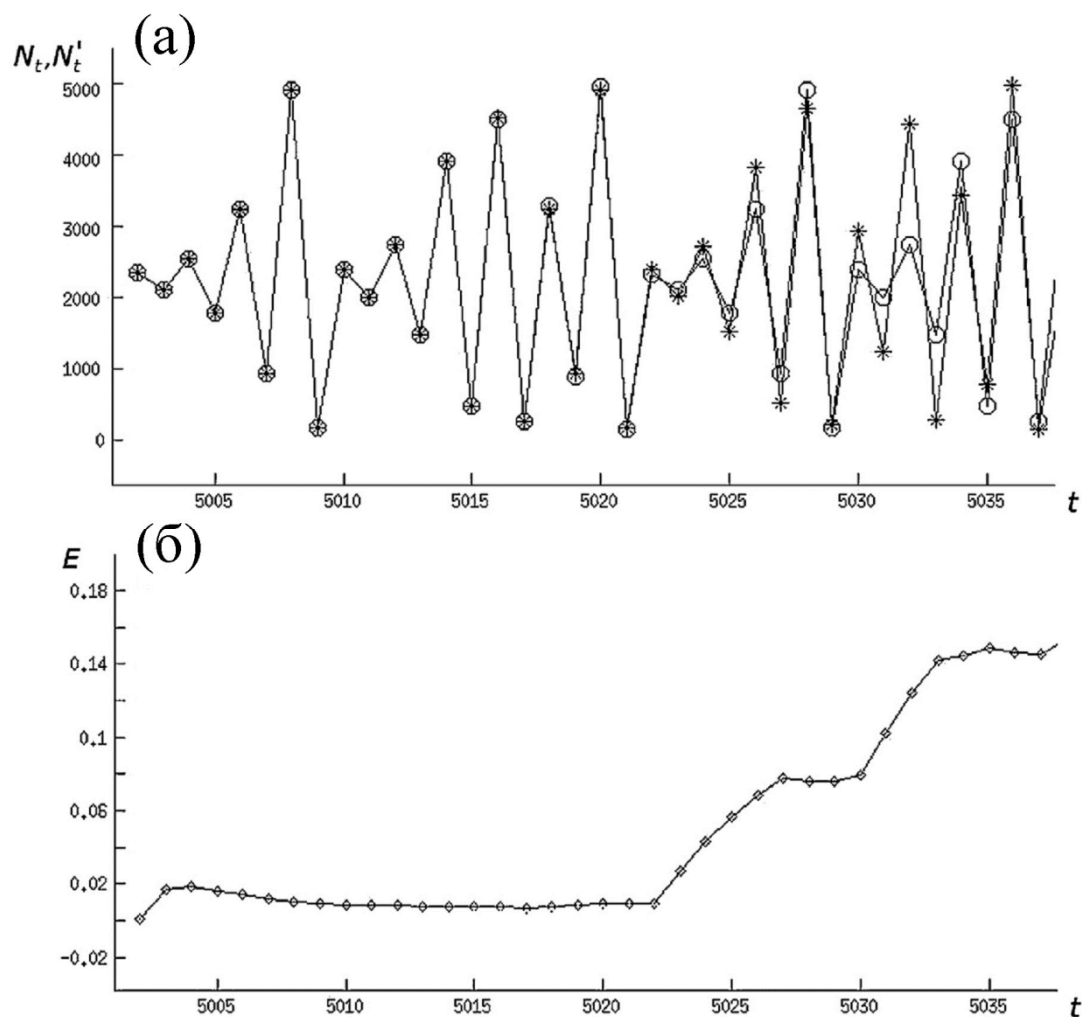


Рисунок 36. Предсказуемость зашумленного целочисленного аналога модели Рикера; $\sigma=0,0001$, $T=10000$, $d=3$. Остальные параметры как на рис. 28. (а) Предсказанные значения N'_t обозначены кружочками, «реальные» значения N_t обозначены звездочками, (б) соответствующие значения ошибки предсказания E , рассчитанной по формуле (64).

Рисунок 36а позволяет сравнить «реальные» значения функции N_t , полученные с использованием стохастической версии (97) детерминированного отображения Рикера (92), и предсказанные значения этой функции. На рисунке 36б показаны соответствующие изменения значения ошибки предсказания E . Видно, что в данном случае горизонт предсказуемости T_{pr} , т.е. время, необходимое для того, чтобы ошибка интерполяции E достигла предельного значения E_L , равен 28 временным

шагам. Значение E варьирует от одного эксперимента к другому; в среднем горизонт предсказуемости Tpr для отображения (97) при $\sigma = 0.0001$ примерно равен 20 временным шагам. Наложение одного и того же шума на хаотическую динамику модели Рикера с непрерывным состоянием дает Tpr , равный в среднем 15 временным шагам. Разница между значениями Tpr , полученными для хаотической динамики модели Рикера с непрерывным состоянием, и её целочисленными шумовыми аналогами исчезает по мере увеличения интенсивности шума σ . При $\sigma = 0.01$ усредненные значения горизонта предсказуемости динамики дискретной модели и модели с непрерывным состоянием становятся практически одинаковыми и равными 10 шагам. Само собой разумеется, что для регулярной динамики, которую дает детерминированная модель без стохастической компоненты (92), $Tpr = \infty$. В отличие от отображения (97) содержащие шум аналоги (95) и (99) логистического отображения и модели Гомпертца демонстрируют трансформацию колебательных режимов в стационарные состояния. При этом размер популяции не меняется во времени, а $Tpr = \infty$.

Стационарные состояния не появляются, если внешний шум накладывается на ёмкость среды K ; см. уравнения (96), (98) и (100). Для всех этих моделей Tpr примерно равен 15 временным шагам при $\sigma = 0.0001$ и почти вдвое меньше при $\sigma = 0.005$. Почти те же значения Tpr получаются при добавлении шума к хаотической динамике модели с непрерывным состоянием.

4.2.3.3. Динамика целочисленной модели структурированной популяции

При целочисленном моделировании динамические режимы модели (65)-(84) отличаются от динамических режимов при непрерывных значениях переменных состояния. Характер динамики целочисленного аналога модели (65)-(84) при различных значениях параметров r_0 и ω_{cr22} показан на рисунке 37.

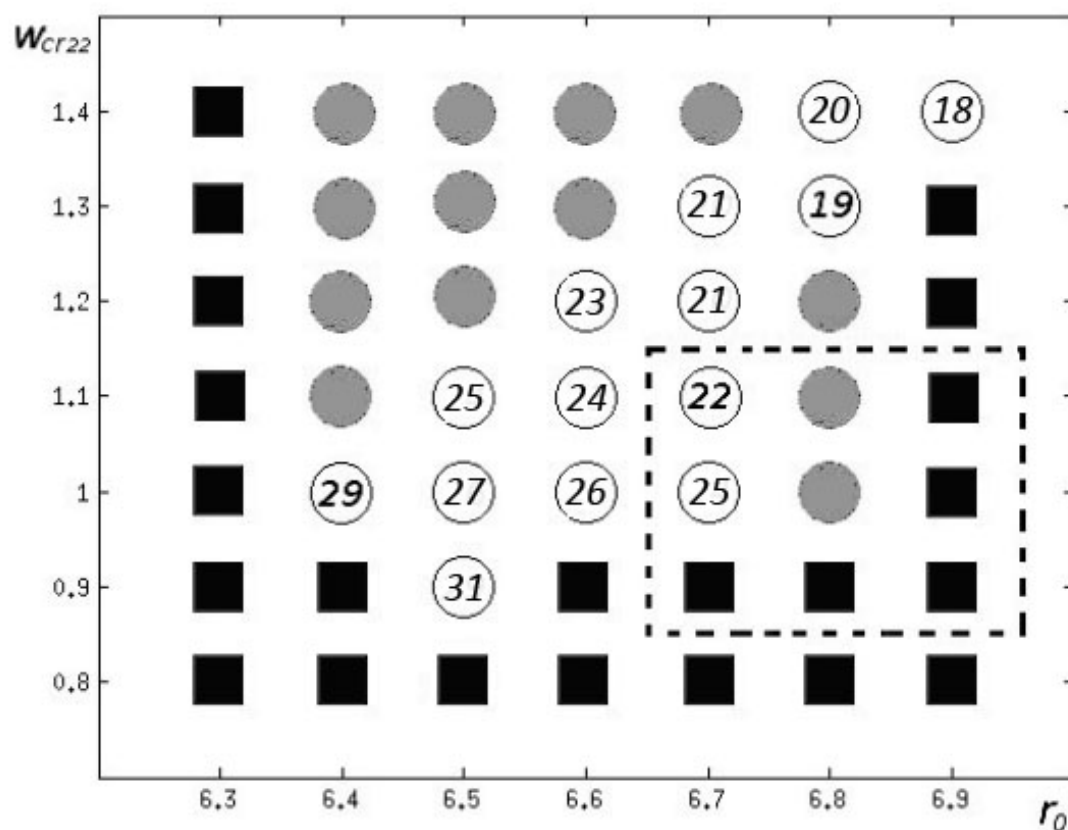


Рисунок 37. Зависимость характера динамики усредненной в рамках одного года суммарной (по возрасту) численности популяции хищника \bar{N}_2^3 от параметров r_0 и ω_{cr22} . Окружности с числами внутри соответствуют регулярным колебаниям плотности популяции хищника \bar{N}_2^3 ; числа обозначают значения периода этих колебаний. Серые круги обозначают квазирегулярные колебания, а черные квадраты – смерть гидробионтов. Область, выделенная пунктиром, соответствует значениям параметров на рисунке 22.

Из рисунка 37 видно, что в динамике целочисленной модели при исследуемых значениях параметров отсутствует хаотический режим. Видно также, что в пространстве параметров целочисленной модели имеет место обширная область, соответствующая вымиранию популяции. Появление этой области обусловлено падением численности ниже критического значения.

При значениях параметров $r_0=6.8$ и $\omega_{cr22}=1$ как для модели с непрерывным состоянием, так и для целочисленной модели характерен динамический режим квазирегулярных колебаний. При этом в случае целочисленной модели наблюдается чувствительность к начальным условиям, не характерная для модели с непрерывным значением переменных состояния при тех же параметрах (рис. 38).

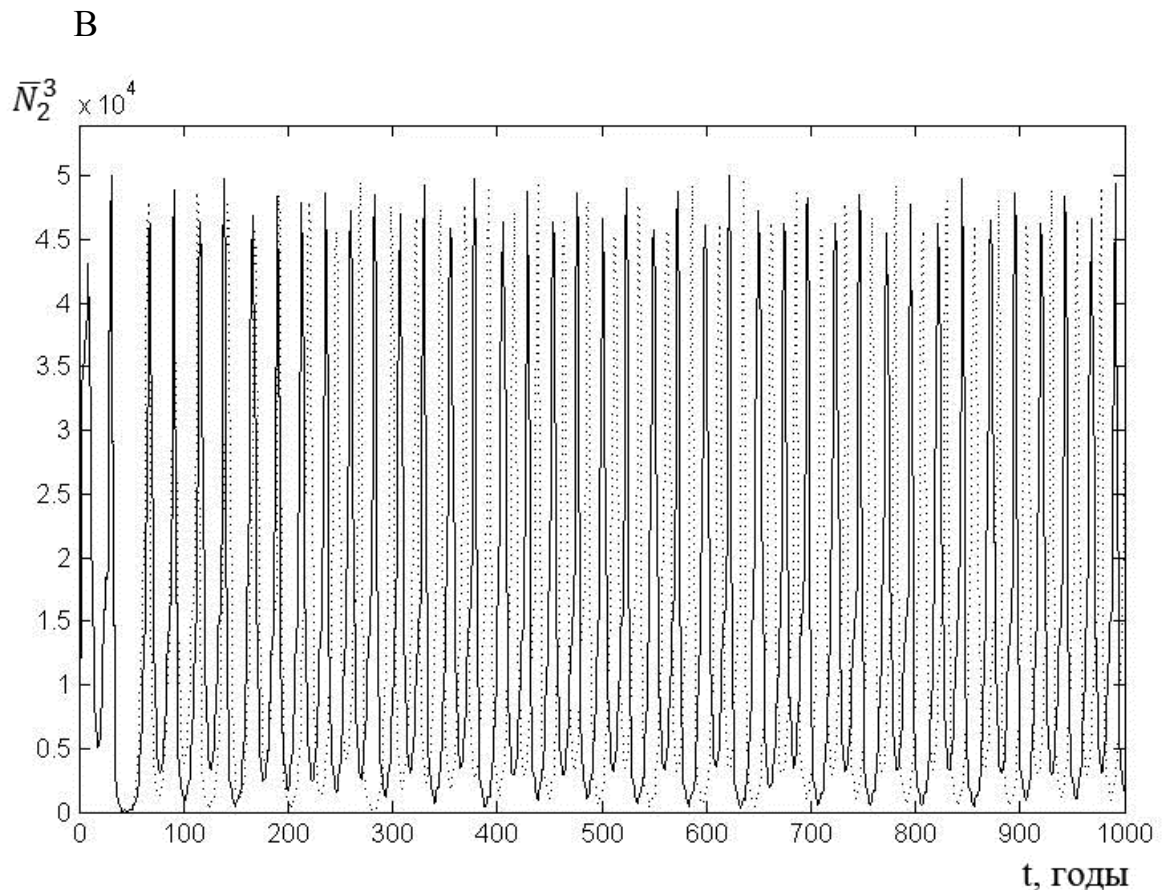


Рисунок 38. Зависимость динамики усредненной в рамках одного года суммарной (по возрасту) численности популяции хищника \bar{N}_2^3 от начальных условий. Здесь $r_0=6.8$ и $\omega_{cr22}=1$. Сплошной линией обозначена динамика популяции с начальной численностью N_1^1 равной 117052, пунктирной линией обозначена динамика популяции с начальной численностью N_1^1 равной 117053, остальные начальные численности и средние массы одинаковы для обоих вариантов.

Спектр Фурье для целочисленного аналога модели (65)-(84) для режима квазирегулярных колебаний, возникающих при $r_0=6.8$ и $\omega_{cr22}=1$, показан на рисунке 39.

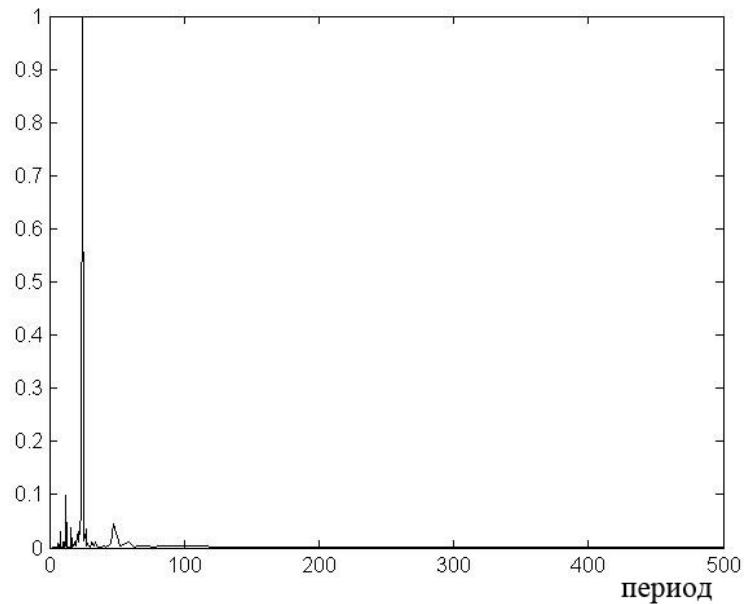


Рисунок 39. Спектр Фурье колебаний \bar{N}_2^3 при значениях параметров $r_0=6.8$ и $\omega_{cr22}=1$.

Отметим, что в целочисленном аналоге модели (65)-(84) отсутствует стационарный режим. Это обусловлено тем, что в результате выделения целой части на каждом шаге вычислений вместо стационарного режима появляются низкоамплитудные нерегулярные колебания (рис. 40).

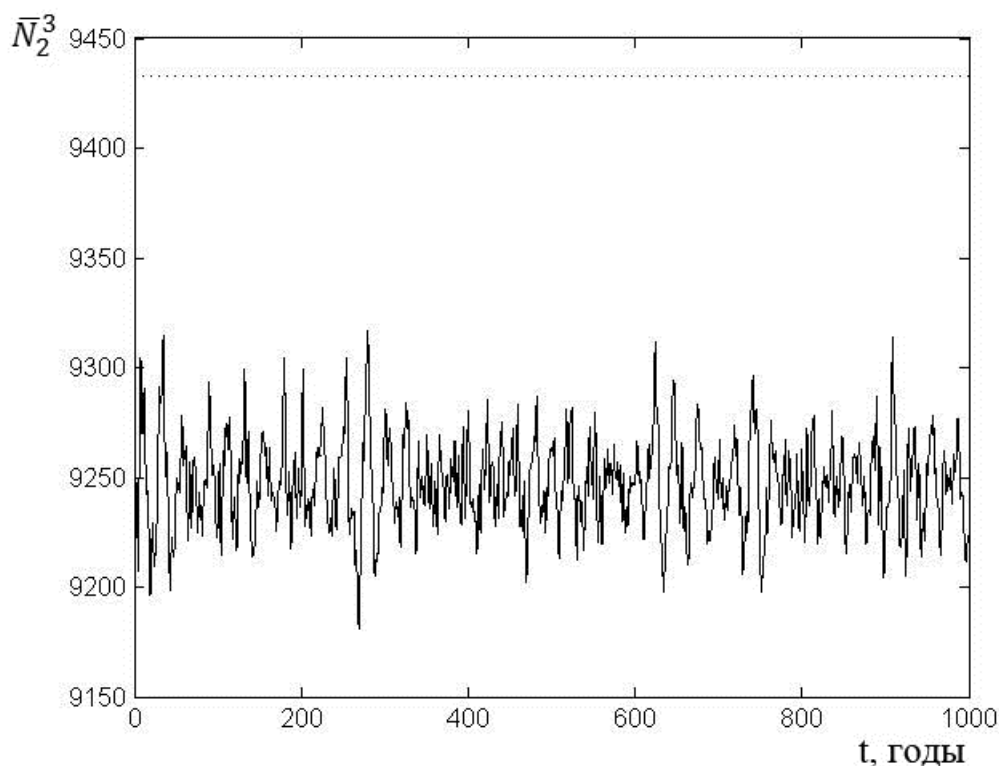


Рисунок 40. Образец колебаний численности \bar{N}_2^3 при $r_0=6.4$ и $\omega_{cr22}=1.1$ для целочисленной модели (сплошная линия) и соответствующий этим значениям параметров стационар для модели с непрерывным значением переменных состояния (пунктирная линия).

4.2.4. Обсуждение результатов

Разностное логистическое уравнение (89), отображение Рикера (91) и уравнение Гомпертца (93) относятся к категории дискретных по времени концептуальных моделей с непрерывным состоянием. Рассмотренные нами аналоги представляют собой модели дискретные и по времени, и по состоянию.

Ранее (Henson et al., 2001) было показано, что в отличие от модели Рикера с непрерывным состоянием (Ricker, 1954), в которой может возникать хаотический режим, целочисленный аналог отображения Рикера демонстрирует только периодический режим. Аналогичный результат был получен нами на примере логистического отображения и модели Гомпертца. Несмотря на то, что периодическая динамика должна быть полностью

предсказуема, мы показали (рис. 31-34), что эта регулярная динамика обнаруживает чувствительность к начальным условиям, которая обычно воспринимается как признак хаоса (Kaplan, Glass, 1995). Ранее показано (Medvinsky et al., 2001), что даже в отсутствие любого внешнего воздействия сосуществование хаотического и регулярного аттракторов в результате диффузного взаимодействия между различными средами обитания в неоднородной морской среде ведет к практически непредсказуемым колебаниям численности популяций. В нашем случае зависимость регулярной динамики целочисленных моделей от начальных условий – это последствие конкуренции отдельных нехаотических аттракторов.

Мы показали, что появление конкурирующих регулярных аттракторов в моделях без шума (90), (92) и (94) происходит из-за расщепления хаотического аттрактора при переходе от модели популяционной динамики с непрерывным состоянием к целочисленной модели. Соответствующие нехаотические временные ряды характеризуются различными значениями длины L периодически повторяющегося отрезка временного ряда (рис. 35). Примечательно, что внутри этого регулярно повторяющегося участка численность популяции будет колебаться нерегулярным образом (см. например рис. 31). На рисунке 35 длина L принимает умеренные значения: 4,9 и 14. Однако с ростом ёмкости среды K увеличивается значение L . Например, для $K = 5 \times 10^5$ L в целочисленном аналоге логистической модели (90) может быть порядка 10^3 . Для того чтобы численно оценить хаотичность нерегулярных колебаний внутри отрезков временных рядов, мы использовали алгоритм, который предложен в (Kantz, Schreiber, 1997). Этот алгоритм позволяет рассчитать значение доминантной ляпуновской экспоненты (λ). Для достаточно больших значений L значения λ оказались положительными (например, $\lambda = +0.41$ при $r = 2.8$, $K = 5 \times 10^5$ для целочисленной логистической модели (90)). То есть соответствующие нерегулярные колебания можно оценить как хаотические (некоторые примеры хаотических колебаний показаны на рис. 41).

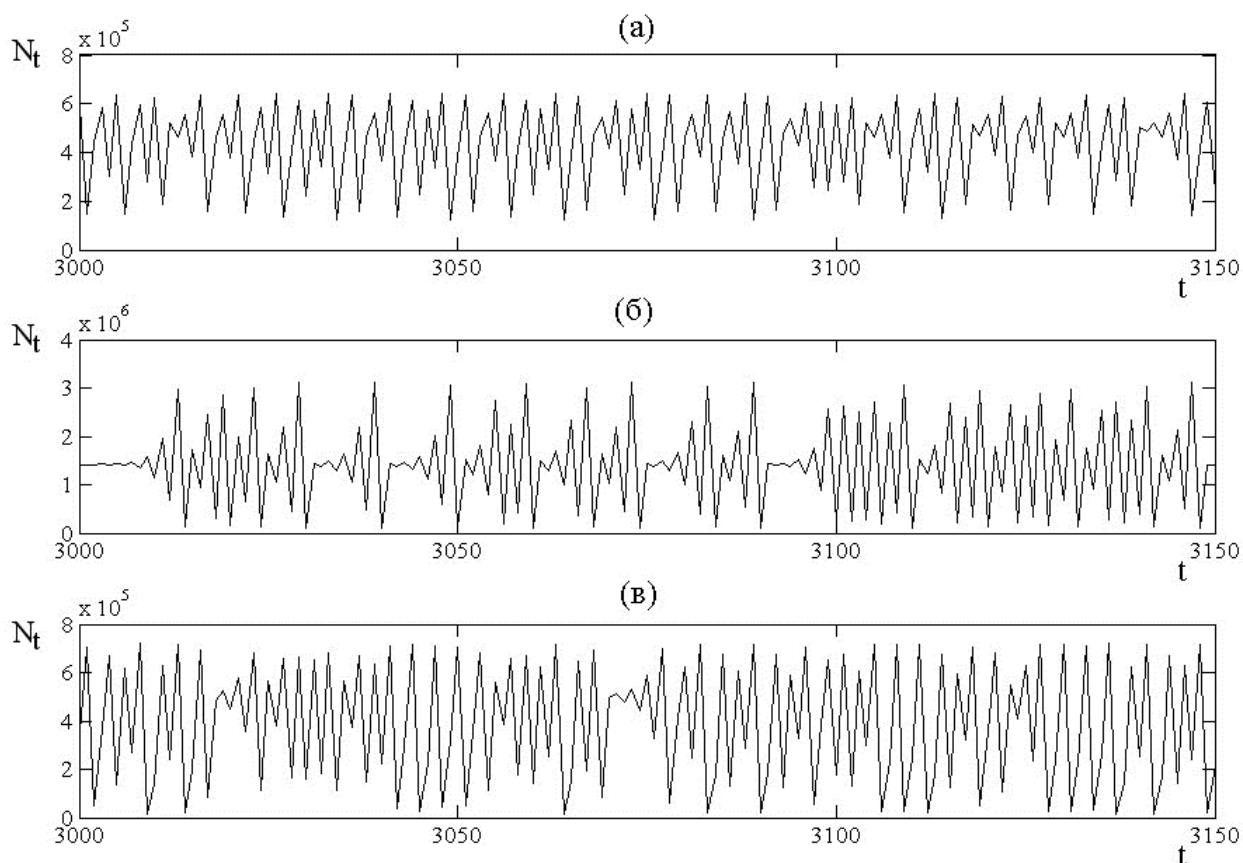


Рисунок 41. Образцы хаотических участков временных рядов целочисленных моделей (а) модель (90), (б) модель (92), (в) модель (94).

Заметим, что раз отрезки хаотических (но не зашумленных) колебаний численности популяции повторяются периодически, в целом свободные от шума временные ряды регулярны, нехаотичны и высоко предсказуемы, то есть ошибка предсказания E (64) сильно меньше 1. Такая комбинация регулярных и хаотических свойств показана на рисунке 42, где регулярные полосы, отражающие периодичность всего временного ряда, наложены на «хаотический» фон (см. рис. 30 для сравнения). Несмотря на то, что временные ряды, состоящие из множества периодически повторяющихся хаотических отрезков, высоко предсказуемы, есть фактор, который ограничивает предсказуемость на всех временных масштабах, – вызванная шумом конкуренция между различными сосуществующими регулярными аттракторами.

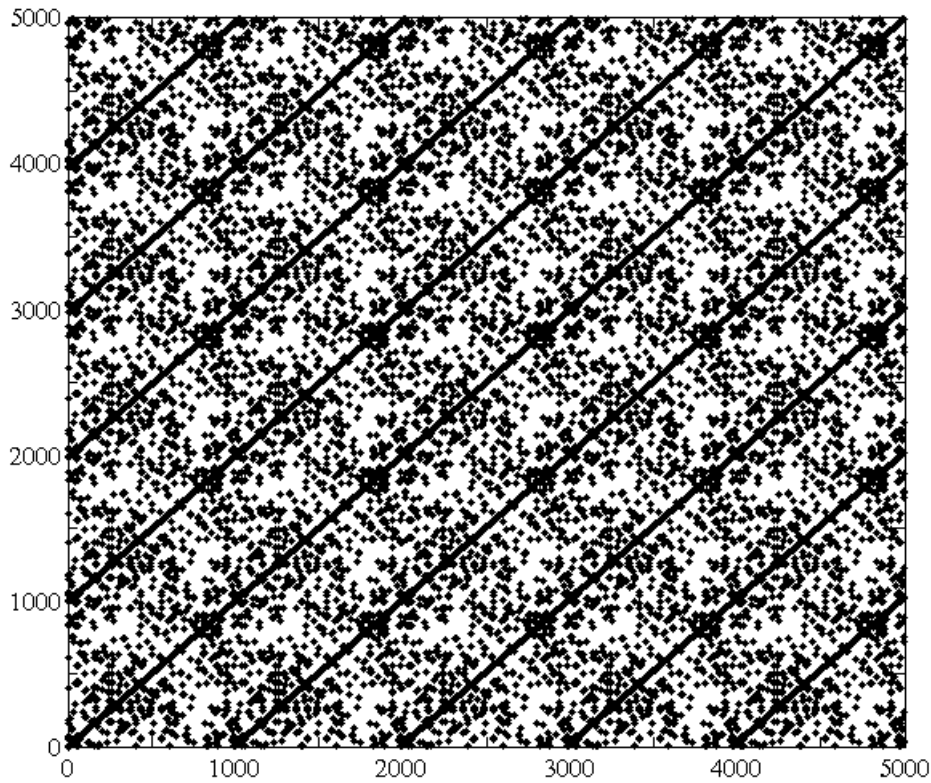


Рисунок 42. Рекуррентная диаграмма для целочисленного аналога логистической модели (90); $r = 2.8$, $K = 500000$, $N_0 = 750$; $\varepsilon = 0.001$.

В результате конкуренции между аттракторами даже небольшие изменения размера популяции, вызванные внешними воздействиями, могут привести к резкому переключению с одного регулярного аттрактора на другой, поэтому предсказуемость динамики целочисленной популяции может существенно уменьшиться. Заметим, однако, что в моделях (95) и (99) внешний шум приводит к переходу на полностью предсказуемый стационарный аттрактор $N \equiv K$, который не зависит от интенсивности шума σ (в отличие от «стационарного» аттрактора $N = (K/c) \ln(re^{\sigma\nu})$ зашумленного отображения Рикера (97)). Модельный шум подразумевает колебания факторов окружающей среды, таких как межвидовая конкуренция, влияние климата или антропогенные изменения, не включенные в детерминированную модель (90), (92) и (94). В результате воздействие шума может привести к флуктуациям значения r (как в ур-ях (95), (97) и (99), что особенно важно при $N \ll K$), и/или к нерегулярным изменениям ёмкости

среды K (см. ур-я (96), (98) и (100)). Исследование динамических режимов, возникающих в свободных от шума детерминированных моделях, тем не менее, может быть очень полезно для детального изучения эффектов, связанных с внешним шумом.

4.3. Дивергенция динамики хлорофилла в Нарочанских озёрах

4.3.1. Введение

Нарочанские озёра – система связанных озер с различным трофическим статусом. Мониторинг гидроэкологических параметров в Нарочанских озёрах проводится с 1978 года. За это время интенсивность биогенной нагрузки на озёра значительно уменьшилась, а экосистемы озёр подверглись инвазии моллюска-фильтратора *Dreissena polymorpha* (Остапеня и др., 1993, 1994, 1994а). Эти изменения привели к снижению трофического индекса в каждом из озёр (Адамович и др., 2016). В изученной истории озёр выделяют три периода: 1978–1983 гг., 1984–1990 гг. и 1991–2013 гг. Первый период можно охарактеризовать как период высокой антропогенной нагрузки, наибольший за время мониторинга трофический индекс для каждого из озёр достигался именно в этот период. В период с 1984 г. по 1990 г. наблюдается снижение биогенной нагрузки на водоёмы, увеличение прозрачности воды и снижение биомассы фитопланктона. Последний период характеризуется отсутствием тренда и низким по сравнению с первым периодом трофическим статусом во всех трёх водоёмах. Так в озере Нарочь трофический статус за время исследования снизился с мезотрофного до олиготрофного (с 40-50 до 30-40), в озере Мястро с эвтрофного до мезотрофного (с 60 до 40-50), в озере Баторино с высокоэвтрофного (70) до условной границы значений эвтрофной и мезотрофной зон (50) (Адамович и др., 2016).

Одним из основных гидроэкологических параметров является концентрация хлорофилла *a*, которая характеризует уровень развития первичных планктонных продуцентов и, следовательно, является одним из основных критериев оценки степени биогенной нагрузки и трофности водного объекта (Carlson, 1977). Проведенные нами оценки корреляции концентрации хлорофилла в Нарочанских озёрах затрагивают весь временной промежуток, в течение которого произошли существенные изменения в функционировании каждой из трёх озёрных экосистем. Это даёт возможность оценить сходство и различие во влиянии на отдельные озёра

Нарочанской группы внешних воздействий. Учитывая первостепенную роль первичных планктонных продуцентов в эволюции озёрных экосистем, анализ динамики хлорофилла *a* является особенно актуальным.

4.3.2. Результаты

В целом динамика концентрации хлорофилла (табл. 8 Приложения 2) в каждом из трёх озёр за весь период исследований (1978–2013 гг.) является сходной (рис. 43).

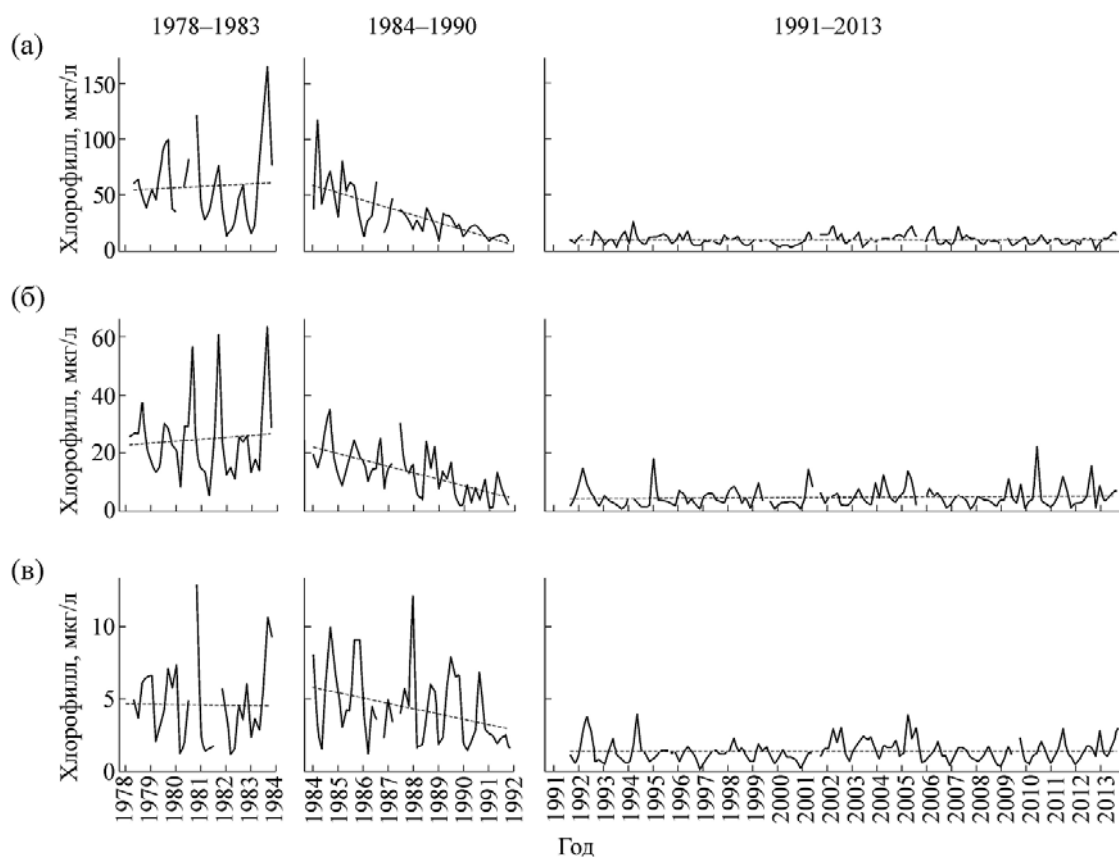


Рисунок 43. Динамика концентрации хлорофилла *a* в отдельные временные периоды в Нарочанских озёрах. Коэффициенты детерминации показанных на рисунке линий тренда, представлены в табл. 3. (а) – Оз. Баторино, (б) – оз. Мястро, (в) – оз. Нарочь.

Коэффициенты корреляции между изменениями концентрации хлорофилла в разных озёрах за весь период наблюдений составляли 0,67–0,70 при уровне значимости менее 0,001. Коэффициенты корреляции между

значениями среднесезонных концентраций были ещё выше и составляли 0,77–0,87.

Таблица 3. Коэффициенты детерминации (R^2) линий тренда для временного ряда концентрации хлорофилла a в Нарочанских озёрах (линии регрессии представлены на рисунке 43)

Озёра	Годы		
	1978-1983	1984-1990	1991-2013
Нарочь	0,000005	0,11*	0,0006
Мястро	0,0077	0,41	0,008
Баторино	0,0039	0,52	0,0021

Примечание. * – в период 1984–1993 гг., R^2 составляет 0,26.

Линии тренда, показанные на рисунке 43, и их коэффициенты детерминации (табл. 3) свидетельствуют о том, что в динамике концентрации хлорофилла во всех озёрах чётко выражены три периода. Заметно практически полное отсутствие как нарастающих, так и спадающих трендов в периоды 1978–1983 и 1991–2013 гг. Гораздо более выраженная направленность в изменении концентрации хлорофилла имела место в период 1984–1990 гг. Коэффициенты детерминации возрастают на несколько порядков в 1984–1990 гг. по сравнению с 1978–1983 гг. и вновь снижаются практически до исходных в 1991–2013 гг. (табл. 3). Интервал 1978–1983 гг. можно рассматривать как период, предшествующий отклику экосистемы на реализацию программы экологического оздоровления Нарочанских озёр. В период 1984–1990 гг. видна схожая для трёх озёр тенденция снижения концентрации хлорофилла под воздействием внешних факторов, а в период 1991–2013 гг. колебания концентрации хлорофилла в экосистеме носят ненаправленный характер без выраженного тренда.

Рассмотрим динамику концентрации хлорофилла в каждом из указанных выше периодов более детально. С этой целью оценим изменения

корреляции между колебаниями концентраций хлорофилла в озёрах Нарочанской группы. В период 1978–1983 гг. отчётливо выражена сходная динамика изменения концентрации хлорофилла в воде каждого из трёх озёр. Коэффициенты корреляции (рис. 44) имеют значения от 0,44 до 0,66 и являются статистически значимыми при $p < 0,05$. При этом корреляции между данными для озёр Нарочь и Мястро, а также озёр Мястро и Баторино значимы даже при $p \leq 0,001$. Значения коэффициентов корреляции, рассчитанные по среднесезонным данным, нивелирующим внутрисезонные колебания, несколько выше, чем для среднемесячных значений, однако за счёт малой выборки ($n = 6$) значимость коэффициентов сравнительно невысока (рис. 44). Линии сглаживания, построенные с помощью взвешенной локальной регрессии (Cleveland, 1979), позволяют увидеть, что зависимость близка к линейной (рис. 44).

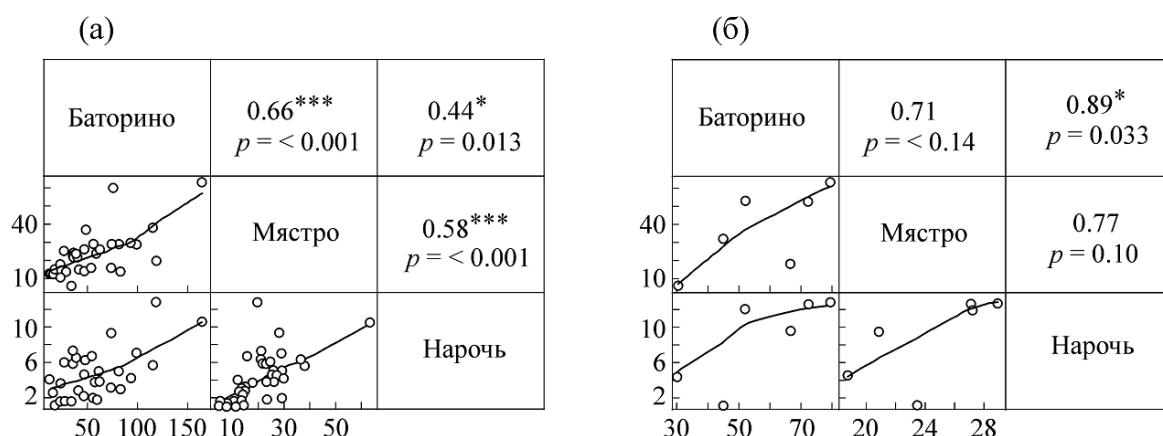


Рисунок 44. Коэффициенты корреляции и линии сглаживания на диаграммах рассеяния, рассчитанные по месячным (а) и среднесезонным (б) значениям концентрации хлорофилла *a* в Нарочанских озёрах для периода 1978–1983 гг. Уровень значимости составляет: * $p < 0,05$, *** $p \leq 0,001$. По осям диаграмм рассеяния – концентрация хлорофилла в мкг/л. Линии сглаживания представлены в виде взвешенной локальной регрессии по методу LOWESS (Cleveland, 1979).

Коэффициенты корреляции между концентрациями хлорофилла, рассчитанные по среднемесячным значениям для разных озёр в период 1984–1990 гг., снижаются (ср. рис. 44а и 45а).

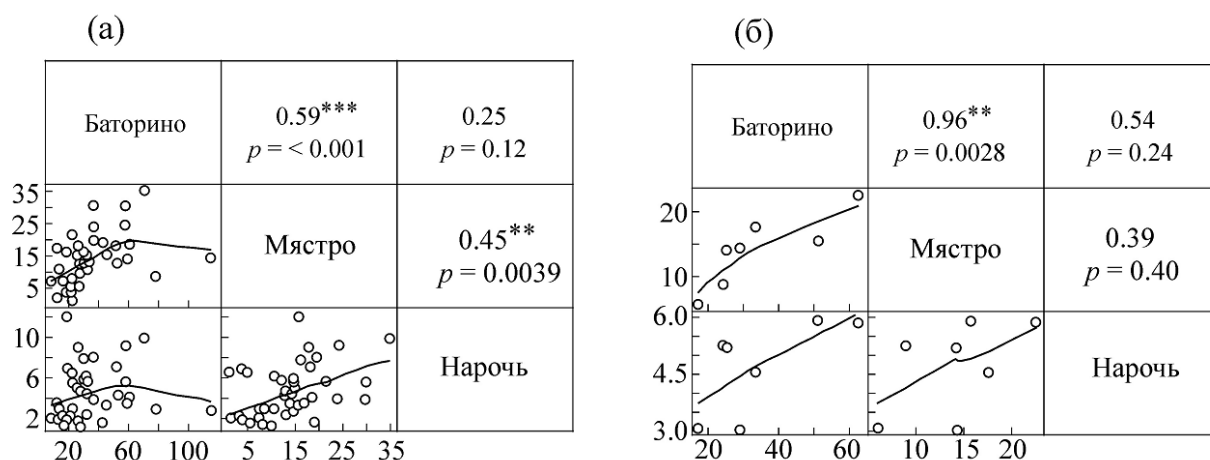


Рисунок 45. Коэффициенты корреляции и линии сглаживания на диаграммах рассеяния, рассчитанные по месячным (а) и среднесезонным (б) значениям концентрации хлорофилла *a* в Нарочанских озёрах для периода 1984–1990 гг. Уровень значимости составляет: ** $p < 0,01$, *** $p \leq 0,001$. По осям диаграмм рассеяния – концентрация хлорофилла в мкг/л. Линии сглаживания представлены в виде взвешенной локальной регрессии по методу LOWESS (Cleveland, 1979).

Коэффициент корреляции между месячными значениями хлорофилла озёр Нарочь и Баторино составляет всего 0,25 и статистически незначим (рис. 45а). Для среднесезонных значений коэффициентов корреляции между данными по динамике концентрации хлорофилла в озёрах Мястро и Нарочь, а также в озёрах Нарочь и Баторино по сравнению с предыдущим периодом также ослабевают (ср. рис. 44б и 45б). Однако корреляция данных по озёрам Баторино и Мястро в этом случае возрастает (ср. рис. 44б и 45б), и она статистически значима при $p < 0,01$. Это свидетельствует о большей сопряжённости динамики хлорофилла в этих озёрах в период 1984–1990 гг.

Корреляции между концентрациями хлорофилла, рассчитанные по среднемесячным значениям для разных озёр в период 1991–2013 гг.,

продолжают уменьшаться (ср. рис. 46а с рис. 44а и 45а). Сравнительно более высокие уровни значимости корреляций по среднемесячным значениям объясняются сравнительно большей длительностью этого периода, а следовательно, и большей выборкой. По сравнению с периодом 1978–1983 гг. корреляции в 1991–2013 гг. снизились в 1,3–2,4 раза. Корреляции по среднесезонным значениям снизились в 1,6–3,9 раза. Это может означать, что в 1991–2013 гг. экосистемы отдельных Нарочанских озёр были подвержены факторам, которые по-разному влияли на каждый из этих водоёмов. Интересно, что существенная разница в корреляциях в указанные два периода (1978–1983 гг. и 1991–2013 гг.) имеет место при отсутствии трендов в динамике концентрации хлорофилла в течение каждого из этих периодов.

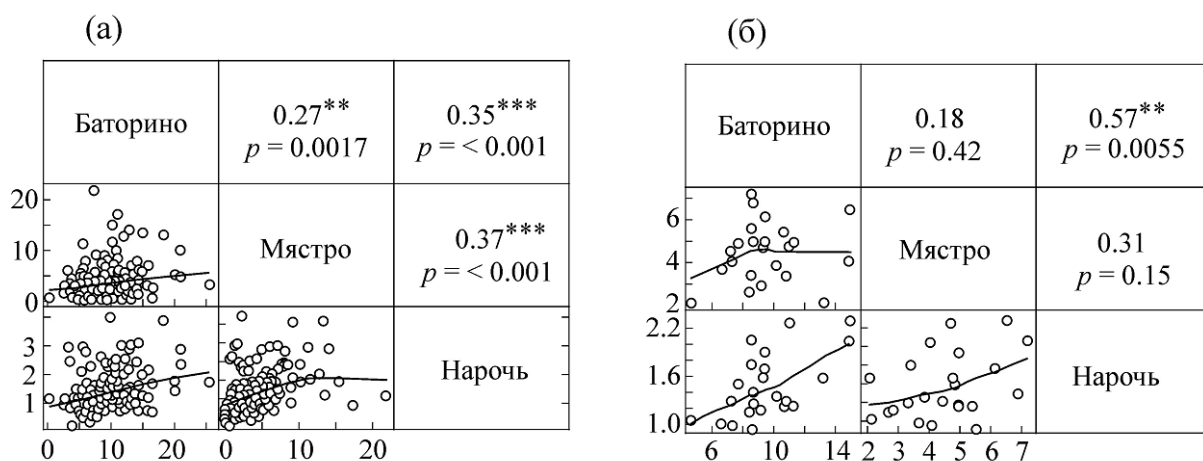


Рисунок 46. Коэффициенты корреляции и линии сглаживания на диаграммах рассеяния, рассчитанные по месячным (а) и среднесезонным (б) значениям концентрации хлорофилла *a* в Нарочанских озёрах для периода 1991–2013 гг. Уровень значимости составляет: ** $p < 0,01$, *** $p \leq 0,001$. По осям диаграмм рассеяния – концентрация хлорофилла *a* в мкг/л. Линии сглаживания представлены в виде взвешенной локальной регрессии по методу LOWESS (Cleveland, 1979).

Отметим, что отношение верхнего квартиля к нижнему для значений концентрации хлорофилла *a* во всех озёрах в оба периода (1978–1983 гг. и 1991–2013 гг.) изменяется несущественно и составляет 1,79–2,74, что

позволяет с большой долей уверенности исключить случайный характер изменения корреляций, обусловленный разницей в разбросе значений. Если рассмотреть (табл. 4) такие важные гидроэкологические параметры, как содержание в воде общего фосфора и азота, а также прозрачность воды в течение указанных выше двух периодов, то можно заметить, что наибольшие изменения произошли в оз. Мястро. Концентрация общего фосфора в период 1991–2013 гг. уменьшилась на 41% по сравнению с периодом 1978–1983 гг., прозрачность увеличилась в 2,5 раза. Для озер Баторино и Нарочь отмечены качественно сходные изменения этих параметров.

Таблица 4. Изменение гидроэкологических параметров Нарочанских озер (среднее \pm стандартное отклонение) в 1991–2013 гг. по сравнению с 1978–1983 гг.

Озеро	Показатели	Временной период		% от начальной величины
		1978-1983	1991-2013	
Баторино	ТР, мг/л	0,089 \pm 0,031	0,036 \pm 0,010	40
	Прозрачность, м	0,759 \pm 0,301	1,230 \pm 0,460	162
	TN, мг/л	1,597 \pm 0,775	1,057 \pm 0,492	66
Мястро	ТР, мг/л	0,059 \pm 0,021	0,035 \pm 0,014	59
	Прозрачность, м	1,575 \pm 0,403	3,970 \pm 1,080	252
	TN, мг/л	1,096 \pm 0,496	0,824 \pm 0,426	75
Нарочь	ТР, мг/л	0,034 \pm 0,011	0,015 \pm 0,004	43
	Прозрачность, м	5,198 \pm 1,172	6,781 \pm 1,221	130
	TN, мг/л	0,710 \pm 0,382	0,629 \pm 0,313	89

Примечание. ТР – содержание общего фосфора, TN – содержание общего азота.

4.3.3. Обсуждение результатов

Высокие коэффициенты корреляции между колебаниями концентраций хлорофилла *a* в Нарочанских озёрах для всего рассматриваемого периода (1978–2013 гг.) свидетельствуют о том, что озёра в целом функционируют как части единой системы. Одним из основных показателей антропогенного воздействия является внешняя биогенная нагрузка, т.е. поступление биогенных элементов с выпадающими на акваторию атмосферными осадками, из точечных источников и с русловым и рассеянным стоком с водосборной территории (Жукова, Остапеня, 2000). Наличие корреляции (рис. 44) между данными по содержанию хлорофилла в озёрах в период антропогенного эвтрофирования в 1978–1983 годах, который предшествовал отклику экосистемы на мероприятия по программе экологического оздоровления, свидетельствует о том, что изменения антропогенной нагрузки на каждое из Нарочанских озер были в значительной степени соизмеримы. В результате флуктуации в динамике хлорофилла в течение рассматриваемого времени были схожими (рис. 43).

Начиная с 1984 г., отчётливо проявляется тенденция снижения концентрации хлорофилла, что, по-видимому, обусловлено реализацией программы экологического оздоровления и снижения биогенной нагрузки на водосбор Нарочанских озёр (Жукова, Остапеня, 2000). Значения коэффициентов корреляции (рис. 45) свидетельствуют о том, что в период между 1984 г. и 1990 г. наибольшим сходством характеризуются изменения концентрации хлорофилла в озёрах Баторино и Мястро. Более слабые корреляции колебаний концентрации хлорофилла в озере Нарочь по сравнению с двумя другими озёрами Нарочанской группы говорят о том, что в этот период начинает проявляться диспропорция в изменении биогенной нагрузки и, соответственно, в развитии хлорофиллсодержащих организмов в толще воды каждого из озёр по сравнению с периодом 1978–1983 гг. Озеро Нарочь является последним (около половины поверхностного стока поступает в Нарочь, пройдя предварительно через озёра Баторино и Мястро)

и самым крупным в системе Нарочанских озёр (Винберг, 1985); оно характеризуется самым длительным периодом водообмена (табл. 2). Это может обуславливать задержку реакции экосистемы Нарочи на внешнее воздействие, каким для Нарочанских озёр стало снижение биогенной нагрузки на водосборную территорию. В целом, однако, как наличие тренда, так и изменения численных значений коэффициентов корреляции свидетельствуют о близкой реакции всех Нарочанских озёр на последствия программы экологического оздоровления водосбора в период 1984–1990 гг. (рис. 45).

Период 1991–2013 гг. характеризуется дивергенцией динамики хлорофилла в Нарочанских озёрах, что проявляется в отчётливом снижении корреляций (ср. рис. 44 и 46) между колебаниями концентрации хлорофилла в отдельных озёрах по сравнению с периодом 1978–1983 гг., т.е. с периодом, когда, так же как и в 1991–2013 гг., не было многолетнего тренда в динамике хлорофилла (рис. 43). Такая дивергенция может свидетельствовать о воздействии сильного внешнего фактора, по-разному влияющего на каждое из трёх озёр. Примечательно, что этот фактор напрямую не связан со снижением биогенной нагрузки на водосбор озёр, отчетливо проявившемся в период 1984–1990 гг. в виде выраженного тренда снижения концентрации хлорофилла (рис. 43) в каждом из Нарочанских озёр. Таким внешним фактором могла стать биологическая инвазия – вселение в Нарочанские озёра моллюска *Dreissena polymorpha*.

Инвазия дрейссены вызывает сложные и многообразные перестройки в структуре и функционировании озёрных экосистем (Mayer et al., 2002; Mills et al., 2003; Strayer, Malcom, 2007). Влияние дрейссены, прежде всего, связано с её способностью к формированию чрезвычайно плотных популяций, с её мощным потенциалом размножения и фильтрационным типом питания. Дрейссена оказывает заметное влияние на режим биогенных элементов за счет аккумуляции части запаса азота и фосфора в биомассе. Это ведёт к частичному выведению этих элементов из круговорота на довольно

значительное время, равное сумме продолжительности жизненного цикла дрейссены и времени, необходимого для разложения мягких тканей и раковин отмерших моллюсков (Остапеня и др., 2012). При этом время разложения сильно варьирует в зависимости от гидрохимии (в особенности – от содержания кальция) и движения водных масс (Strayer, Malcom, 2007). Не менее важным фактором, влияющим на круговорот веществ в озёрной экосистеме, является фильтрационная активность моллюсков, участие их в деструкции органического вещества, экскреция биодоступных форм биогенных элементов в процессе метаболизма, а также субстратообразующая роль для развития перифитона и влияние дрейссены на ранний седиментогенез (Остапеня и др., 2012).

В оз. Мястро дрейссена впервые была отмечена в 1984 г. (Бурлакова, 1998). Примерно этим же временем датируются первые находки дрейссены в оз. Баторино (Остапеня и др., 1994). В оз. Нарочь первые особи дрейссены были зарегистрированы в 1989 г. (Остапеня и др., 1993). К основным факторам, определяющим развитие популяции дрейссены, относятся: количество доступного для колонизации субстрата, морфометрия и трофический статус озёр (Burlakova et al., 2006). Различия в сроках вселения дрейссены, а также различия в некоторых биотических и абиотических факторах могли обусловить разное влияние, которое оказала жизнедеятельность дрейссены на отдельные Нарочанские озёра.

В оз. Нарочь имел место скачкообразный рост популяции дрейссены. Так, если в 1990 г. средняя биомасса дрейссены (\pm стандартная ошибка) в оз. Нарочь составляла $1,5 \pm 0,6$ г/м², то уже в 1993 г. – 99 ± 30 г/м²; такое значение биомассы сохранялось на практически неизменном уровне до 1997 г. В оз. Мястро средняя биомасса дрейссены в 1993 г. составила 402 ± 187 г/м², а в оз. Баторино 79 ± 13 г/м². В 1995 г. отмечено некоторое снижение биомассы моллюска в оз. Мястро (288 ± 118 г/м²) и её увеличение в оз. Баторино (100 ± 36 г/м²) (Burlakova et al., 2006). Поскольку в озёрах Нарочь и Баторино в 1993 г. биомассы дрейссены не сильно отличались друг от друга, а в оз.

Мястро биомасса дрейссены оказалась в несколько раз выше, чем в двух других озёрах (Burlakova et al., 2006), можно заключить, что оз. Мястро явилось наиболее благоприятным объектом для вселения этого инвазивного вида. Результаты исследований (Burlakova et al., 2006) показали, что наибольшие величины биомассы дрейссены в оз. Мястро по сравнению с двумя другими озёрами могут объясняться наличием в относительно большем количестве стабильного субстрата для колонизации (незаиленного песка и камней) и, как следствие, лучшей выживаемостью моллюсков и сохранением в популяции крупных особей.

Корреляции между среднесезонными концентрациями хлорофилла в 1991–2013 гг. (рис. 46) показывают, что падение корреляции между изменениями во времени концентрации хлорофилла между отдельными озёрами в наибольшей степени характерно для оз. Мястро, экосистема которого в наибольшей степени подверглась влиянию инвазии дрейссены. Из всех трех озёр именно в оз. Мястро отмечено наибольшее увеличение прозрачности воды и снижение концентрации общего фосфора в период 1991–2013 гг. по сравнению с 1978–1983 гг. (табл. 44), что, по-видимому, обуславливается относительно более сильным влиянием дрейссены на экосистему этого озера (Жукова, 2013).

Снижение концентрации общего азота в оз. Мястро выражено слабее, чем прозрачности и концентрации общего фосфора, и в целом не отличается от изменения концентрации азота двух других озёр. Соотношение концентраций азота и фосфора для оз. Нарочь в среднем составило 47:1, для оз. Мястро – 27:1 и для оз. Баторино – 31:1 (табл. 4). Учитывая, что фосфор становится лимитирующим фактором при отношении азота к фосфору более 7 (Akkoyunlu, Ileri, 1998), по другим данным – выше 12–17 (Dillon, Rigler, 1974; Forsberg, 1979), можно утверждать, что лимитирующим биогенным элементом развития первичных продуцентов в Нарочанских озёрах является фосфор. В оз. Мястро в биомассе дрейссены аккумулировалось 37% фосфора и 10,5% азота от его запаса в воде в 1978–1990 гг. против, соответственно,

14–16% и 3–5% в озёрах Баторино и Нарочь (Жукова, 2013). Скорость осаждения взвеси дрейссеной также наиболее интенсивна в оз. Мястро, обеспечивая оборачиваемость запаса взвешенных веществ 24 сезон⁻¹, против 10 и 16 сезон⁻¹ в озёрах Нарочь и Баторино соответственно. В то же время фотосинтетическая активность седиментов, осажженных моллюсками, существенно ниже, чем взвеси, осаждаемой гравиметрически ($0,64 \pm 0,09$ против $0,89 \pm 0,16$ мг O₂/л·сут), что обусловлено частичной инактивацией и ассимиляцией водорослей моллюсками (Жукова, 2013).

Следует учитывать, что если связь между содержанием азота и фосфора в воде и концентрацией хлорофилла является односторонней (т.е. содержание этих биогенов обуславливает концентрацию хлорофилла), то связь между хлорофиллом и прозрачностью является двусторонней. Изменение прозрачности ведёт к изменению фотической зоны и соответственно – продукционных возможностей фитопланктона. При этом фитопланктон и хлорофилл как его элемент являются неотъемлемой частью взвешенного вещества, в наибольшей степени определяющего прозрачность воды. Это обуславливает сложный механизм отклика в развитии хлорофиллсодержащих организмов толщи воды на функционирование популяции такого мощного фильтратора, как *Dreissena polymorpha*.

Таким образом, проведенный анализ показывает, что реакция всех трёх озёр на интенсивную биогенную нагрузку и последующее её снижение в результате осуществления природоохранных мероприятий была скоррелирована. Отмеченная нами последующая дивергенция в динамике хлорофилла вызвана различной степенью влияния моллюска *Dreissena polymorpha*, жизнедеятельность которого может существенно трансформировать экосистемные процессы, на каждое из озёр Нарочанской группы. Различия в интенсивности воздействия обусловлены преимущественно геоморфологией озёр и наличием пригодного стабильного субстрата для колонизации дрейссены.

4.4. Исследование динамики биомассы фито- и зоопланктона в Нарочанских озёрах с использованием рекуррентных диаграмм

4.4.1. Введение

Планктонные организмы играют значительную роль в жизни озера. Представители фитопланктона, являясь продуцентами, обеспечивают органическим веществом гетеротрофных гидробионтов. Биомасса фитопланктона сильно зависит от абиотических факторов, таких как освещенность, температура, концентрация азота, фосфора, кремния и других биогенов. Плотность фитопланктона в озере определяет его трофность. Зоопланктон питается фитопланктоном и по своему трофическому уровню соответствует консументам первого порядка. В свою очередь зоопланктон служит пищей для рыб-планктонофагов (на всех стадиях развития), хищных рыб и рыб-бентофагов на ранних этапах их развития.

Нами показано, что скорость размножения зоопланктона играет решающую роль в формировании динамического режима водным сообществом в модели, учитывающей возрастную структуру популяций гидробионтов (рис. 21). При этом увеличение скорости размножения зоопланктона в модели приводило к переходу динамики численности гидробионтов в хаотический режим. Поэтому оценка реального динамического режима природной популяции планктона представляет существенный интерес.

В Нарочанских озёрах обитают 682 вида фитопланктона и 98 видов зоопланктона (Михеева и Лукьянова, 2006; Лукьянова и Михеева, 2009). На рисунке 47 показаны временные ряды измерений биомасс фитопланктона и зоопланктона. Временные ряды фитопланктона охватывают тёплые сезоны 1993-2013 годов, временные ряды зоопланктона демонстрируют колебания биомассы зоопланктона в тёплые сезоны, начиная с июля 1994 года по октябрь 2013 года. Перерывы во временных рядах соответствуют месяцам, когда измерения не проводились. Выбор этого временного интервала связан с тем, что экосистема претерпела перестройку вследствие инвазии дрейссены и

деэвтрофикации водоёмов, и фактически не является той же динамической системой, что в период с 1978 по 1983 годы.

Для оценки динамического режима и горизонта предсказуемости был использован численный рекуррентный анализ. Этот метод позволяет получить вышеуказанные оценки без моделирования непосредственно из временных рядов, кроме того имеющейся длины ряда оказывается достаточно для применения численного рекуррентного анализа.

4.4.2. Результаты

На рекуррентных диаграммах для колебаний плотности биомассы фитопланктона (рисунок 48) и зоопланктона (рисунок 49) в 1993-2013 гг. в каждом из водоёмов видны апериодические структуры, что является свидетельством в пользу хаотичности динамики планктонных сообществ. В таблицах 5 и 6 представлены результаты численного рекуррентного анализа для данных по фитопланктону и зоопланктону, соответственно. Следует отметить, что во временных рядах биомассы фитопланктона меньше разрывов по сравнению с данными по зоопланктону (ср. временные ряды фитопланктона и зоопланктона на рисунке 47, а также рекуррентные диаграммы для фитопланктона и зоопланктона на рисунках 48 и 49). Поэтому результаты анализа данных по фитопланктону более достоверны по сравнению с результатами по зоопланктону.

Таблица 5. Значения нижней границы (K_2) суммы положительных ляпуновских экспонент, горизонта предсказуемости (Tpr) и доминантной ляпуновской экспоненты (Λ) для колебаний плотности биомассы фитопланктона в каждом из озёр Нарочанской группы.

Водоём	K_2	Tpr	Λ
Нарочь, малый плес	1,4	2,4	0,42
Нарочь, большой плес	1,3	2,3	0,43
Мястро	0,7	2,5	0,40
Баторино	1,2	2,5	0,40

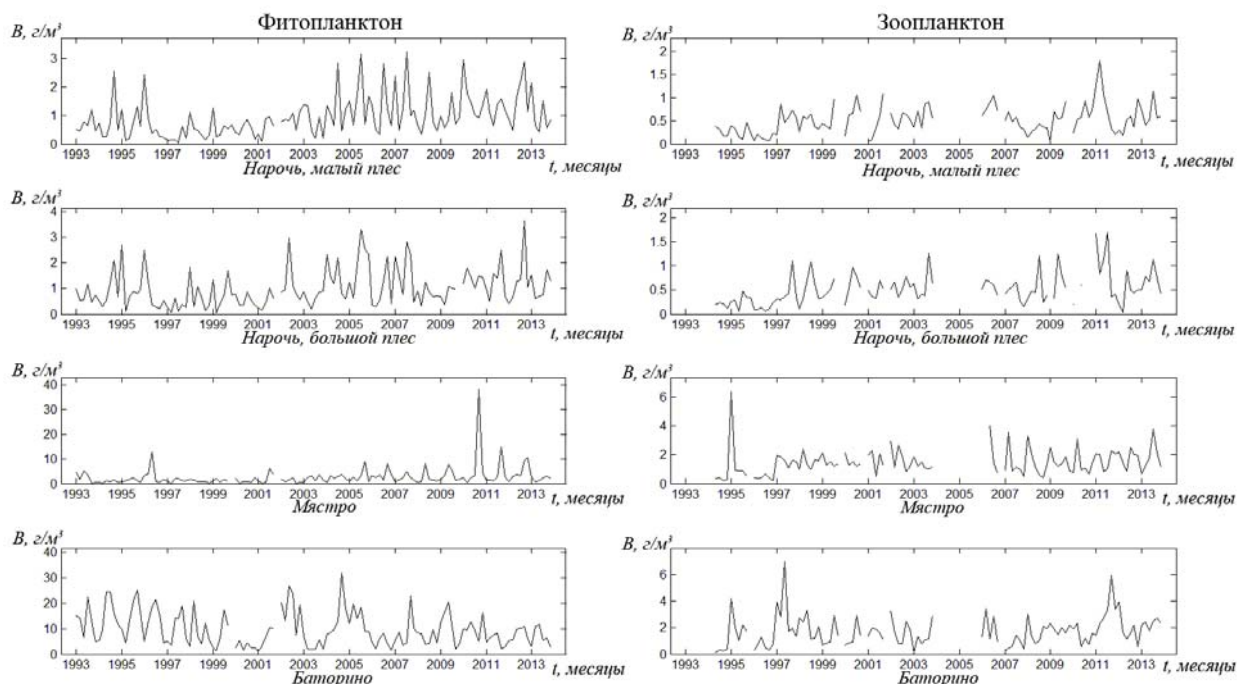


Рисунок 47. Временные ряды изменения плотности биомассы (г/м^3) фитопланктона и зоопланктона Нарочанских озер

Таблица 6. Значения нижней границы (K_2) суммы положительных ляпуновских экспонент, горизонта предсказуемости (Trp) и доминантной ляпуновской экспоненты (Λ) для колебаний плотности биомассы зоопланктона в каждом из озёр Нарочанской группы.

Водоём	K_2	Trp	Λ
Нарочь, малый плес	1,1	2,5	0,40
Нарочь, большой плес	0,3	2,3	0,43
Мястро	1,3	2,5	0,40
Баторино	1,2	2,5	0,40

Фитопланктон

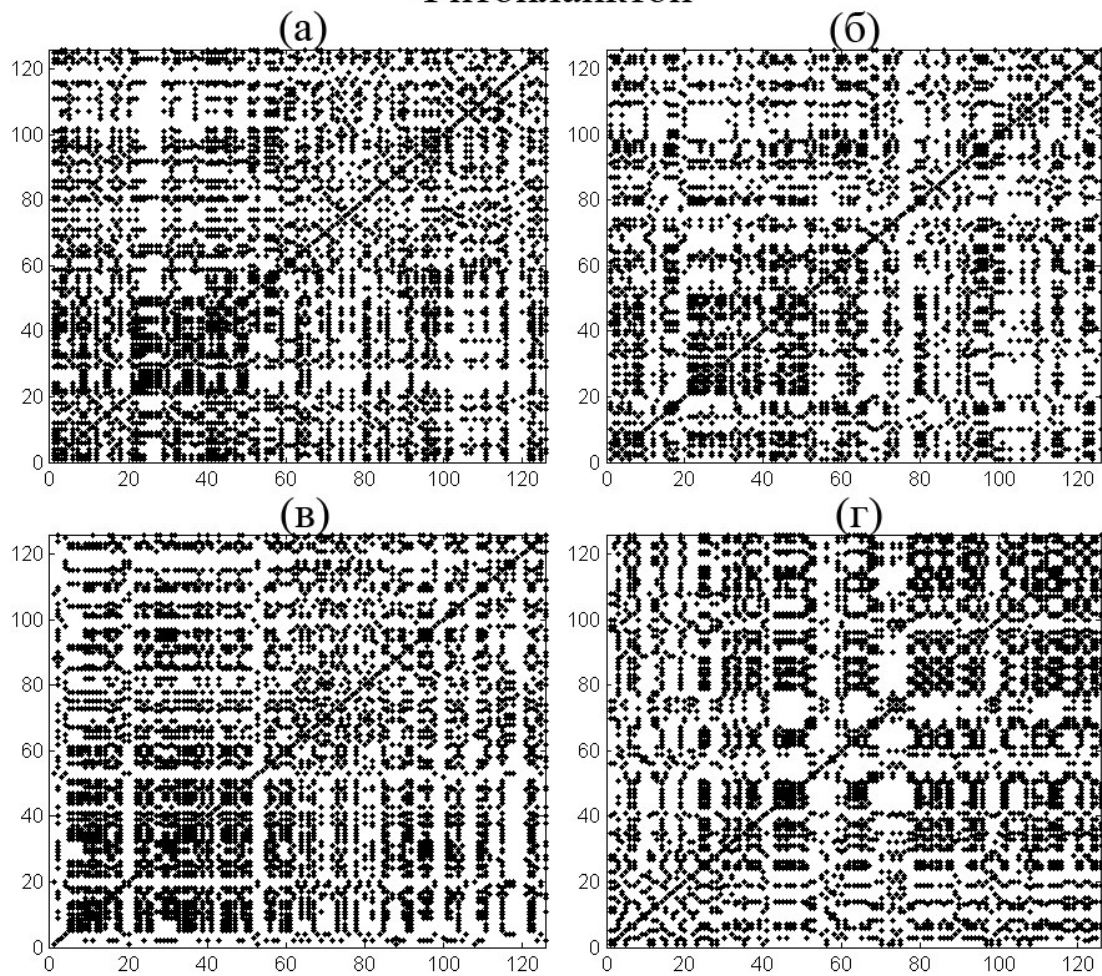


Рисунок 48. Рекуррентные диаграммы для фитопланктона: (а) малый плес озера Нарочь ($\epsilon=0,09$), (б) большой плес озера Нарочь ($\epsilon=0,07$), (в) озеро Мястро ($\epsilon=0,02$), (г) озеро Баторино ($\epsilon=0,1$).

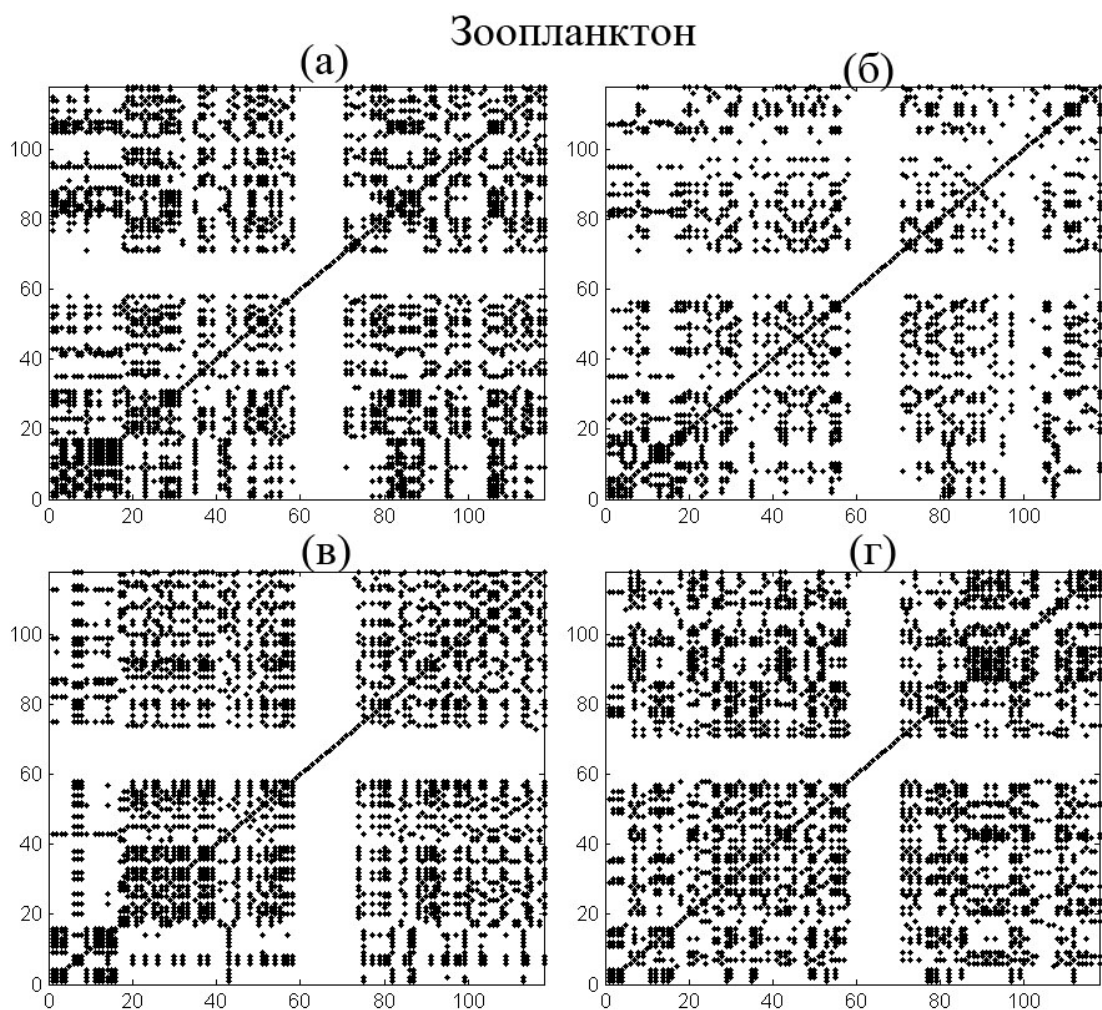


Рисунок 49. Рекуррентные диаграммы для зоопланктона: (а) малый плес озера Нарочь ($\epsilon=0,09$), (б) большой плес озера Нарочь ($\epsilon=0,06$), (в) озеро Мястро ($\epsilon=0,06$), (г) озеро Баторино ($\epsilon=0,08$).

Из таблиц 5 и 6 видно, что горизонт предсказуемости (T_{pr}) для колебаний плотности биомассы фитопланктона и зоопланктона равен примерно 2,5 месяцам. Это позволяет грубо оценить доминантную ляпуновскую экспоненту как $\Lambda \approx 1/T_{pr}$ (Boffetta et al., 2002). Для всех Нарочанских озер доминантная ляпуновская экспонента $\Lambda \approx 0.4$ (таблицы 5 и 6). Очевидно, что это значение доминантной ляпуновской экспоненты лежит

за пределами промежутка $-0.1 \leq \Lambda \leq +0.1$, предполагающего жизнь на краю хаоса (Turchin, Ellner, 2000; Turchin, 2003). Отметим, численный рекуррентный анализ, использованный нами для оценки динамики планктонных сообществ, применим для коротких временных рядов, полученных в ходе полевых наблюдений. В отличие от некоторых других методов (Rosenstein et al., 1993; Kantz, Schreiber, 1997), численный рекуррентный анализ избавляет от необходимости выявлять линейные части кривой $\exp(S)$, где S – скорость дивергенции близких траекторий. В результате надежность такого подхода для коротких временных рядов может быть низкой. В нашем случае обнаружению линейных частей дополнительно препятствуют изменения характера динамики планктона, произошедшие примерно в 2005 году. Тем не менее, нам удалось применить этот подход, чтобы приблизительно оценить значения доминантного показателя Ляпунова для колебаний биомассы популяций фитопланктона для двух из трёх Нарочанских озёр: Нарочь и Мястро. Они были равны: +0,15 (Малый плес Нарочи), +0,17 (большой плес Нарочи), +0,11 (Мястро). Можно видеть, что, хотя эти значения меньше значений, полученных с использованием количественного рекуррентного анализа (табл. 5), они всё ещё находятся вне диапазона $-0,1 \leq \Lambda \leq +0,1$, который был предложен как типичный для жизни на краю хаоса (Turchin, Ellner, 2000; Turchin, 2003).

Из таблиц 5 и 6 видно, что оценочные значения доминантной ляпуновской экспоненты Λ для планктона меньше соответствующего значения K_2 , который является нижней границы суммы положительных ляпуновских экспонент. Исходя из этого, можно предположить, что хаотическая динамика планктонных популяций высокоразмерна, то есть характеризуется (Musielak, Musielak, 2009) как минимум двумя физическими степенями свободы и требует фазового пространства размерности 4 и более для описания их поведения. Например, динамика фитопланктона в малом плёсе озера Нарочь характеризуется $K_2 = 1,4$ и доминантной ляпуновской экспонентой $\Lambda \approx 0,4$ (табл. 5). Так как K_2 является нижней границей суммы

положительных ляпуновских экспонент (Beck, Schlögl, 2001), $K_2 - \Lambda = \sum_{i=2}^m \lambda_i$ где $\lambda_i > 0$, и Λ – положительная доминантная ляпуновская экспонента. Для предельного случая $\sum_{i=2}^m \lambda_i = m\lambda_2$, $m \geq (K_2 - \Lambda)/\lambda_2$. Если численное значение λ_2 близко к Λ , $m \geq (K_2/\Lambda) - 1$. При $K_2 = 1,4$ и $\Lambda = 0,4$, число степеней свободы, отвечающих за формирование хаотической динамики фитопланктона $m > 2$, а размерность аттрактора ещё больше. То есть в формирование хаотического поведения, возможно, вовлечены не только фитопланктон, но и представители других трофических уровней (бактериопланктон, зоопланктон, рыба). Отметим, что биомасса зоопланктона также претерпевает хаотические колебания (табл. 6).

4.4.3. Обсуждение результатов

Хаотический динамический режим характерен для многих популяционных моделей, однако существование хаоса в природе до сих пор остаётся актуальным вопросом популяционной экологии. Предпринимались многочисленные попытки выявить хаотические колебания в природных популяциях (Turchin, 2003; Solé, Bascompte, 2006). Установлено, что хаотическая динамика популяции, характеризующаяся положительными значениями доминантного показателя Ляпунова, количественно определяющего чувствительность динамики к исходным условиям (Ott, 2002), встречается редко (Berryman, Milstein, 1989; Thomas et al., 1980; Ellner, Turchin, 1995; Higgins et al., 1997). Анализ большого количества популяционных временных рядов позволил предположить, что большинство диких популяций живут на грани хаоса, т.е. на границе между хаотической и регулярной динамикой (Ellner и Turchin, 1995). Граница характеризуется значениями доминантного показателя Ляпунова, близкого к нулю. Жизнь на краю хаоса подразумевает, что небольшие изменения параметров могут привести к переключению динамики популяции между регулярным и хаотическим поведением. Кроме того, непрерывные переходы в хаос и из него могут также возникать в результате конкуренции между

сосуществующими регулярными и хаотическими аттракторами при одном и том же наборе значений параметров (Kaitala et al., 2000; Medvinsky et al., 2001).

Для анализа коротких временных рядов разработаны методы оценки доминантного показателя Ляпунова с помощью математических моделей, непосредственно соответствующих данным временных рядов (Ellner, Turchin, 1995; Turchin, Ellner, 2000). Эти методы позволили обнаружить хаос с реалистичными объемами доступных данных. В частности, показано, что динамика численности полёвки в Северной Фенноскандии характеризуется хаосом, чередующимся с не хаотическими колебаниями. При этом глобальный показатель Ляпунова, характеризующий долговременное поведение исследуемой системы, статистически неотличим от нуля, а значения локального показателя Ляпунова, измеряющие чувствительность к возмущениям в различных частях пространства состояний, оказались достоверно положительными (Turchin, Ellner, 2000).

В данной работе показано, что биомасса планктонных сообществ в Нарочанских озёрах республики Беларусь совершает хаотические колебания. Ляпуновские экспоненты, соответствующие этим колебаниям, выходят за границы $-0,1 \leq \Lambda \leq +0,1$, характерные для концепции жизни на краю хаоса. С помощью модели (65)-(84) мы показали, что появление хаотического режима более вероятно в пространственно однородных средах, чем в гетерогенных. Пространственная однородность сред в биореакторах и мезокосмах может способствовать хаотическим колебаниям численности популяции в лабораторных условиях (Becks et al., 2005; Benincà et al., 2008). Нарочанские озёра сравнительно однородны в пространстве, поэтому населяющие их популяции могут быть более подвержены хаосу.

Вопрос о том, могут ли хаотические популяции устойчиво функционировать вдали от края хаоса, требует дальнейшего изучения. Постоянное расхождение между теоретическими предсказаниями и полевыми наблюдениями привело к тому, что современные экологические

исследования ищут объяснения редкости хаоса в природных популяциях и выявляют фактическую роль хаоса в поддержании популяционной динамики (Ellner, Turchin, 1995; Costantino et al., 1997; Gibson, Wilson, 2013). Например, хаос может быть структурно неустойчивым из-за появления окон регулярности в хаотических областях, которые показаны на бифуркационных диаграммах (Kaneko, Tsuda, 2000). В результате даже небольшая вариация бифуркационного параметра может изменить динамику с хаотической на периодическую. Одна из распространенных причин того, что хаотическая динамика практически не наблюдается в природе, заключается в том, что хаотические колебания численности популяции зачастую подходят близко к нулю. В результате небольшие экологические колебания легко приведут популяцию к вымиранию (Berryman, Milstein, 1989; Drake, Griffen, 2010; Roques, Chekroun, 2011). С другой стороны, теоретически было продемонстрировано, что хаос в некоторых случаях приводит к уменьшению, а не увеличению вероятности вымирания популяций в метапопуляционных системах (Allen et al., 1993).

Остается несколько нерешенных вопросов: почему значения K_2 для динамики биомассы фитопланктона в озере Мястро (табл. 5) и динамики биомассы зоопланктона в большом плёсе озера Нарочь (табл. 6) ниже значений K_2 для других водоёмов? В чем причина изменения динамики биомассы фитопланктона, имевшей место примерно в 2005 году (рисунок 47), проявившейся в крупномасштабной неоднородности рекуррентных диаграмм (рисунок 48)?

4.5. Заключение

Оценка и прогнозирование динамики озёрных экосистем крайне важны в условиях всё возрастающего антропогенного влияния на внутренние водоёмы и увеличения интенсивности инвазий чужеродных видов в экосистемы. Без оценки прогнозируемости такой динамики невозможно рациональное природопользование как с экономической, так и с природоохранной точек зрения. На предсказуемость естественных процессов влияет множество факторов, в частности – погрешность измерений (Щиголев, 1969), шум, то есть случайные внешние факторы (Кравцов, 1989), конкуренция между различными динамическими режимами (Medvinsky et al., 2001b, Медвинский и др., 2002) и, наконец, присущая системе внутренняя неустойчивость (хаотичность), проявляющаяся независимо от влияния внешних факторов (Kaplan, 1995; Holden (ed.), 1986). Некоторые из этих факторов не являются независимыми. Например, даже небольшая погрешность в измерениях может приводить к непредсказуемым последствиям в том случае, если исследуемая система является хаотической (Kantz, Schreiber, 1997). Это связано с тем, что хаотическая система обладает свойством усиления шума в отличие от регулярной системы, предсказуемость которой полностью зависит от шума.

В данной работе исследованы динамика оригинальной модели озёрного сообщества с учётом возрастной структуры популяций, динамика целочисленной популяции на примерах классических моделей, влияние инвазии моллюска-фильтратора на динамику содержания хлорофилла *a* как показателя плотности фитопланктона и динамика планктонных сообществ в период после инвазии. При исследовании динамики дискретных по переменным состояниям моделей было показано, что хаотический динамический режим в таких моделях не возникает. Вместо хаотического режима в соответствующих областях параметров наблюдаются регулярные колебания. Тем не менее, для этой регулярной динамики характерна чувствительность к начальным условиям, а предсказуемость динамики

целочисленной модели ограничена за счёт сосуществования конкурирующих регулярных аттракторов. Несмотря на регулярность динамики, колебания внутри повторяющихся участков остаются хаотическими с положительной ляпуновской экспонентой.

Для модели, учитывающей возрастную структуру популяций гидробионтов, показано, что при различных значениях параметров реализуются различные динамические режимы. С увеличением скорости роста зоопланктона последовательно происходят бифуркации: устойчивые состояния → регулярные колебания → квазициклы → динамический хаос. Показано, что эндогенные факторы (трофические взаимодействия между структурированными по возрасту популяциями) могут явиться причиной наблюдаемых в природе долгопериодических (с периодом в десятки лет) колебаний численности популяции рыбы. Обычно такие колебания объясняются влиянием внешних факторов (Cook et al., 1997) либо изменениями среды обитания (Dickson, Brander, 1993; Ottersen, Sundby, 1995). При этом ключевым фактором в формировании долгопериодических колебаний является продолжительность жизни хищника, при её снижении долгопериодические колебания переходят в короткопериодические.

Хаотичность ограничивает предсказуемость динамики озёрного сообщества в пространственно однородной модели, учитывающей возрастную структуру популяции. Хаотический режим способен трансформироваться в регулярный в случае интенсивной межбиотопной миграции. Это приводит к переключениям динамических режимов при изменении интенсивности миграций, что неблагоприятно сказывается на предсказуемости динамики. Стоит отметить, что в целочисленном аналоге модели, учитывающей возрастную структуру, в тех областях параметров, в которых для непрерывной модели характерен хаотический режим, происходит вымирание модельной популяции. Это связано с тем, что, совершая хаотические колебания, численность популяции подходит близко к нулю, что и приводит к вымиранию целочисленной популяции. Подобные

соображения являются одним из предполагаемых объяснений редкости хаоса в природе (Drake, Griffen, 2010; Roques, Chekroun, 2011).

В работе проведена оценка динамики планктонных сообществ Нарочанской группы озёр — системы связанных озёр различной трофности, расположенной на территории Минской области Республики Беларусь. За исследованный временной промежуток (1978–2013 гг.) выделяют три интервала: антропогенного эвтрофирования (1978–1983 гг.), снижения биогенной нагрузки (1984–1990 гг.) и деэвтрофикации и бентификации (1991–2013 гг.). При анализе данных многолетнего гидрологического мониторинга показано уменьшение корреляции между колебаниями концентрации хлорофилла *a* в озёрах после снижения биогенной нагрузки и инвазии моллюска *Dreissena polymorpha*. По-видимому, снижение корреляции обусловлено различным влиянием вселенца на экосистемные процессы в каждом из озёр. Для последнего временного интервала проведены оценки характера и горизонта предсказуемости динамики фитопланктона и зоопланктона Нарочанских озёр. Показано, что эта динамика является хаотической, а её горизонт предсказуемости составляет 2,5 месяца. Показано также, что динамика фитопланктона характеризуется как минимум двумя степенями свободы. Это означает, что в формировании хаотической динамики могут участвовать представители других трофических уровней (бактериопланктон, зоопланктон, рыба).

ВЫВОДЫ

1. Размерно-возрастная структурированность популяций может явиться причиной наблюдаемых в природе долгопериодических (с периодом в десятки лет) колебаний численности популяции рыбы.
2. Миграция рыбы между биотопами может инициировать дестабилизацию хаотических динамических режимов.
3. Предсказуемость динамики популяций с учётом их целочисленности ограничена конкуренцией сосуществующих регулярных аттракторов. При этом динамика популяции является регулярной на продолжительных временных интервалах, однако на меньших по сравнению с этими интервалами отрезках времени динамика может быть хаотической.
4. Вследствие снижения антропогенной нагрузки и инвазии моллюска-фильтратора *Dreissena polymorpha* произошло снижение корреляции между колебаниями концентрации хлорофилла *a* в отдельных озёрах Нарочанской группы.
5. Динамика биомассы фитопланктона и зоопланктона в каждом из Нарочанских озёр является хаотической.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- 1) Адамович Б.В., Жукова Т.В., Михеева Т.М., Ковалевская Р.З., Лукьянова Е.В. Многолетние изменения индекса трофического состояния Нарочанских озер и его связь с основными гидроэкологическими параметрами. // Водные ресурсы, 2016. Т. 43, № 5, С. 535-543.
- 2) Алымов М.В. Динамика биогенных элементов и их влияние на фитопланктон и зоопланктон Среднего и Южного Каспия. Диссертация кандидата биологических наук. // Астрахань. 2009. 142 с.
- 3) Андронов А.А., Леонтович Е.М., Гордон И.И., Майер А.К. Качественная теория динамических систем второго порядка. М.: Наука. 1967. 568 с.
- 4) Анищенко В.С., Вадивасова Т.Е., Астахов В.В. 1999. Нелинейная динамика хаотических и стохастических систем // С.: Изд-во СГУ. 367 с.
- 5) Антипова Л.Ф. Питание молоди некоторых видов рыб Псковско-Чудского озера // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. 1980. В. 156. С. 65-76.
- 6) Антипова Л.Ф., Концевая Н.Я. Состояние промысла и некоторые данные по биологии плотвы Псковско-Чудского озера // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. 1983. В. 209. С. 102–117.
- 7) Базыкин А.Д. Модель динамики численности вида и проблема сосуществования близких видов // Журн. общей биологии. 1969. № 3. С. 259-264.
- 8) Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. // М., И.: Институт компьютерных исследований. 2003. 368 с.
- 9) Базыкин А.Д. Система Вольтерра и уравнение Михаэлиса-Ментен / Вопросы математической генетики. Под ред. Ратнера В. А. // Новосибирск: Наука, 1974. С. 103-143.
- 10) Баканев С.В. Моделирование популяционной динамики камчатского краба на основе байесовского подхода // Принципы экологии. 2012. Т. 1. № 3. С. 4–23

- 11) Балущкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных / Общие основы изучения водных экосистем под ред. Винберга Г.Г. // Л.: Наука, 1979. С. 169–172.
- 12) Баранов Ф.И. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства // Изв. отдела рыболовства и научно-промысловых исследований. Петроград, 1918. С. 84-128.
- 13) Белова И.Н. Матричные модели динамики популяций с дискретными структурами. Диссертация кандидата физико-математических наук // Москва, 2009. 110 с.
- 14) Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи популяции и сообщества. В 2-х томах. // М.: Мир, 1989. Т.1. 667с.; Т.2. 477с.
- 15) Бобырев А.Е., Криксунов Е.А. Математическое моделирование динамики популяций рыб с переменным темпом пополнения.// М.: Наука, 1996. 130 с.
- 16) Братусь А.С., Новожилов А.С., Платонов А.П. Динамические системы и модели биологии. // М.: ФИЗМАТЛИТ, 2010. 400 с.
- 17) Бурлакова Л.Е. Экология *Dreissena polymorpha* (Pallas) и её роль в структуре и функционировании водных экосистем: Автореф. Дис. канд. биол. наук. // Минск, Институт зоологии НАН Беларуси. 1998. 18 с.
- 18) Винберг Г.Г. (ред.) Экологическая система Нарочанских озер. // Минск: Университетское. 1985. 303 с.
- 19) Вирбицкас Ю., Гяруляйтис А., Мисюнене Д., Синявичене Д. Биология и промысел судака в водоёмах Литвы // Вильнюс: Минтис, 1974. 275 с.
- 20) Гиляров А.М., Популяционная экология // М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
- 21) Гиляров А.М. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных // М.: Наука, 1987. 188с.
- 22) Девяткин В.Г., Метелева Н.Ю., Митропольская И.В. Гидрофизические факторы продуктивности литорального фитопланктона:

влияние гидрофизических факторов на динамику фотосинтеза фитопланктона // Биология внутренних вод. 2000. № 1. С. 45-52.

23) Дмитриев В.В. Диагностика и моделирование водных экосистем // СПб.: СПбГУ, 1995. 215с.

24) Дубовская О.П. Не связанная с хищниками смертность планктонных ракообразных, её возможные причины (обзор литературы). // Журн. общей биологии, 2009. Т. 70, № 2. С. 168-192

25) Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Нелинейная динамика численности популяции: влияние усложнения возрастной структуры на сценарии перехода к хаосу. // Журнал общей биологии, 2011. Т. 72 № 3. с. 214-229.

26) Жукова Т.В. и Остапеня А.П. Оценка эффективности природоохранных мероприятий на водосборе Нарочанских озер. // Природные ресурсы, 2000. № 3, с. 68-73.

27) Жукова Т.В. Роль дрейссены (*Dreissena polymorpha* Pallas) в функционировании Нарочанских озер / Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и материалы докладов II-ой Международной школы-конференции. // Борок. 2013. С. 55-59

28) Зарипова Р.С., Козлов В.А. // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. 1985. Т. 239. С. 74

29) Криксунов Е.А., Снетков М.А. Расширенная модель формирования пополнения нерестового стада рыб в: Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб // М.: Наука, 1985, с. 46-55.

30) Капица С. Феноменологическая теория роста народонаселения. // Успехи Физических Наук, 1996. Т. 39. В. 1. С. 39–57.

31) Качина Т.Ф., Сергеева Н.П. Методика расчета нерестового запаса восточноохотского минтая // Рыбное хозяйство. 1978. №12, с. 13-14.

32) Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоёмов. Т. 1: Вводные и общие вопросы планктологии. // М.; Л.: Наука, 1969. 658 с.

- 33) Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. // Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
- 34) Кожова О.М. Кабанова Г.И. Влияние антропогенных факторов на фитопланктон и качество р. Ангары // Водные ресурсы. 1980. № 1. С. 61-66.
- 35) Козицкая В.Н. Влияние температурного фактора на рост и размножение водорослей с различными типами пигментных систем // Гидробиологический журнал. 1991. Т. 27, № 5. С. 62-71.
- 36) Козлов В. А. Рост, упитанность и жирность молоди судака Псковско-Чудского озера. // Сб. научных трудов ГосНИОРХ, 1980. Т. 156, С. 77-82.
- 37) Костоусов В.Г. О методических подходах в оценке рыбных запасов и определении режимов рациональной эксплуатации природных ресурсов. // Рибогосподарська наука України. 2008. № 1 с. 21-26.
- 38) Кравцов Ю.А. Случайность, детерминированность, предсказуемость. // Успехи физических наук 1989. Т. 158. С. 93-122.
- 39) Кречмар М. Чем больше охотников, тем меньше браконьеров // Русский охотничий журнал. ООО «Корпоративные издания», 2013. № 11. С. 22—25.
- 40) Криксунов Е.А., Бобырев А.Е. Эффекты регуляции во временной и пространственной динамике популяций рыб в: Проблемы регуляции в биологических системах. // М., И.: Институт компьютерных исследований, 2007, 453 с.
- 41) 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. 53 с.
- 42) 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. В. 237. С. 31–49.
- 43) 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.

44) Кузнецов М.Ю. Гидроакустические методы и средства оценки запасов рыб и их промысла. Часть 1. Гидроакустические средства и технологии их использования при проведении биоресурсных исследований ТИНРО-центра // Известия ТИНРО. 2013. Т. 172. С. 20-51.

45) Кузнецов М.Ю., Поляничко В.И., Убарчук И.А. Совершенствование методов оценки уловистости траловых учетных систем с использованием гидроакустических средств (на примере минтая Охотского моря) // Известия ТИНРО, 2015. Т. 183. С. 259-277.

46) Логофет Д.О. Ещё раз о проекционных матрицах: индикатор потенциального роста и польза индикации. Фундаментальная и прикладная математика, 2011, Т. 17, № 6, С. 41—63.

47) Лукьянова Е.В., Михеева Т.М. Видовой состав альгофлоры фитопланктона Нарочанских озёр в период их эвтрофирования (I, до 1991 г.) и деэтрофирования (II, 1992-2005 гг.) в: Бюллетень экологического состояния озёр Нарочь, Мясстро, Баторино (2008 г.) // Минск: БГУ, 2009. С. 66-105.

48) Лурье Ю.Ю. Унифицированные методы анализа вод. — М.: Химия, 1973. 376 с.

49) Макаренко Н.Г. Эмбедология и нейропрогноз. С 86-146. / Научная сессия МИФИ-2003. V Всероссийская научно-техническая конференция «Нейроинформатика-2003»: Лекции по нейроинформатике. Часть 1. Отв. редактор Тюменцев Ю.В. // М.:МИФИ, 2003. 188с.

50) Малинецкий Г.Г., Потапов А.Б. Современные проблемы нелинейной динамики. // М.: Эдиториал УРСС, 2000. 336 с.

51) Мальтус Т. Опыт закона о народонаселении. // Петрозаводск: Петроком, 1993. 139с.

52) Медвинский А.Б., Петровский С.В., Тихонова И.А., Тихонов Д.А., Ли Б.Л., Вентурино Э., Мальхё Х., Иваницкий Г.Р. Формирование пространственно-временных структур, фракталы и хаос в концептуальных

экологических моделях на примере динамики взаимодействующих популяций планктона и рыбы. // Успехи физ. наук. 2002, Т. 172. В. 1. с. 31–66.

53) 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.

54) Меншуткин В.В., Лютикова Н.А.. Модельный подход к управлению рыбным промыслом во внутренних водоёмах. // ФГБНУ «ГосНИОРХ», 2015. 142 с.

55) Мешков М.М., Воспроизводство и развитие рыб в Псковско-Чудском озере. // Гидробиол. исследования. 1966. IV, 249-269.

56) Митрофанова Л.Н. Плодовитость плотвы Псковско-Чудского озера // Труды Псковского отделения ГосНИОРХ. 1976. С. 94–100.

57) Михеева Т.М. Альгофлора Беларуси. Таксономический каталог. // Минск: БГУ, 1999. 396 с.

58) Михеева Т.М. Методы количественного учета нанофитопланктона (обзор) // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25, № 4 С. 3–22.

59) Михеева Т.М., Лукьянова Е.В. Фитопланктон: видовая структура и количественные характеристики / Гидроэкологическая характеристика озер Нарочь, Мястро, Баторино в 1999 году. ... // КМК, Москва, 2006. С. 199–211.

60) Монастырский Г.Н. О типах нерестовых популяций у рыб. // Зоол. журн., 1949. Т. 28, В. 6, С. 535—544.

61) Мун Ф. Хаотические колебания. // М: Мир, 1990. 311 с.

62) Никольский Г.В. О динамике численности стад рыб и о так называемой проблеме продуктивности водоёмов. // Зоол. журн. 1950. Т. 29, В. 6, с. 489-500.

63) Никольский Г.В., Теория динамики стада рыб. // М.: Пищевая промышленность. 1974. с. 398.

64) Остапеня А.П., Жукова Т.В., Михеева Т.М., Ковалевская Р.З., Макаревич Т.А., Жукова А.А., Лукьянова Е.В., Никитина Л.В., Макаревич О.А., Дубко Н.В., Карабанович В.С., Савич И.В., Верес Ю.К. Бентификация озёрной экосистемы: причины, механизмы, возможные последствия, перспективы исследований. // Труды БГУ 2012. Т. 7. Ч. 1. С. 135-148.

65) Остапеня А.П., Жукова Т.В., Михеева Т.М., Ковалевская Р.З., Макаревич Т.А., Жукова А.А., Лукьянова Е.В., Никитина Л.В., Макаревич О.А., Дубко Н.В., Карабанович В.С., Савич И.В., Верес Ю.К. Бентификация озерной экосистемы: причины, механизмы, возможные последствия, перспективы исследований. // Труды БГУ 2012. Т. 7, часть 1. С. 135-148.

66) Остапеня А.П., Ковалев А.А., Жукова Т.В., Михеева Т.М., Бабицкий В.А., Крючкова Н.М., Ковалевская Р.З., Костюкович С.Б., Инкина Г.А., Макаревич Т.А., Жуков Э.П., Иконников В.Ф., Самусенко А.М., Орловский А.Ф., Рачевский А.Н., Якушко О.Ф. Экологический паспорт озера Нарочь. // Минск, Экомир Пресс. 1993. 95 с

67) Остапеня А.П., Ковалев А.А., Михеева Т.М., Бабицкий В.А., Жукова Т.В., Крючкова Н.М., Ковалевская Р.З., Костюкович С.Б., Инкина Г.А., Макаревич Т.А., Жуков Э.П., Иконников В.Ф., Самусенко А.М., Орловский А.Ф., Рачевский А.Н., Якушко О.Ф. Экологический паспорт озера Баторино. // Минск, Экомир Пресс. 1994. 43 с.

68) Остапеня А.П., Ковалев А.А., Михеева Т.М., Бабицкий В.А., Жукова Т.В., Крючкова Н.М., Ковалевская Р.З., Костюкович С.Б., Инкина Г.А., Макаревич Т.А., Жуков Э.П., Иконников В.Ф., Самусенко А.М., Орловский А.Ф., Рачевский А.Н., Якушко О.Ф. Экологический паспорт озера Мястро. // Минск, Экомир Пресс. 1994. 44 с.

69) Остапеня А.П., Ковалев А.А., Михеева Т.М., Бабицкий В.А., Жукова Т.В., Крючкова Н.М., Ковалевская Р.З., Костюкович С.Б., Инкина Г.А., Макаревич Т.А., Жуков Э.П., Иконников В.Ф., Самусенко А.М., Орловский А.Ф., Рачевский А.Н., Якушко О.Ф. Экологический паспорт озера Баторино. // Минск, Экомир Пресс. 1994а, 43 с.

- 70) Печников А.С., Терешенков И.И. К методике сбора и обработки ихтиологического материала. // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1984, В. 215, С. 13-38.
- 71) Пиху Э.Х, Пиху Э.Р. Питание основных хищных рыб Псковско-Чудского водоёма. // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1974. т. 83. с. 136-143.
- 72) Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяции рыб / Пер. изд. Ricker W.E. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations // Ottawa, 1975 Пер. с англ. В.К. Бабаяна. Под ред. к. ф.-м. н. Т.И. Булгаковой и Ю.Н. Ефимова. // М.: Пищ. пром-сть, 1979. - 408 с.
- 73) Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С. Математическое моделирование в биофизике. Введение в теоретическую биофизику. // М., И.: Институт компьютерных исследований. 2003. 402с.
- 74) Рянжин С.В. Новые оценки глобальной площади и объема воды естественных озер мира // Доклады РАН, т. 400, № 6, с. 808-812
- 75) Свирежев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии // М: Наука. 1987. 368 с.
- 76) Семенов А.Д. (ред). Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. // Гидрометеиздат, Ленинград, 1977. 270 с.
- 77) Снежина К.А. Суточные ритмы и рационы питания молоди рыб. В сб.: Сырьевая база Итурмского залива и пути её рационального использования. / Тр. АтлантНИРО, в. 46. // Калининград, 1971, с. 89-118.
- 78) Спановская В.Д., Григораш В.А., Рост и питание годовиков плотвы в Можайском водохранилище в: Пищевые потребности и баланс энергии у рыб // Киев: Наук. Думка. 1973. С. 119-127.
- 79) 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. 119 с.

- 80) Столбунов И.А. Трофические характеристики молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в различных экологических условиях // Биология внутренних вод. 2006. № 3. С. 73–77.
- 81) Суханов В.В. Моделирование дискретной динамики уловов // Известия тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра. 2001. Т. 128. С. 374-389.
- 82) Тихонов А.Н. Системы дифференциальных уравнений, содержащие малые параметры при производных. // Математический сборник, 1952, В. 31 (73): № 3, с. 575-586.
- 83) Фадеев Н.С. Методика оценки запасов минтая по численности икры и размерно-возрастному составу // Биология моря, 1999. Т.25. №3. С.246-249.
- 84) Фёдорова Г.В., Дрозжина К.С. Питание судака Ладожского озера. // Сб. Научных трудов ГосНИОРХ 157, 64-69 (1980).
- 85) Фёдоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. // М.: Изд-во МГУ, 1980. 464 с.
- 86) Ширкова А.П. Судак в Псковско-Чудском озере. // Гидробиол. исследования IV, 1966. с. 213-220
- 87) Шкундина Ф.Б. О воздействии аммонийного азота на фитопланктон р. Белой / Эколого-физиологическое исследование водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. // Ярославль, 1996, С. 104-107.
- 88) Шустер Г. Детерминированный хаос. Введение // М: Мир, 1988. 240 с.
- 89) Щиголев Б.М., Математическая обработка наблюдений. // М.: Наука, М, 1969. 344 с.
- 90) Akkoyunlu A., Ileri R. Evaluation of eutrophication process in Lake Sapanca, Proc. Kayseri 1st Wastewater Sympos. // Kayseri: Kayseri Metropolitan Municipality, 1998, pp. 357–361.

- 91) Allee W.C. Animal aggregations: a study in general sociology. // Chicago, The University of Chicago Press, 1931, reprinted from the original edition by AMS Press, New York, 1978.
- 92) Allen J.C. Are natural enemy populations chaotic? In McDonald L.L., Manly B.F.J., Lockwood J.A., Logan J.A. (eds) Estimation and analysis of insect populations. Lecture notes in statistics // NY: Springer, 1989. V. 55. Pp. 190-205.
- 93) Allen J.C. Chaos and coevolutionary warfare in a chaotic predator-prey system. Fla. Entomol. 1991. V. 74. Pp. 50-59.
- 94) Allen J.C. Chaos in phase-locking in predator-prey models in relation to the functional response. // Fla. Entomo. 1990. V. 73. Pp.100-110.
- 95) Allen J.C. Factors contributing to chaos in population feedback systems. // Ecol. Model. 1990. V. 51. Pp. 281-298.
- 96) Allen J.C. Patch efficient parasitoids, chaos, and natural selection. // Fla. Entomol. 1989. V. 79. Pp. 52-64.
- 97) Allen J.C., Schaffer W.M., Rosko D. Chaos reduces species extinction by amplifying local population noise. // Nature 1993. V. 364. Pp. 229–232.
- 98) Altenberg L. Chaos from linear frequency-dependent selection. // Am. Nat. 1991. V. 138. Pp. 51-68.
- 99) Anderson C.N.K., Hsieh C., Sandin S.A., Hewitt R., Hollowed A., Beddington J.R., May R.M. and Sugihara G. Why fishing magnifies fluctuations in fish abundance. // Nature. 2008. V. 452. Pp. 835-839.
- 100) Apostolaki P., Milner-Gullan E.J., McAllister M.K. and Kirkwood G.P. Modelling the effects of establishing a marine reserve for mobile fish species. // Canadian J. Fisheries Aquatic Sci. 2002. V. 59. Pp. 405–415.
- 101) Beck C., Schlögl F. Thermodynamics of Chaotic Systems: An Introduction // Cambridge: Cambridge University, 2001.
- 102) Beckage B., Gross L.J., Kauffman S. The limits to prediction in ecological systems. // Ecosphere, 2011, V. 2 (11), art. 125.

- 103) Becks L., Hilker F.M., Malchow H., Jürgens K., Arndt H. Experimental demonstration of chaos in microbial food web. // *Nature*. 2005. V. 435. Pp. 1226–1229.
- 104) Beddington J.R. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. // *Journal of Animal Ecology*. 1975. V. 44. Pp. 331–340.
- 105) Beddington J.R., Free C.A., Lawton J.H. Dynamic complexity in predator-prey models framed in difference equations. // *Nature*. 1975. V. 255. Pp. 58-60.
- 106) Begon M., Townsend C., Harper J. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. // Blackwell Publishing, Oxford, 2006. 738 p.
- 107) Bellows T.S., Hassell M.P. The dynamics of age-structured host-parasitoid interactions. // *J. Anim. Ecol.* 1988. V.57. Pp. 259-268.
- 108) Beltrami E., Cosper E. Modeling the temporal dynamics of unusual blooms. // *Fifth Conference on Toxic Blooms*, 1993.
- 109) Benincà E., Huisman J., Heerkloss R., Jöhnk K.D., Branco P., Van Nes E.H., Scheffer M., Ellner S.P. Chaos in a long-term experiment with a plankton community. // *Nature*. 2008. V. 451. Pp. 822–826.
- 110) Berryman A.A., Milstein J.A. Are ecological systems chaotic – and if not why not? // *Trends Ecol. Evol.* 1989. V.4, Pp. 26–28.
- 111) Beverton R.J., Holt S.J. On the dynamics of exploited fish populations. // *Fish. Invest. Ser.* 1957. V. 2. Pp. 1-153.
- 112) Bjørnstad O.N., Fromentin J.-M., Stenseth N.C., Gløsæter J. Cycles and trends in cod populations. // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 1999. V. 96. Pp. 5066–5071.
- 113) Boccara N. *Modeling Complex Systems*. // Springer, New York. 2004. 410 p.
- 114) Bofetta G., Cencini M., Falcioni M., Vulpiani A. Predictability: a way to characterize complexity. // *Physics Reports* 2002. V. 356, Pp. 367–474.

- 115) Box G.E.P., Draper N.R. Empirical model-building and response surfaces. // Wiley and Sons, New York. 1987.
- 116) Box G.E.P., Wilson K.B. On the Experimental Attainment of Optimum Conditions (with discussion). // Journal of the Royal Statistical Society Series 1951. V. 13(1). Pp. 1–45.
- 117) Brännström Å., Sumpter D.J.T. The role of competition and clustering in population dynamics. // Proc. R. Soc. 2005. V. 272. Pp. 2065–2072.
- 118) Breckling B. Individual-based modelling: potentials and limitations. // Scientific World Journal. 2002. V. 2. Pp. 1044-1062.
- 119) Brewster-Geisz K.K., Miller T.J. Management of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*: implications of a stage-based model. // Fishery Bulletin. 2000. V. 98. Pp. 236–249.
- 120) Briggs J., Dabbs K., Holm M., Lubben J., Rebarber R., Tenhumberg B., Riser-Espinoza D. Structured population dynamics: An introduction to integral modeling // Mathematics Magazine. 2010. V. 83 (4), Pp. 243-257.
- 121) Brook B.W., O’Grady J.J., Chapman P., Burgman M., Akçakaya H.R., Frankham R. Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. // Nature. 2000. V. 404. Pp. 385–387.
- 122) Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Padilla D.K. Changes in the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* within lakes through time. // Hydrobiologia. 2006. V. 571. Pp. 133–146
- 123) Caplat P., Anand M., Bauch C. Symmetric competition causes population oscillations in an individual-based model of forest dynamics. // Ecological Modelling. 2008. V. 211. Pp. 491–500.
- 124) Carlson R.E. A trophic state index for lakes // Limnol. Oceanog. 1977. V. 11. P. 361–369
- 125) Caswell H., Weeks D.E. Two-sex models: Chaos, extinction, and other dynamic consequences of sex. // Am. Nat. 1986. V. 128. Pp. 707-735
- 126) Caughley C. Directions in conservation biology. // J. Animal Ecol. 1994. V. 63, Pp. 215-244.

- 127) Cheng B.S., Komoroske L.M., Grosholz E.D. Trophic sensitivity of invasive predator and native prey interactions: integrating environmental context and climate change. // *Functional Ecology*. 2017. V. 31. I. 3. Pp. 642–652.
- 128) Chow P.L., Tam W.C. Periodic and traveling wave solutions to Volterra-Lotka equations with diffusion. // *Bull. Math. Biology*. 1976. V. 38 (6). Pp. 643–658.
- 129) Cisneros-Mata M.A., Montemayor-López G., Nevárez-Martínez M.O. Modelling deterministic effects of age structure, density dependence, environmental forcing, and shing on the population dynamics of *Sardinops sagax caeruleus* in the Gulf of California. // *The California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report*. 1996. V. 37. Pp. 201–208.
- 130) Clark J.S., Carpenter S.R., Barber M., Collins S., Dobson A., Foley J.A., Lodge D.M., Pascual M., Pielke R. Jr, Pizer W., Pringle C., Reid W.V., Rose K.A., Osvaldo Sala, Schlesinger W.H., Wall D.H., Wear D. Ecological forecasts: an emerging imperative. // *Science*. 2001. V. 293. Pp. 657–660.
- 131) Cleveland W.S. Robust locally weighted regression and smoothing scatterplots. // *Journal of the American Statistical Association*. 1979. V. 74. Pp. 829–836.
- 132) Collette B.B., Banarescu P. Systematics and zoogeography of the fishes of the family Percidae. // *J. Fish. Res. Board Can.* 1977. V. 34 (10). Pp. 1450–1463.
- 133) Conover D.O., Munch S.B. Sustaining fisheries yields over evolutionary time scales. // *Science*. 2002. V. 297. Pp. 94–96.
- 134) Conway G. Man versus pests. In May R., Mclean A. (eds.) *Theoretical ecology. Principles and applications*. // Oxford: Oxford University Press. 1981, pp. 356–386.
- 135) Cook R.M., Sinclair A., Stefansson G. Potential collapse of North Sea cod stocks. // *Nature*. 1997. V. 385. Pp. 521–522.

- 136) Coreau A., Pinay G., Thompson J.D., Cheptou P.-O., Mermet L. The rise of research on futures in ecology: rebalancing scenarios and predictions. // *Ecol. Lett.* 2009. V. 12. Pp. 1277–1286.
- 137) Costantino R.F., Desharnais R.A., Cushing J.M., Dennis B. Chaotic dynamics in an insect population. // *Science*. 1997. V. 275. Pp. 389–391.
- 138) Coulson T., Rohani P., Pascual M. Skeletons, noise and population growth: the end of an old debate? // *Trends in Ecology and Evolution*. 2004. V. 19, Pp. 359–364.
- 139) Cressman R. Complex dynamical behaviour of frequency dependent viability selection: an example. // *J. Theor. Bio.* 1988. V. 130. Pp. 167-173.
- 140) Crutchfield J.P., McNamara B.S. Equations of motion from a data series. // *Complex Syst.* 1987. V. 1. Pp. 417-452.
- 141) Cushing D.H. Population production and regulation in the sea: a fisheries perspective // Cambridge: Cambridge University Press. 1995. 354 p.
- 142) DeAngelis D.L., Goldstein R.L., O'Neill R.V. A model for trophic interaction. // *Ecology*. 1975. V. 56. Pp. 881–892.
- 143) Den Berg V., Rossing W., Grasman J. Contest and scramble competition and the carry-over effect in globodera spp. in potato-based crop rotations using an extended Ricker model. // *Journal of Nematology*. 2006. V. 38(2). Pp. 210-220.
- 144) Deriso R.B. Harvesting strategies and parameter estimation for an age-structured model. // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1980. V. 37. Pp. 268-282
- 145) Dickson R.R., Brander K. Effects of a changing windfield on cod stocks of the North Atlantic. // *Fisheries Oceanography* 1993. V. 2, Pp. 124 -153.
- 146) Dillon P.J., Rigler F.H. The phosphorus chlorophyll relationship in lakes. // *Limnol. Oceanogr.* 1974, V. 19, №. 5, Pp. 767–773.
- 147) Dippner J.W., Heerkloss R., Zbilut J.P. Recurrence quantification analysis as a tool for characterization of non-linear mesocosm dynamics // *Mar Ecol Prog Ser*. 2002. V. 242. Pp. 29–37.

- 148) Dixon P.A., Milicich M.J., Sugihara G. Episodic fluctuations in larval supply. // *Science*. 1999. V. 283. Pp. 1528-1530.
- 149) Dodds W.K., Whiles M.R. *Freshwater ecology: concepts and environmental applications of limnology*. // Elsevier Inc. 2010. 811 p.
- 150) Doebeli M., Ispolatov I. Chaos and unpredictability in evolution. *Evolution*. 2014. V. 68, Pp. 1365–1373.
- 151) Drake J.M., Griffen B.D. Early warning signals of extinction in deteriorating environments. // *Nature*. 2010. V. 467. Pp. 456–459.
- 152) Ebenhoeh H.W. Coexistence of an unlimited number of algal species in a model system // *Theoretical Population Biology*. 1988. V. 34. Pp. 130–144.
- 153) Ebenman B. Niche differences between age classes and intraspecific competition in age structured populations. // *J. Theor. Biol.* 1987. V. 124. Pp. 25-33.
- 154) Eckmann J.P., Kamphorst S.O., Ruelle D. Recurrence plots of dynamical systems. // *Europhysics Letters*. 1987. V. 4. № 9. Pp. 973–977.
- 155) Ellner S., Turchin P. Chaos in a noisy world: new methods and evidence from time-series analysis. // *The American Naturalist*. 1995. V.145 Pp. 343–375.
- 156) Evans M.R. Modelling ecological systems in a changing world. // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2012. V. 367. Pp. 181–190.
- 157) Evans M.R., Bithell M., Cornell S.J., Dall S., Diaz S., Emmott S., Ernande B., Grimm V., Hodgson D.J., Lewis S.L., Mace G.M., Morecroft M., Moustakas A., Murphy E., Newbold T., Norris K.J., Petchey O., Smith M., Travis J.M.J., Benton T.G. Predictive systems ecology. // *Proc. Biol. Sci.* 2013. V. 280. 20131452.
- 158) Evans M.R., Norris K.J., Benton T.G. Predictive ecology: systems approaches. // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2012. V. 367, Pp. 163–169.
- 159) Feigenbaum M. J. Quantitative universality for a class of non-linear transformations. // *J. Stat. Phys.* 1978. V. 19. Pp. 25–52.

- 160) Forsberg C.Z. Die physiologischen Grundlagen der Gewässer Eutrophierung. // Z.f. Wasser- und Abwasser Forsch. 1979. V. 2. №. 2. Pp. 40-45.
- 161) Forster von H., Mora P.M., Amiot L.W. Doomsday: Friday, 13 November, A.D. 2026. // Science. 1960. V. 132. Pp. 1291–1295.
- 162) Fox W.W. An exponential surplus yield model for optimizing in exploited fish populations. Transactions of the American Fisheries Society 1970. V. 99. Pp. 80–88.
- 163) Frankiewicz P., Dabrowski K., Zalewski M., Mechanism of establishing bimodality in a size distribution of age-0 pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.) in the Sulejow reservoir, central Poland. // Annales Zoologici Fennici. 1996. V. 33. Pp. 321-327
- 164) Fromentin J.-M., Myers R.M., Bjørnstad O., Stenseth N.C., Gjørseter J., Christie H. Effects of density-dependent and stochastic processes on the stabilization of cod populations. // Ecology 2001. V. 82. Pp. 567-579.
- 165) Gardini L., Lupini R., Mammana C., Messina M.G. Bifurcation and transition to chaos in the three dimensional Lotka Volterra map. // SIAM. J. Appl. Math. 1987. V. 47. Pp. 455-482.
- 166) Gibson W.T., Wilson W.G. Individual-based chaos: extensions of the discrete logistic model. // J. Theor. Biol. 2013. V. 339, Pp. 84–92.
- 167) 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.
- 168) Gilpin M.E. Spiral chaos in a predator-prey model. // Am. Nat. 1979. V. 113. Pp. 306-308.
- 169) Godfray H.C.J., May, R.M. Open questions: are the dynamics of ecological communities predictable? // BMC Biol., 2014. V. 12: 22.
- 170) Gompertz B. On the nature of the function expressive of the law of mortality, and on a new method of determining the value of life contingencies. // Philosophical Transactions of the Royal Society. 1825. V.27, Pp. 513–585.

- 171) Gouesbet G., Maquet J. Construction of phenomenological models from numerical scalar time series. // *Physica D: Nonlinear Phenomena*. 1992. V. 58, I.1-4, Pp. 202-215.
- 172) Grassberger P. Procaccia I. Measuring the strangeness of strange attractors. // *Physica D: Nonlinear Phenomena*. 1983. V. 9, I. 1-2. Pp. 189-208.
- 173) Grimm V., Railsback S.F. Individual-based Modeling and Ecology. // Princeton University Press. 2005. 485p.
- 174) Guckenheimer J., Oster G., Ipaktchi A. The dynamics of density-dependent population models. // *J. Math. Biol.* 1977. V. 4. Pp. 101-147.
- 175) Hanski I. Metapopulation Ecology. // New York: Oxford University Press. 1999. 202 p.
- 176) Harfoot M.B.J., Newbold T., Tittensor D.P., Emmott S., Hutton J., Lyutsarev V., Smith M.J., Scharlemann J.P.W., Purves D.W. Emergent global patterns of ecosystem structure and function from a mechanistic general ecosystem model. // *PLoS Biol.* 2014. V. 12. e1001841.
- 177) Harris P.H. Phytoplankton Ecology. Structure, Functioning and Fluctuation. // London, N.Y.: Chapman a Hall. 1986. 384 p.
- 178) Hassell M.P. Density-dependence in single-species populations. // *J. Anim. Ecol.* 1975. 45. Pp. 283–296.
- 179) Hassell M.P., Lawton J.H., May R.M. Patterns of dynamical behavior in single species population models. // *J. Anim. Ecol.* 1976. V. 45. Pp. 471-486.
- 180) Hastings A. Age dependent dispersal is not a simple process: Density dependence, stability, and chaos. // *Theoretical Population Biology*. 1992. V. 41(3). Pp. 388-400.
- 181) Hastings A. Complex interactions between dispersal and dynamics: lessons from coupled logistic equations. // *Ecology*. 1993. V. 74, Pp. 1362–1372.
- 182) Hastings A., Hom C., Ellner S., Turchin P., Godfray H.C.J. Chaos in ecology: is mother nature a strange attractor? // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1993. V. 24. Pp. 1-33.

- 183) Hastings A., Powell T. Chaos in a three species food chain. // Ecology 1991. V. 72. Pp. 896-903.
- 184) 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. V. 294. Pp. 602–605.
- 185) Higgins K., Hastings A., Botsford L.W. Density dependence and age structure: nonlinear dynamics and population behavior. // Am. Nat. 1997. V. 149. Pp. 247–269.
- 186) Hillebrand H., Dürselen C.-D., Kirschtel D., Pollinger U., Zohary T. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // J. Phycol. 1999. V. 35. Pp. 403–424.
- 187) Hochberg M.E., Hassell M.P., May R.M. The dynamics of host-parasitoid-pathogen interactions. // Am. Nat. 1990. V. 135. Pp.74-94.
- 188) Holden A.V. (ed.) Chaos. // Princeton: Princeton University. 1986. 332 p.
- 189) Holling C.S. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European Pine Sawfly. // Canadian Entomologist. 1959. V. 91, Pp. 293-320.
- 190) Hudson L., Reuman D. A cure for the plague of parameters: constraining models of complex population dynamics with allometries. // Proc. Biol. Sci. 2013. V. 280. 20131901.
- 191) Huffaker C.B., Experimental studies on predation: Dispersion factors and predator-prey oscillations. // Hilgardia. 1958. V. 27. Pp.795–835.
- 192) Hülsmann S., Rinke K., Mooij W.M. A quantitative test of the size efficiency hypothesis by means of a physiologically structured model. // Oikos 2005. V. 110. Pp. 43–54.
- 193) Huxley J.S. Problems of Relative Growth. // Methuen, London 1932.
- 194) Hyenstrand P., Blomqvist P., Pettersson A. Factors determining cyanobacterial success in aquatic systems – a literature review // Archiv für Hydrobiologie. Spec. Issues: Advances in Limnology. 1998. V. 51. Pp. 41-62.

- 195) Inoue M., Kamifukimoto H. Scenarios leading to chaos in a forced Lotka-Volterra model. // Prog. Theor. Phys. 1984. V. 71. Pp. 930-937.
- 196) Kahilainen K.K., Malinen T., Lehtonen H. Polar light regime and piscivory govern diel vertical migrations of planktivorous fish and zooplankton in a subarctic lake. // Ecology of freshwater fish. 2009. V.18. I. 3. Pp 481-490.
- 197) Kaitala V., Ranta E., and Lindström J., Cyclic population dynamics and random perturbations. J. Animal Ecol. 65, 249-251 (1996).
- 198) Kaitala V., Ylikarjula J., Hein M, Non-unique population dynamics: basic patterns. // Ecol. Model. 2000. V. 135. Pp. 127–134.
- 199) Kaneko K., Tsuda I. Complex Systems: Chaos and Beyond. // NY: Springer. 2000. 273 p.
- 200) Kantz H., Schreiber T. Nonlinear Time Series Analysis. // Cambridge: Cambridge University. 1997.
- 201) Kaplan D., Glass L. Understanding nonlinear dynamics (Texts in Applied Mathematics). // NY: Springer. 1995. 420 p.
- 202) Kaufmann S.A., Jonsen S. Coevolution to the edge of chaos: coupled fitness landscapes, poised states, and coevolutionary avalanches. // J. Theor. Biology. 1990. V. 149. Pp. 467–505.
- 203) King A.A., Desharnais R.A., Henson S.M., Costantino R.F., Cushing J.M., Denis B., Random perturbations and lattice effects in chaotic population dynamics. // Science. 2002. V. 297. Pp. 2163.
- 204) Kingsland S.E. Modeling Nature. // Chicago: The University of Chicago Press, 1995. 315 p.
- 205) Klebanoff A., Hastings A. Chaos in three species food chains. // J. Math. Biol. 1994. V. 32. Pp. 427-451.
- 206) Kolmogorov A.N., Petrovsky I.G., Piskunov, N.S. Etude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique. // Moscow: Univ. Math. Bull. 1937. V. 1, Pp. 1–25.
- 207) 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. V. 17. Pp. 1337–1344.

208) Kot M. Diffusion-driven period-doubling bifurcations. // *Biosystems*. 1989. V. 22(4). Pp. 279-287.

209) Kot M. Discrete-time travelling waves: Ecological examples // *J. Math. Biol.* 1992. V. 30. Pp. 413-436.

210) Kot M. *Elements of Mathematical Ecology*. // Cambridge: Cambridge University Press. 2001.

211) Kot M., Saylor G.S., Schultz T.W. Complex dynamics in a model microbial system. // *Bull. Math. Biol.* 1992. V. 54, Pp. 619-648.

212) Kot M., Schaffer W.M., Truty G.L., Graser D.J., Olsen L.F. Changing criteria for imposing order. // *Ecological Modelling*. 1988. V. 43 (1-2). Pp. 75-110.

213) Kowalska A., Demska-Zakęś K., Zakęś Z. The impact of feeding on the results of rearing larval pikeperch, *Sander lucioperca* (L.), with regard to the development of the digestive tract. // *Electronic J. Polish Agricultural Univ.* 2006. V. 9(2). № 5.

214) Kravtsov Y.A., Kadtke J.B. (Eds.) *Predictability of Complex Dynamical Systems*. // NY: Springer. 1996. 234 p.

215) Lappalainen J., Olin M., Vinni M. Pikeperch cannibalism: effects of abundance, size and condition // *Annales Zoologici Fennici*. 2006. V. 43. Pp. 35–44.

216) Lefkovitch L.P. The study of population growth in organisms grouped by stages // *Biometrics*. 1965. V. 21. P. 1-18.

217) Leslie P.H. On the use of matrices in certain population mathematics. // *Biometrika*, 1945. V. 33. №3, p.183-212.

218) Levin S.A. Age structure and stability in multiple-age populations. // *Renewable Resource Management. Lecture Notes in Biomath.* 1981. V. 40. Pp. 21-45.

219) Levin S.A., Goodyear C. Analysis of an age-structured fishery model. // *J. Math. Biol.* 1980. V. 9. Pp. 245-274.

220) Li W.-C. Application of Leslie matrix models to wild turkey populations. // Raleigh: North Carolina State University, Department of Statistics Biomathematics Graduate Program. 1994. 39 p.

221) Lighthill J. The recently recognised failure of predictability in Newtonian dynamics. // Proceedings of the Royal Society of London A. 1986. V. 407, Pp. 35-50.

222) Logofet D.O. Convexity in projection matrices: projection to a calibration problem // Ecological Modelling. 2008. V. 216. P. 217-228.

223) Lorenz E.N. A study of the predictability of a 28-variable atmospheric model. //Tellus, 1965. V. 17. Pp. 321–333.

224) Lorenz E.N. Deterministic nonperiodic flow. // Journal of the Atmospheric Sciences. 1963. V.20 (2). Pp. 130–141.

225) Lotka A.J. Elements of Physical Biology, 1925. Reprinted by Dover in 1956 as Elements of Mathematical Biology. // NY: Dover Publications. 495 p.

226) Malchow H. Nonequilibrium structures in plankton dynamics. Ecological Modelling 1994. V. 75/76. Pp. 123–134.

227) Malchow H. Spatio-temporal pattern formation in nonlinear non-equilibrium plankton dynamics. Proceedings of the Royal Society of London B. 1993. V. 251. Pp. 103–109.

228) Malchow H., Medvinsky A.B., Petrovskii S.V. Patterns in models of plankton dynamics in a heterogeneous environment. / In: Seuront, L., Strutton, P.G. (Eds.), Handbook of Scaling Methods in Aquatic Ecology. // CRC, Boca Raton. 2004. pp. 401–410.

229) Malchow H., Petrovskii S.V., Medvinsky A.B. Numerical study of planktonfish dynamics in a spatially structured and noisy environment. // Ecological Modelling. 2002. V. 149. Pp. 247–255.

230) Malchow H., Petrovskii S.V., Medvinsky A.B. Patterns formation in models of plankton dynamics. A synthesis. // Oceanologica Acta. 2001. V. 24. Pp. 479–487.

231) Maquet J., Letellier C., Aguirre L.A. Global models from the Canadian lynx cycles as a direct evidence for chaos in real ecosystems. // Journal of Mathematical Biology. 2007. V. 55. Pp. 21-39.

232) Marshall T.R. Morphological, physiological, and ethological differences between walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) and pikeperch (*S. lucioperca*). // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 1977. V. 34. Pp. 1515-1523.

233) Marwan N., Romano M.C., Thiel M., Kurths J. Recurrence plots for the analysis of complex systems. // Physics Reports. 2007. V. 438. Pp. 237-329.

234) May R.M. Biological Populations with non-overlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. // J. Theor. Biol. 1974. V. 51. Pp. 511-524.

235) May R.M. Regulation of populations with nonoverlapping generations by microparasites: A purely chaotic system. // Am. Nat. 1985. V. 125. Pp. 573-584.

236) May R.M. Simple mathematical models with very complicated dynamics. // Nature. 1976. V. 261. Pp. 459-467.

237) May R.M. Simple mathematical models with very complicated dynamics. // Nature. 1976. V.261. Pp. 459–467.

238) May R.M., Anderson R.M. Epidemiology and genetics in the coevolution of parasites and hosts. // Proc. Roy. Soc. London Ser. B. 1983. V. 219. Pp. 281-313.

239) May R.M., Oster G.F. Bifurcations and dynamic complexity 1n simple ecological models. // Am. Nat. 1976. V.110. Pp. 573-599.

240) Mayer C.M., Keats R.A., Rudstam L.G., Mills E.L. Scale-dependent effects of zebra mussels on benthic invertebrates in a large eutrophic lake. // Journal of the North American Benthological Society 2002. V. 21, № 4. Pp. 616-633.

241) McLaren I.A. Natural Regulation of Animal Populations. // Routledge. 2017. 195 p.

242) Medvinsky A.B., Petrovskii S.V., Tikhonova I.A., Malchow H., Li B.-L. Spatiotemporal complexity of plankton and fish dynamics. // SIAM Review 2002. V. 44. Pp. 311–370.

243) Medvinsky A.B., Petrovskii S.V., Tikhonova I.A., Venturino E., Malchow H., Ivanitsky G.R. Chaos and regular dynamics in model multi-habitat plankton-fish communities. // J. Biosciences. 2001a. V. 26. Pp. 109-120.

244) Medvinsky A.B., Rusakov A.V. Chaos and order in stateless societies: Intercommunity exchange as a factor impacting the population dynamical patterns // Chaos, Solitons and Fractals. 2011. V. 44. Pp. 390-400.

245) 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. 2001b. V. 64. Pp. 021915 – 021922

246) Medvinsky A.B., Tikhonova I.A., Petrovskii S.V., Malchow H., Venturino E. Chaos and order in spatially structured plankton dynamics. // Nonlinear Dynamics in the Life and Social Sciences. 2001c. V. 320. Pp. 383-397.

247) Mills E.L., Casselman J.M., Dermott R., Fitzsimons J.D., Gal G., Holeck K. T., Hoyle J.A., Johannsson O.E., Lantry B.F., Makarewicz J.C., Millard E.S., Munawar I.F., Munawar M., O'Gorman R., Owens R.W., Rudstam L.G., Schaner T., Stewart T.J. Lake Ontario: food web dynamics in a changing ecosystem (1970 - 2000). // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2003. V. 60(4). Pp. 471-490.

248) Morozov A., Petrovskii S., Li B.-L. Spatiotemporal complexity of patchy invasion in a predator-prey system with the Allee effect. // J. Theor. Biol. 2006. V. 238. Pp. 18–35.

249) Morris W.F. Problems in detecting chaotic behavior of natural populations by fitting simple discrete models. // Ecology. 1990. V. 71. Pp. 1849-1862.

250) Moss B. Ecology of freshwaters: Earth's bloodstream. // John Wiley & Sons Ltd. 2018. 544 p.

- 251) Murdoch W.W., Oaten A. Predation and population stability. // *Advances in Ecological Research* 1975. V.9. Pp. 1–131.
- 252) Musielak Z.E., Musielak D.E. High-dimensional chaos in dissipative and driven dynamical systems. // *Int. J. Bifurcation Chaos*. 2009. V. 19. Pp. 2823–2869.
- 253) Neubert M.G., Kot M. The subcritical collapse of predator-prey models. // *Math. Biosci.* 1992. V. 110. Pp. 45-66.
- 254) Newsome G.E., Aalto S.K. An egg-mass census method for tracking fluctuations in yellow perch (*Perca flavescens*) populations. // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1987. V. 44. Pp. 1221– 1232.
- 255) Nicholson A.J., Bailey V.A. The Balance of Animal Populations.—Part I. // *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1935. V. 105. Pp. 551–598.
- 256) Nisbet R.M., Gurney W.S.C. A simple mechanism for population cycles. // *Nature*. 1976. V. 263(5575). Pp.319 –320.
- 257) Nisbet R.M., Gurney W.S.C. Modelling fluctuating populations. // John Wiley & Sons Ltd. 1982. 394 p.
- 258) Olsen L.F., Schaffer W.M. Chaos versus noisy periodicity: alternative hypotheses for childhood epidemics. // *Science*. 1990. V. 249(4968). Pp. 499-504.
- 259) Olsen L.F., Truty G.L., Schaffer W.M. Oscillations and chaos in epidemics: a nonlinear dynamic study of six childhood diseases in Copenhagen, Denmark. // *Theor Popul Biol*. 1988. V. 33(3). Pp. 344-70.
- 260) Ott E. Chaos in Dynamical Systems. // Cambridge: Cambridge University, 2002.
- 261) Ottersen G., Sundby S. Effects of temperature, wind and spawning stock biomass on recruitment of Arcto-Norwegian cod. // *Fisheries Oceanography*. 1995. V. 4. Pp. 278-292.
- 262) Pascual M. Diffusion induced chaos in a spatial predator-prey system. // *Proceedings of the Royal Society of London*. 1993. V. 251. Pp. 1-7.

- 263) Pascual M., Mazzega P. Quasicycles revisited: apparent sensitivity to initial conditions // Theoretical population biology. 2003. V. 64. №. 3. Pp. 385-395.
- 264) Pavlov S., Kevrekidis I.G. Microbial predation in a periodically operated chemostat: a global study of the interaction between natural and externally imposed frequencies. // Math.Biosciences. 1992. V. 108. Pp. 1-55.
- 265) Perry J.N., Smith R.H., Woiwod I.P., Morse D.R. (eds.) Chaos in real data. The analysis of nonlinear dynamics from short ecological time series. // Dordrecht, The Netherlands: Kluwer. 2000.
- 266) 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. V. 76. P. 94–104.
- 267) Petchey O.L., Pontarp M., Massie T.M., Kéfi S., Ozgul A., Weilenmann M., Palamara G.M., Altermatt F., Matthews B., Levine J.M., Childs D.Z., McGill B.J., Schaepman M.E., Schmid B., Spaak P., Beckerman A.P., Pennekamp F., Pearse I.S. The ecological forecast horizon, and examples of its uses and determinants. // Ecology Letters. 2015. V. 18. Pp. 597-611.
- 268) Petrovskii S.V., Li, B.-L. Exactly Solvable Models of Biological Invasion. // Chapman & Hall/CRC, Boca Raton. 2006.
- 269) Petrovskii S.V., Malchow H. A minimal model of pattern formation in a prey–predator system. // Math. Computer. Modelling. 1999, V. 29. Pp. 49–63.
- 270) Poincaré J.H. Sur le problème des trois corps et les équations de la dynamique // Acta Mathematica. 1890. V. 13 1-270.
- 271) Popova O.A., Sytina L.A. Food and Feeding Relations of Eurasian Perch (*Perca fluviatilis*) and Pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in Various Waters of the USSR. // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 1977. V. 34. № 10. Pp. 1559-1570.
- 272) Purves D., Pacala S. Predictive models of forest dynamics. Science. 2008. V. 320. Pp. 1452–1453.

- 273) Purves D., Scharlemann J., Harfoot M., Newbold T., Tittensor D., Hutton J., Emmott S. Ecosystems: time to model all life on earth. // *Nature*. 2013. V. 493. Pp. 295–297.
- 274) Rensch B. *Evolution Above the Species Level*. // Translation, Columbia University Press, New York. 1960a.
- 275) Rensch B. *The laws of evolution after Darwin*. // University of Chicago Press, Chicago. 1960b.
- 276) Rényi A. *Probability Theory* // Amsterdam: North-Holland, 1970.
- 277) Ricker W.E. (Ed.) *Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters*. // Oxford and Edingburgh: Blackwell Scientific Publ. 1968. 313 pp.
- 278) Ricker W.E. Stock and Recruitment. // *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 1954. V. 11(5). Pp. 559–623.
- 279) Rinaldi S., Muratori S. Conditioned chaos in seasonally perturbed predator-prey models. // *Ecological Modelling*. 1993. V. 69 (1-2), Pp. 79-97.
- 280) Rinaldi S., Muratori S., Kuznetsov Y. Multiple attractors, catastrophes and chaos in seasonally perturbed predator-prey communities. // *Bulletin of mathematical Biology*. 1993. V. 55 (1). Pp. 15-35.
- 281) Rinke K., Hülsmann S., Mooij W.M. Energetic costs, underlying resource allocation patterns, and adaptive value of predator-induced life-history shifts // *Oikos*. 2008. V. 117. Pp. 273–285.
- 282) 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. V. 186. Pp. 326–344.
- 283) Roberts C.M., Hawkins J.P., Gell F.R. The role of marine reserves in achieving sustainable fisheries. // *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*. 2005. V. 360. Pp. 123–132.
- 284) Roques L., Chekroun M.D. Probing chaos and biodiversity in a simple competition model. // *Ecol. Complex*. 2011. V. 8, Pp. 98–104.

- 285) Rosenstein M.T., Collins J.J., De Luca C.J. A practical method for calculating largest Lyapunov exponents from small data sets. // *Physica D*. 1993. V. 65. Pp. 117–134
- 286) Rosenzweig M.L., MacArthur R. H. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interaction. *American Naturalist*. 1963. V. 97. Pp. 209–223
- 287) Schaffer W.M. Can nonlinear dynamics elucidate mechanisms in ecology and epidemiology? // *IMA J Math Appl Med Biol*. 1985. V. 2(4). Pp. 221–52.
- 288) Schaffer W.M., Kot M. Nearly one dimensional dynamics in an epidemic. // *J Theor Biol*. 1985. V. 112(2). Pp. 403–27.
- 289) Schaffer W.M., Olsen L.M., Truty G.L., Fulmer S.L. The case for chaos in childhood epidemics. / In: *The Ubiquity of Chaos*, S. Krasner, ed., // Washington, D.C., AAAS. 1990. Pp. 138–166.
- 290) Scheffer M. Should We Expect Strange Attractors Behind Plankton Dynamics - and if So, Should We Bother. // *Journal of Plankton Research* 1991. V. 13, № 6. Pp. 1291–305.
- 291) Scheuring I., Domokos G. Only noise can induce chaos in discrete populations. // *Oikos*. 2007. V. 116. Pp. 361–366.
- 292) Schoen R. *Dynamic Population Models*. // Springer, Dordrecht. 2006. 251 p.
- 293) SCOR-UNESCO Working group №17. Determination of photosynthetic pigments in sea-water, in *Monographs on Oceanologic Methodology* // Paris, UNESCO. 1966. Pp. 9–18.
- 294) Seferian R., Bopp L., Gehlen M., Swingedouw D., Mignot J., Guilyardi E., Servonnat J. Multiyear predictability of tropical marine productivity. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2014. V. 111, Pp. 11646–11651.
- 295) Segel L.A., Jackson J.L. Instability of a layer of chemotactic cells, attractant and degrading enzyme// *J. Theor. Biol.*, 1972. №3 p. 399–415.

- 296) Shaman J., Karspeck A. Forecasting seasonal outbreaks of influenza. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2012. V. 109. Pp. 20425–20430.
- 297) Snell T.W., Serra M. Dynamics of natural rotifer populations. // *Hydrobiologia*. 1998. V. 368. Pp. 29-35.
- 298) Solé R.V., Bascompte J., *Self-Organization in Complex Ecosystems*. // Princeton: Princeton University. 2006. 372 p.
- 299) Spray C., Sutherland W., Armstrong-Brown S., Armsworth P., Brereton T., Brickland J., Campbell C., Chamberlain D., Cooke A., Dusic N.R., Fitton M., Freckleton R., Godfray H.C.J., Grout N.H., Harvey J.H., Hedley C., Hopkins J., Kift N.B., Kirby J.S., Dulvy N. et al. The identification of 100 ecological questions of high policy relevance in the UK. // *Journal of Applied Ecology*. 2006. V. 43. Pp. 617–627.
- 300) Stenseth N.C., Bjørnstad O.N., Falck W., Fromentin J.M., Gjøsæter J., Gray J.S. Dynamics of coastal cod populations: intra- and intercohort density-dependence and stochastic processes. // *Proc. Royal Soc. London, Ser. B*. 1999. V. 266. Pp. 1645-1654.
- 301) 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. V. 325. Pp. 227–241.
- 302) Strayer D.L., Malcom H.M. Shell decay rates of native and alien freshwater bivalves and implications for habitat engineering. // *Freshw Biol*. 2007. V. 52. Pp. 1611–17.
- 303) Sutherland W.J. Predicting the ecological consequences of environmental change: a review of the methods. // *J. Appl. Ecol*. 2006. V. 43. Pp. 599–616.
- 304) Tahvonen O: Age-structured optimization models in fisheries economics: a survey, *Optimal Control of Age-structured Populations in Economy, Demography, and the Environment*” R. Boucekkine, N. Hritonenko, and Y. Yatsenko, (eds.), Series “Environmental Economics”, Routledge (Taylor & Francis, UK) 2010.

- 305) Takens F. Detecting strange attractors in turbulence. / In D. A. Rand and L.-S. Young. Dynamical Systems and Turbulence, Lecture Notes in Mathematics. // Springer-Verlag. 1981. V. 898. pp. 366–381.
- 306) Takeuchi Y., Adachi N. Existence and bifurcation of stable equilibrium in two-prey, one predator communities. // Bull. Math. Biol. 1983. V. 45. Pp. 877-900.
- 307) Tallis H.M., Kareiva P. Shaping global environmental decisions using socio-ecological models. // Trends Ecol. Evol. 2006. V. 21. Pp. 562–568.
- 308) Tanabe K., Namba T. Omnivory creates chaos in simple food web models. // Ecology. 2005. V. 86(12). Pp. 3411–3414.
- 309) Thomas W.R., Pomerantz M.J., Gilpin M.E. Chaos, asymmetric growth and group selection for dynamical stability. // Ecology. 1980. V. 61. Pp. 1312–1320.
- 310) Timan D., Wedin D. Oscillation and chaos in the dynamics of the perennial grass. // Nature. 1991. V. 73. Pp. 289-305.
- 311) Treasurer J.W. Estimates of egg and viable embryoproduction in a lacustrine perch, *Perca fluviatilis*. // Environmental Biology of Fishes. 1983. V. 8/1. Pp. 3–16.
- 312) Tundisi J.G., Matsumura-Tundisi T. Limnology. // CRC Press. Taylor & Francis Group. 2011. 866 p.
- 313) Turchin P. Complex Population Dynamics. A Theoretical/Empirical Synthesis // Princeton: Princeton University. 2003.
- 314) Turchin P., Ellner S.P. Living on the edge of chaos: population dynamics of Fennoscandian voles. // Ecology. 2000. V. 81, Pp. 3099–3116.
- 315) Ullrich D. Great lakes fishery commission // US Senate. 2017
- 316) Upadhyay R.K., Kumari N., Rai V. Modeling spatiotemporal dynamics of vole populations in Europe and America. // Mathematical Biosciences. 2010. V. 223. Pp. 47-57
- 317) Urho L. Characters of larvae — what are they? // Folia Zoologica. 2002. V. 51. Pp. 161–186.

- 318) Vandermeer J. Indirect and diffuse interactions: complicated cycles in a population embedded in a large community. // J. Theor. Biol. 1990. V. 142. Pp. 429-442.
- 319) Verhulst P.F. Notice sur le loi que la population suit dans son accroissement. // Correspondences des Mathématiques et Physiques. 1838. V. 10. Pp. 113–121.
- 320) Volterra V. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. // Nature. 1926. V. 118. Pp. 558-560.
- 321) Volterra V. Leçons sur la theori mathematique de la lutte pour la vie, Paris: Gauthier-Villars, 1931. Перевод Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование, М.: Наука, 1976 с дополнением.
- 322) Willemsen J. Population dynamics of percids in Lake IJssel and some smaller lakes in the Netherlands. // Journal of the Fisheries Board of Canada 1977. V. 34(10). Pp. 1710-1719.
- 323) Wilson E.O. The diversity of life. // London: Penguin Press. 1992.
- 324) Wollrab S., Diehl S., De Roos A.M. Simple rules describe bottom-up and top-down control in food webs with alternative energy pathways. // Ecol. Lett. 2012. V. 15. Pp. 935–946.
- 325) Wright R.T. Environmental Science: Toward a Sustainable Future. 10 edition // Jones & Bartlett Publishers. 2007. 700 p.
- 326) Yodzis P. Introduction to theoretical ecology. //NY: Harper and Row. 1989.
- 327) Zakeś Z., Szkudlarek M., Woźniak M., Demska-Zakeś K., Czerniak S. Effects of feeding regimes on growth, within-group weight variability, and chemical composition of the juvenile zander, *Sander lucioperca* (L.) body. // Electronic J. Polish Agricultural Univ. 2003. V. 6(1). № 4.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1.

Отбор проб проводили в местах постоянных наблюдений в глубоководной зоне озер с помощью двухлитрового батометра Рутнера один–три раза в месяц во время вегетационного сезона. В зависимости от погодных условий первый отбор проводили в апреле или мае, последний – в октябре. Пробы воды отбирали из шести горизонтов (0,5; 3; 6; 8; 12 и 16 м) в оз. Нарочь, четырех горизонтов (0,5; 4; 7 и 9 м) в оз. Мястро и трех горизонтов (0,5; 3 и 5 м) в оз. Баторино. Воду из всех горизонтов смешивали для получения интегральной пробы, отражающей средний состав озерной воды. Объем воды каждого горизонта в интегральной пробе был пропорционален доле, которую составляет данный слой в общем водном объеме озера в соответствии с данными батиметрии.

Образцы объемом 0,5 литров для фитопланктона и 10 литров для зоопланктона были отобраны из каждой интегральной пробы. Образцы фитопланктона фиксировали с помощью раствора Утермеля в модификации Т. М. Михеевой (Михеева, 1989). Затем пробы осаждались в полной темноте не менее одной недели, концентрировались до 100-150 мл, отделяя всю лишнюю воду с помощью силиконового или резинового сифона, покрытого двухслойным шелковым ситом с сеткой 77 мкм. Полученный концентрат разливали в планктонные склянки и давали отстояться не менее 2-3 суток. Затем оставшуюся воду откачивали с помощью медицинского шприца с тонкой виниловой трубкой в конце. Конечный объем пробы составлял 15-30 мл в зависимости от густоты осадка.

Для анализа образцов фитопланктона был использован световой микроскоп Axio Lab производства Carl Zeiss. Плотность фитопланктона выражалась в количестве клеток (число организмов для одноклеточных видов и число клеток для нитей и колоний) на литр. Мелких представителей фитопланктона подсчитывали в камере Фукса – Розенталя объемом 3,2 мм³. Подсчет крупных организмов (*Ceratium*, *Asterionella*, *Melosira*, *Aulacoseira*, *Tabellaria*, *Fragilaria*, *Microcystis*, *Coelosphaerium*, *Anabaena* и др.) проводили в

камере объемом 1 мл, а наиболее крупных из них, таких как *Gloeotrichia echinulata*, *Volvox*, считали в камере Богорова, просматривая весь объем сконцентрированной пробы.

Оценку биомассы организмов проводили «методом истинных объемов» (Киселев, 1969), приравнивая клетку или организм к определенным геометрическим фигурам (эллипсоид, сфера, штанга, конус и т.д.) (Hillebrand et al., 1999; Михеева, 1999). Удельный вес планктонных организмов принимали равным единице. Общую биомассу фитопланктона находили суммированием биомасс отдельных представителей. Колебания общей биомассы фитопланктона (в г сырого вещества на м³) приведены в таблице 9 Приложения 2.

Пробы зоопланктона процеживали через планктонную сеть Апштейна с длиной стороны ячейки, равной 64 мкм. Полученный осадок объемом 150 мл сливали в пластиковые бутылки, фиксировали в 4 % растворе формалина и отстаивали не менее 10 суток. С помощью сифона, затянутого синтетическим ситом со стороной ячейки 55 мкм, декантировали верхний слой, не взмучивая осадок, и доводили объем пробы до 50 мл. Из неё с помощью дозатора отбирали по 2–6 мл (в зависимости от концентрации взвеси в пробе) и проводили качественный и количественный анализ с помощью бинокля Zeiss Stemi 2000 и микроскопа Zeiss Axio Lab. Количество организмов учитывали в двух повторностях для каждой пробы в чашке Петри диаметром 40 мм с нанесенным на дно рисунком в виде счетной сетки. Размеры организмов измеряли с помощью окуляр-микрометра. Массу тела рачков *Cladocera* и *Copepoda* определяли расчетным методом в соответствии со степенными уравнениями зависимости массы тела от его длины (Балушкина, Винберг, 1979). Массу коловраток находили, приравнивая форму их тела к определенным геометрическим фигурам (Балушкина, Винберг, 1979). Удельный вес представителей зоопланктона принимали равным единице. Общую биомассу зоопланктона находили суммированием биомасс

отдельных представителей. Колебания общей биомассы зоопланктона (в г сырого вещества на м³) приведены в таблице 10 Приложения 2.

Окончательный набор данных был подготовлен для построения временных рядов, показанных на рисунке 47. Временные ряды были получены в результате объединения ежегодно регистрируемых данных в единые наборы (по каждому из Нарочанских озер).

Взвесь для определения содержания хлорофилла *a* (без коррекции на присутствие феопигментов) собирали на фильтрах Synpor (1978–1981 гг.) и на ядерных фильтрах Nucleopor (1982–2013 гг.) с диаметром пор 1,5 мкм. Анализ проводили спектрофотометрическим методом после экстракции пигментов 90% ацетоном. Расчет концентрации хлорофилла *a* проводили согласно методике, представленной в работе (SCOR-UNESCO Working group №17, 1966). Динамика концентрации хлорофилла *a* (в мкг/л) приведены в таблице 8 Приложения 2.

Прозрачность воды определяли по белому диску Секки диаметром 30 см. Общее содержание азота определяли в нефильтрованной воде мокрым сжиганием по методу Кьельдаля или путем окисления проб с персульфатом калия в автоклаве, а общее содержание фосфора – окислением проб с персульфатом калия в кислой среде на водяной бане (Лурье, 1973; Семенов, 1977).

ПРИЛОЖЕНИЕ 2.

Таблица 7. Значения параметров модели (65)-(84).

$r_0=6.3-6.9$	$Z_{\max}=8.2 \times 10^{12}$	$M_1=0.85$	$M_2=0.5$	$M_{111}=1 \times 10^7$
$M_{121}=7 \times 10^6$	$M_{212}=1 \times 10^7$	$M_{222}=7 \times 10^6$	$C_{z111}=1 \times 10^{13}$	$C_{z121}=2.7 \times 10^{12}$
$C_{z212}=2 \times 10^{12}$	$C_{z222}=1 \times 10^{12}$	$M_{mz1}=1 \times 10^{-9}$	$M_{mz2}=1 \times 10^{-8}$	$\tau_1=2$
$\tau_2=5$				
Популяция N_1				
$p_1=441$	$F_{11}=0.2$	$F_{12}=0.095$	$F_{1123}=0.08$	$F_{1223}=0.08$
$C_{1123}=150$	$C_{1223}=500$	$\beta_{11}=0.85$	$\beta_{12}=0.85$	$M_{m111}=0.26$
$M_{m121}=0.24$	$C_{m11z1}=3.8 \times 10^6$	$C_{m12z2}=3.8 \times 10^5$	$\omega_{cr11}=0.1$	$\omega_{cr12}=2.5$
$\nu_1^1 = 0.2$	$\nu_1^2 = 0.22$			
Популяция N_2				
$p_2=10080$	$F_{21}=0.2$	$F_{22}=0.05$	$F_{23}=0.05$	$\beta_{21}=0.6$
$\beta_{22}=0.37$	$\beta_{23}=0.3$	$M_{m112}=0.26$	$M_{m222}=0.24$	$M_{m3}=6.8$
$C_{m21z1}=4 \times 10^6$	$C_{m22z2}=4 \times 10^5$	$C_{m1123}=5000$	$C_{m1223}=5000$	$\omega_{cr21}=0.1$
$\omega_{cr22}=1$	$\omega_{cr23}=40$	$\nu_2^1 = 0.35$	$\nu_2^2 = 0.36$	$\nu_2^3 = 0.37$

Таблица 8. Динамика концентрации хлорофилла *a* в период с мая 1978 г. по октябрь 2013 г. в Нарочанских озёрах, мкг/л.

Водоём месяц год	оз. Нарочь	Оз. Мястро	Оз. Баторино
V 1978	6,00		
VI 1978		25,31	
VII 1978	4,95	26,28	60,73
VIII 1978	3,79	26,28	62,48
IX 1978	6,22	37,02	47,88
X 1978	6,51	21,72	38,40
V 1979	6,68	16,10	54,22
VI 1979	2,17	13,40	45,86
VII 1979	3,24	15,20	73,10
VIII 1979	4,27	30,00	93,57
IX 1979	7,11	28,78	98,48
X 1979	5,79	21,80	36,30
V 1980	7,30	21,39	35,02

VI 1980	1,35	7,91	
VII 1980	1,89	28,98	55,22
VIII 1980	4,90	29,07	81,14
IX 1980		56,27	
X 1980	12,80	19,68	119,68
V 1981	2,68	14,23	41,60
VI 1981	1,54	13,57	27,60
VII 1981	1,61	5,30	33,75
VIII 1981	1,78	23,35	58,43
IX 1981		60,72	75,00
X 1981	5,78	23,32	34,63
V 1982	3,94	12,50	12,54
VI 1982	1,22	14,60	17,95
VII 1982	1,58	10,90	23,57
VIII 1982	4,66	25,60	47,19
IX 1982	3,69	23,50	57,78
X 1982	6,01	25,20	26,55
V 1983	2,50	13,07	14,96
VI 1983	3,66	17,57	22,31
VII 1983	2,89	13,80	82,96
VIII 1983	5,58	38,13	116,40
IX 1983	10,57	63,33	164,10
X 1983	9,29	28,46	74,60
V 1984	8,06	19,40	35,97
VI 1984	2,82	14,40	115,30
VII 1984	1,66	19,10	42,23
VIII 1984	5,69	29,90	58,10
IX 1984	9,95	34,63	70,64
X 1984	7,14	18,05	51,86
V 1985	5,88	12,37	29,73
VI 1985	3,07	8,41	78,89
VII 1985	4,32	12,60	53,28
VIII 1985	4,20	18,63	60,98
IX 1985	9,11	24,20	58,26
X 1985	9,09	17,87	26,79
V 1986	3,61	17,04	12,45
VI 1986	1,37	9,72	27,03
VII 1986	4,52	14,13	30,75
VIII 1986	3,61	13,94	59,91
IX 1986		24,40	
X 1986	2,23	7,40	15,56
V 1987	4,99	15,09	24,83

VI 1987	3,44	15,40	45,54
VII 1987			
VIII 1987	3,93	29,91	36,40
IX 1987	5,71	14,72	32,57
X 1987	4,63	12,81	27,44
V 1988	12,10	15,79	18,68
VI 1988	1,70	5,47	26,72
VII 1988	1,91	3,89	18,29
VIII 1988	3,89	23,71	36,72
IX 1988	5,98	14,73	29,50
X 1988	5,62	21,56	22,10
V 1989	2,00	7,38	8,74
VI 1989	2,34	13,13	32,05
VII 1989	6,14	10,76	31,00
VIII 1989	7,87	16,31	30,16
IX 1989	6,59	5,01	21,12
X 1989	6,65	1,36	22,07
V 1990	2,13	1,92	12,32
VI 1990	1,53	8,36	16,63
VII 1990	2,21	3,11	20,79
VIII 1990	2,90	7,72	22,40
IX 1990	6,89	3,92	18,76
X 1990	2,93	10,56	13,20
V 1991	2,62	1,00	8,56
VI 1991	2,56	0,81	11,02
VII 1991	2,03	12,82	12,10
VIII 1991	2,37	8,00	14,10
IX 1991	2,52	4,35	12,44
X 1991	1,58	1,48	7,76
V 1992	1,23	1,00	8,89
VI 1992	0,57	4,00	6,19
VII 1992	1,03	8,90	11,27
VIII 1992	2,87	14,00	13,06
IX 1992	3,80	9,12	
X 1992	2,90	6,03	3,30
V 1993	0,79	3,07	15,96
VI 1993	0,89	1,55	12,40
VII 1993	0,57	4,78	5,17
VIII 1993	1,41	3,52	8,96
IX 1993	2,24	2,65	9,64
X 1993	1,16	1,81	2,76
V 1994	0,98	0,53	13,27

VI 1994	0,68	0,94	16,64
VII 1994	0,71	3,97	7,26
VIII 1994	1,72	3,64	25,40
IX 1994	4,00	2,34	9,98
X 1994	1,44	1,11	6,94
V 1995	1,31	1,03	6,07
VI 1995	0,76	1,51	11,45
VII 1995	0,94	17,40	11,26
VIII 1995	1,25	3,48	12,13
IX 1995	1,54	3,51	13,51
X 1995	1,57	2,87	13,25
V 1996	1,37	2,53	7,18
VI 1996	1,44	1,68	7,71
VII 1996	0,78	6,68	14,49
VIII 1996	1,34	5,59	9,12
IX 1996	1,68	2,60	16,70
X 1996	1,39	4,04	5,52
V 1997	1,06	2,10	4,70
VI 1997	0,26	0,73	4,06
VII 1997	0,66	4,59	7,43
VIII 1997	1,05	5,76	7,58
IX 1997	1,39	5,63	9,00
X 1997	1,52	3,33	6,60
V 1998	1,29	2,69	5,68
VI 1998	1,22	2,32	12,96
VII 1998	1,49	7,07	9,50
VIII 1998	2,26	7,88	9,80
IX 1998	1,57	6,11	11,15
X 1998	1,65	2,55	6,45
V 1999	1,18	4,50	4,18
VI 1999	0,75	1,12	5,05
VII 1999	0,79	5,00	9,08
VIII 1999	1,87	9,16	9,16
IX 1999	1,51	2,72	8,50
X 1999	1,69		
V 2000	1,05	2,81	7,45
VI 2000	0,62	0,47	5,72
VII 2000	0,93	1,83	2,95
VIII 2000	1,49	2,28	4,68
IX 2000	1,06	2,65	4,39
X 2000	1,10	2,80	2,89
V 2001	0,90	2,50	3,81

VI 2001	0,35	0,42	6,61
VII 2001	0,76	3,85	8,28
VIII 2001	1,31	13,47	15,17
IX 2001	1,37	7,47	8,73
X 2001			
V 2002	1,03	5,60	13,85
VI 2002	1,60	2,47	14,23
VII 2002	1,59	4,09	14,38
VIII 2002	2,89	4,98	21,04
IX 2002	2,10	5,63	10,76
X 2002	3,04	1,65	14,50
V 2003	1,36	1,39	6,41
VI 2003	0,74	2,02	8,16
VII 2003	1,53	3,99	10,25
VIII 2003	2,11	7,17	15,84
IX 2003	2,48	3,61	3,61
X 2003	2,29	2,43	6,93
V 2004	2,41	1,89	10,51
VI 2004	1,55	9,00	8,06
VII 2004	0,94	4,10	8,61
VIII 2004	1,81	11,60	10,40
IX 2004	1,73	6,79	10,21
X 2004		3,50	8,95
V 2005	2,16	2,69	12,59
VI 2005	1,14	5,44	13,65
VII 2005	1,30	5,77	11,98
VIII 2005	3,86	13,26	18,28
IX 2005	2,36	10,23	21,09
X 2005	3,02	1,47	11,91
V 2006	0,64		
VI 2006	0,77	4,70	6,38
VII 2006	1,17	6,99	15,95
VIII 2006	1,43	5,43	20,18
IX 2006	2,10	5,53	5,67
X 2006	1,19	4,45	4,95
V 2007	1,13	1,24	8,21
VI 2007	0,48	1,52	5,85
VII 2007	1,01	3,97	6,47
VIII 2007	1,72	5,4	20,18
IX 2007	1,72	4,42	10,79
X 2007	1,55	3,43	12,87
V 2008	1,10	0,63	10,52

VI 2008	0,86	1,82	10,43
VII 2008	0,77	4,59	7,94
VIII 2008	1,16	3,17	4,91
IX 2008	1,67	3,23	8,83
X 2008	1,25	2,61	8,41
V 2009	0,56	1,29	7,96
VI 2009	0,41	3,49	6,66
VII 2009	0,97	3,53	
VIII 2009	1,75	10,18	10,77
IX 2009	1,16	3,80	4,74
X 2009		2,22	6,38
V 2010	2,32	8,44	9,32
VI 2010	0,82	0,71	11,47
VII 2010	0,59	2,90	5,50
VIII 2010	1,12	3,91	5,68
IX 2010	1,31	21,87	7,43
X 2010	2,13	3,40	12,99
V 2011	1,22	1,85	6,40
VI 2011	0,72	1,05	7,61
VII 2011	1,03	2,31	10,54
VIII 2011	1,65	5,82	9,88
IX 2011	2,92	11,35	5,92
X 2011	1,47	6,67	5,79
V 2012	1,04	1,08	8,25
VI 2012	0,60	2,51	8,25
VII 2012	0,83	2,65	6,00
VIII 2012	1,34	2,92	9,99
IX 2012	1,85	5,19	9,22
X 2012	1,74	15,32	10,39
V 2013	1,21	5,22	4,88
VI 2013	0,35	2,41	8,76
VII 2013	0,61	2,53	8,20
VIII 2013	1,4	4,36	10,82
IX 2013	2,12	5,52	10,69
X 2013	1,80	3,15	5,05

Таблица 9. Данные по динамике биомасса фитопланктона с мая 1993 г. по октябрь 2013г. в Нарочанских озёрах республики Беларусь, г/м³

Водоём месяц год	Малый плёс оз. Нарочь	Большой плёс оз. Нарочь	Оз. Мястро	Оз. Баторино
V 1993	0,501	0,987	4,416	15,011

VI 1993	0,445	0,535	1,82	14,07
VII 1993	0,759	0,569	5,22	6,577
VIII 1993	0,627	1,15	3,551	22,305
IX 1993	1,212	0,466	0,273	12,948
X 1993	0,447	0,745	0,326	5,078
V 1994	0,71	0,496	0,358	5,445
VI 1994	0,251	0,293	0,112	9,606
VII 1994	0,264	0,518	1,079	24,516
VIII 1994	0,714	1,206	0,814	24,507
IX 1994	2,523	2,097	1,392	16,054
X 1994	0,476	0,675	0,594	11,878
V 1995	1,2	2,682	0,719	9,777
VI 1995	0,125	0,112	1,036	4,505
VII 1995	0,207	0,684	1,627	13,196
VIII 1995	0,741	0,9	2,359	20,8
IX 1995	1,306	0,796	1,069	25,341
X 1995	0,605	0,943	0,576	16,324
V 1996	2,431	2,473	3,315	5,062
VI 1996	0,917	1,284	3,818	12,665
VII 1996	0,353	0,356	12,585	18,48
VIII 1996	0,508	0,3	0,913	21,423
IX 1996	0,257	0,186	0,489	15,275
X 1996	0,236	0,514	1,865	4,362
V 1997	0,135	0,261	0,805	5,1
VI 1997	0,138	0,082	0,192	3,503
VII 1997	0,143	0,625	1,999	14,227
VIII 1997	0,031	0,104	1,937	13,935
IX 1997	0,614	0,374	1,139	18,959
X 1997	0,196	0,254	1,166	6,231
V 1998	1,104	1,81	1,769	3,321
VI 1998	0,528	0,285	1,257	20,954
VII 1998	0,476	1,064	0,702	7,15
VIII 1998	0,312	0,662	0,775	4,174
IX 1998	0,153	0,142	0,803	12,032
X 1998	0,315	0,345	0,308	5,369
V 1999	1,248	1,333	1,058	2,655
VI 1999	0,249	0,052	1,992	1,445
VII 1999	0,322	0,415	0,582	6,439
VIII 1999	0,632	0,703	1,68	17,493
IX 1999	0,517	1,696	0,693	11,035
X 1999	0,661	0,738		
V 2000	0,4	0,756	2,186	2,667
VI 2000	0,329	0,335	0,198	5,261

VII 2000	0,676	0,35	0,799	1,565
VIII 2000	0,852	0,862	0,75	4,548
IX 2000	0,594	0,53	0,539	2,529
X 2000	0,183	0,349	2,221	2,694
V 2001	0,334	0,218	1,23	1,205
VI 2001	0,085	0,173	0,136	3,087
VII 2001	0,91	0,436	0,51	6,859
VIII 2001	0,939	1,021	5,956	10,532
IX 2001	0,611	0,578	3,663	10,221
X 2001				
V 2002	0,769	0,849	1,79	20,163
VI 2002	0,854	0,933	0,778	13,223
VII 2002	0,837	2,95	1,407	26,84
VIII 2002	1,066	1,094	2,482	23,953
IX 2002	0,479	0,795	0,305	7,48
X 2002	1,152	0,563	0,322	19,522
V 2003	1,374	0,872	0,53	6,756
VI 2003	1,33	0,463	2,327	1,943
VII 2003	0,484	0,208	3,336	1,96
VIII 2003	0,212	0,628	1,146	1,889
IX 2003	0,947	0,863	3,636	5,61
X 2003	0,21	0,882	1,337	1,95
V 2004	1,333	2,306	0,465	7,804
VI 2004	1,011	1,4	3,206	8,8
VII 2004	0,644	1,181	1,988	9,662
VIII 2004	2,829	2,172	2,997	12,58
IX 2004	0,45	0,792	3,583	31,829
X 2004	1,208	0,576	2,168	17,96
V 2005	1,511	1,26	0,73	12,033
VI 2005	0,67	0,605	2,53	19,655
VII 2005	1,713	1,905	0,97	13,86
VIII 2005	3,153	3,307	3,44	18,53
IX 2005	0,697	2,525	8,97	9,013
X 2005	1,67	2,324	0,79	8,903
V 2006	1,364	0,351	3,356	4,662
VI 2006	0,463	0,279	2,3	2,2
VII 2006	0,332	0,528	3,478	6,3
VIII 2006	2,803	1,294	1,564	8,066
IX 2006	1,238	2,255	8,119	3,972
X 2006	0,633	0,403	3,636	1,543
V 2007	2,361	2,239	0,76	5,408
VI 2007	0,476	1,507	1,48	8,679
VII 2007	1,212	0,775	2,364	3,637

VIII 2007	3,211	2,799	4,76	4,416
IX 2007	0,993	2,302	2,263	22,965
X 2007	1,165	0,475	1,413	10,136
V 2008	0,667	0,88	0,331	8,399
VI 2008	0,337	0,33	0,729	8,141
VII 2008	1,019	1,241	7,977	3,665
VIII 2008	2,514	0,862	1,866	4,174
IX 2008	0,761	0,674	1,56	9,547
X 2008	0,434	0,712	1,192	4,526
V 2009	0,964	0,667	1,722	12,568
VI 2009	0,559	0,37	3,34	16,712
VII 2009	0,845	1,064	7,633	20,664
VIII 2009	1,799	1,011	5,843	11,944
IX 2009	0,692	0,964	1,272	2,085
X 2009	0,905		1,661	3,971
V 2010	2,941	1,201	2,375	9,848
VI 2010	1,785	1,785	0,425	9,538
VII 2010	1,438	1,427	2,262	12,766
VIII 2010	1,015	1,002	3,394	9,173
IX 2010	0,901	1,498	37,892	5,185
X 2010	1,344	1,429	4,357	16,203
V 2011	1,917	0,949	1,55	4,8
VI 2011	1,099	0,51	1,51	6,31
VII 2011	0,637	1,578	0,96	7,34
VIII 2011	1,398	1,402	2,67	8,31
IX 2011	1,596	2,478	14,91	2,42
X 2011	1,185	0,673	2,74	2,84
V 2012	0,841	0,398	0,88	5,25
VI 2012	0,471	0,641	3,07	5,72
VII 2012	1,653	1,272	3,6	10,03
VIII 2012	2,183	1,345	3,24	10,34
IX 2012	2,874	3,623	9,16	10,77
X 2012	1,111	1,037	10,38	6,39
V 2013	2,12	1,524	2,704	3,356
VI 2013	0,625	0,584	0,797	10,91
VII 2013	0,41	0,72	1,019	11,826
VIII 2013	1,497	0,749	2,419	5,685
IX 2013	0,555	1,737	3,113	6,148
X 2013	0,852	1,267	1,973	2,477

Таблица 10. Данные по динамике биомасса зоопланктона с мая 1993 г. по октябрь 2013г. в Нарочанских озёрах республики Беларусь, г/м³

Водоём месяц год	Малый плёс оз. Нарочь	Большой плёс оз. Нарочь	Оз. Мястро	Оз. Баторино
V 1993				
VI 1993				
VII 1993				
VIII 1993				
IX 1993				
X 1993				
V 1994				
VI 1994				
VII 1994	0,37	0,2	0,36	0,1258
VIII 1994	0,31	0,238	0,417	0,31
IX 1994	0,18	0,22	0,21	0,29
X 1994	0,17	0,124	0,3	0,36
V 1995	0,39372	0,26008	6,39	4,1775
VI 1995	0,32524	0,28476	0,91995	2,0084
VII 1995	0,1455	0,05151	0,8951	1,0408
VIII 1995	0,1064	0,4735	0,8955	2,1732
IX 1995	0,4638	0,3532	0,4952	1,6963
X 1995	0,2404	0,34		
V 1996	0,08	0,087	0,431	0,348
VI 1996	0,218	0,085	0,345	0,674
VII 1996	0,1281	0,1381	0,416	1,27
VIII 1996	0,086	0,05	0,675	0,499
IX 1996	0,079	0,111	0,399	0,292
X 1996	0,227	0,225	0,187	0,722
V 1997	0,202	0,312	1,959	3,943
VI 1997	0,861	0,293	1,851	2,812
VII 1997	0,4643	0,361	1,593	6,997
VIII 1997	0,571	0,424	1,097	1,707
IX 1997	0,725	1,107	1,576	1,949
X 1997	0,582	0,36	1,541	1,367
V 1998	0,255	0,108	1,012	2,691
VI 1998	0,598	0,337	2,412	2,441
VII 1998	0,547	0,71	1,348	3,308
VIII 1998	0,639	1,079	1,001	1,114
IX 1998	0,369	0,621	1,669	1,223
X 1998	0,328	0,311	1,589	2,048
V 1999	0,447	0,342	2,126	0,667
VI 1999	0,3835	0,4275	1,254	0,832

VII 1999	0,32	0,513	1,533	0,921
VIII 1999	0,978	0,749	1,239	2,873
IX 1999			1,381	1,343
X 1999				
V 2000	0,17	0,177	2,126	0,667
VI 2000	0,626	0,542	1,254	0,832
VII 2000	0,671	0,965	1,533	0,921
VIII 2000	1,071	0,783	1,239	2,873
IX 2000	0,7	0,545	1,381	1,343
X 2000				
V 2001	0,04383	0,49197	1,99056	1,36155
VI 2001	0,11466	0,36448	2,28961	1,97037
VII 2001	0,33685	0,32656	0,53913	1,89834
VIII 2001	0,60815	0,69206	2,06615	1,58928
IX 2001	1,09788	0,52066	1,26975	1,08159
X 2001				
V 2002	0,657	0,525	2,96	3,268
VI 2002	0,413	0,659	1,177	1,661
VII 2002	0,334	0,342	2,678	0,807
VIII 2002	0,657	0,514	1,881	0,779
IX 2002	0,639	0,776	0,822	2,465
X 2002	0,53	0,554	1,194	1,842
V 2003	0,355	0,632	1,848	0,122
VI 2003	0,708	0,32	1,209	1,336
VII 2003	0,345	0,402	1,479	0,768
VIII 2003	0,871	0,375	1,083	1,102
IX 2003	0,921	1,253	1,041	1,117
X 2003	0,553	0,627	1,137	2,89
V 2004				
VI 2004				
VII 2004				
VIII 2004				
IX 2004				
X 2004				
V 2005				
VI 2005				
VII 2005				
VIII 2005				
IX 2005				
X 2005				
V 2006	0,62	0,52		1,29
VI 2006	0,75	0,72		3,41
VII 2006	0,9	0,66	4,01	1,15

VIII 2006	1,05	0,6	1,45	2,81
IX 2006	0,71	0,37	0,73	0,93
X 2006				
V 2007	0,512	0,429	0,929	0,287
VI 2007	0,696	0,503	3,604	0,424
VII 2007	0,474	0,577	0,915	0,621
VIII 2007	0,573	0,669	1,168	1,424
IX 2007	0,354	0,26	0,994	0,998
X 2007	0,308	0,145	0,511	0,376
V 2008	0,14	0,32	3,33	3
VI 2008	0,26	0,47	2	1,31
VII 2008	0,33	0,46	1,12	0,78
VIII 2008	0,43	1,21	0,61	1,05
IX 2008	0,36	0,25	0,42	2,09
X 2008	0,35	0,4	1,37	1,95
V 2009	0,08		2,5	2,32
VI 2009	0,69	0,33	1,49	1,9
VII 2009	0,55	1,25	1,19	1,48
VIII 2009	0,57	0,79	1,35	2,03
IX 2009	0,93	0,54	1,84	1,6
X 2009			0,9	2,19
V 2010	0,24	0,79	0,79	1,92
VI 2010	0,53	3,08	3,08	2,3
VII 2010	0,58	0,97	0,97	0,58
VIII 2010	0,93	1,13	1,13	1,19
IX 2010	0,58	0,7	0,7	0,71
X 2010	0,72	1,39	1,39	1,57
V 2011	1,27	1,68	2,05	1,44
VI 2011	1,8	0,84	2	2,3
VII 2011	1,07	1,13	0,81	2,72
VIII 2011	0,7	1,7	1,04	3,28
IX 2011	0,33	0,36	2,29	5,93
X 2011	0,21	0,41	2,05	3,41
V 2012	0,299	0,192	2,158	3,918
VI 2012	0,2	0,042	1,426	1,633
VII 2012	0,526	0,903	0,901	1,113
VIII 2012	0,596	0,493	2,499	1,601
IX 2012	0,362	0,444	2,007	2,199
X 2012	0,981	0,498	1,979	0,552
V 2013	0,73	0,51	0,69	2,18
VI 2013	0,41	0,78	1,23	2,43
VII 2013	0,52	0,68	1,8	1,76
VIII 2013	1,15	1,13	3,81	2,49

IX 2013	0,56	0,75	2,11	2,7
X 2013	0,6	0,42	1,18	2,28

ПРИЛОЖЕНИЕ 3.

Реализация модели (65)-(84) в MatLab

Для действительных чисел:

```
clear all
Starttime = datestr(now, 'HH:MM:SS AM');
disp(Starttime);

Squar = 117;

Zmax=8.2e+12*Squar;

for r0=6.8;
    for Wcr22=1;

p1=441;
p2=10080;

Mm111=0.26;
Mm121=0.24;
Mm212=0.26;
Mm222=0.24;
Mm3=6.8;

M1=0.85;
M2=0.5;

M111=1e07;
M121=7e06;
M212=1e07;
M222=7e06;
MMz1=1e-8;
MMz2=1e-7;

KN13=0.88;
KN11=0.88;
KN12=0.88;
KN24=0.86;
KN21=0.86;
KN22=0.86;
KN23=0.86;

KW11=1;
KW12=1;
KW21=1;
```



```

KW22=1;
KW23=1;

F11=0.2;

F12=0.095;

F21=0.2;
F22=0.05;
F23=0.05;
F1123=0.08;
F1223=0.08;

betta11=0.85;
betta12=0.8;

betta21=0.6;
betta22=0.37;
betta23=0.3;

V11=0.2;
V12=0.22;
V21=0.35;
V22=0.36;
V23=0.37;

kolvolet=2000;
dlinagoda=25;

Z1=zeros([1,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
Z2=zeros([3,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);

N11=zeros([5,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
N12=zeros([5,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
N13=zeros([5,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);

uM=zeros([5,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
pereh11=zeros([5,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
pereh12=zeros([5,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
pereh21=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
pereh22=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
pereh23=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
NN23summa2=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);

```



```

LTEST11=zeros([5,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
LTEST12=zeros([5,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
LTEST21=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
LTEST22=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
LTEST23=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);

```

```

N21=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
N22=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
N23=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
N24=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);

```

```

tau1=2;%may
tau2=5;%iyun'

```

```

Wcr11=0.1;
Wcr12=2.5;
Wcr21=0.1;
Wcr23=40;

```

```

W11sr=zeros([5,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
W12sr=zeros([5,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
W21sr=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
W22sr=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
W23sr=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);

```

```

Cz111=1e+13*Squar;
Cz121=2.7e+12*Squar;
Cz212=2e+12*Squar;
Cz222=1e+12*Squar;
C1123=150*Squar;
C1223=500*Squar;

```

```

%
CM11z1= 3800000*Squar;
CM12z2= 380000*Squar;
CM21z1= 4000000*Squar;
CM22z2= 400000*Squar;

```

```

CM1123=5000*Squar;
CM1223=5000*Squar;

```

```

N11(:,1) = [0;

```



```

        1001.4471366279368;
        5.15428298349757e-06;
        2.28399102138692e-12;
        1.45803139728136e-18];
N11(:,1) = N11(:,1).*Squar;

N12(:,1) = [0;
        1027.25974772292;
        300.4069226710543;
        0.160795095199921;
        0.00114143850675192];

N12(:,1) = N12(:,1).*Squar;

N13(:,1) = [0;
        10.76276455960135e-24;
        59.1679310563136;
        57.4975885301302;
        61.3908259439486];
N13(:,1) = N13(:,1).*Squar;
N21(:,1) = [0;
        117.020732121343;
        0.0266870124316249;
        5.28583041450776e-06;
        9.30629076233762e-10;
        0;
        0;
        0];
N21(:,1) = N21(:,1).*Squar;

N22(:,1) = [0;
        234.637914622297;
        9.64624055079225;
        0.117288646542412;
        0.00126074961832383;
        0;
        0;
        0];
N22(:,1) = N22(:,1).*Squar;

N23(:,1) = [0;
        5.03782238930170e-08;
        23.5631797974162;
        2.93584154048315;

```



```

        2.111075471750116;
        0;
        0;
        0];

N23(:,1) = N23(:,1).*Squar;

N24(:,1) = [0;
            0;
            2.67895141536583e-29;
            2.95507123201394;
            3.70362948227324;
            4;
            3;
            4];

N24(:,1) = N24(:,1).*Squar;

Z1(1,1) = 13067519422328.8*Squar;

Z2(:,1) = [1960121491031.07;
            980027307353.230;
            489987581056.199];

Z2(:,1) = Z2(:,1)*Squar;
%
W11sr(:,1) = [0;
              0.0805750111844051;
              0.0805751164603227;
              0.0805751164603229;
              0.0805751164603228];
W12sr(:,1) = [0;
              0.737943683755884;
              1.84340365494457;
              1.84551621343262;
              1.84551623980058];

W21sr(:,1) = [0;
              0.0649550792410245;
              0.0650010016786265;
              0.0650010016802350;
              0.0650010016802350;
              0;
              0;
              0];

```



```

W22sr(:,1) = [0;
    0.298271483164351;
    0.632394478436987;
    0.632932443034002;
    0.632941004760219;
    0;
    0;
    0];
W23sr(:,1) = [0;
    1.01573827357250;
    7.18864308321073;
    21.7213180916150;
    22.5895454771816;
    0;
    0;
    0];

name = 'fish44Double1';

r01=zeros(1,dlinagoda*(kolvolet+1));

t=0;

pereh23=zeros(8,kolvolet*dlinagoda);
pereh22=zeros(8,kolvolet*dlinagoda);
pereh21=zeros(8,kolvolet*dlinagoda);
pereh11=zeros(5,kolvolet*dlinagoda);
pereh12=zeros(5,kolvolet*dlinagoda);
L11=zeros(5,1);
L12=zeros(5,1);
L21=zeros(8,1);
L22=zeros(8,1);
L23=zeros(8,1);
f12=zeros(5,1);
f13=zeros(5,1);
f22=zeros(8,1);
f23=zeros(8,1);
f24=zeros(8,1);

for n=0:kolvolet

    for tt=1:dlinagoda-1
        t=t+1;

        %-----ZOOPLANKTON-----

```



```

    Z1(1,t+1)=r0*sum(Z2(1:3,t))*(1-
sum(Z2(1:3,t))/Zmax);

    Z2(1,t+1)=Z2(1,t)-M2*Z2(1,t)-
M212*sum(N12(:,t))*Z2(1,t)/(Cz212+Z2(1,t))-
M222*sum(N22(:,t))*Z2(1,t)/(Cz222+Z2(1,t));
    Z2(2,t+1)=Z2(2,t)-M2*Z2(2,t)-
M212*sum(N12(:,t))*Z2(2,t)/(Cz212+Z2(2,t))-
M222*sum(N22(:,t))*Z2(2,t)/(Cz222+Z2(2,t));
    Z2(2:3,t+1)=Z2(1:2,t+1);
    Z2(1,t+1)=Z1(1,t)-M1*Z1(1,t)-
M111*sum(N11(:,t))*Z1(1,t)/(Cz111+Z1(1,t))-
M121*sum(N21(:,t))*Z1(1,t)/(Cz121+Z1(1,t));
    %-----FISH N11-----
    for ii=1:5

W11sr(ii,t+1)=W11sr(ii,t)+betta11*Mm111*MMz1*Z1(1,t)/(C
M11z1+MMz1*Z1(1,t));
    N11(ii,t+1)=N11(ii,t)-F11*N11(ii,t)-
F1123*sum(N23(:,t))*N11(ii,t)/(C1123+N11(ii,t));

    sigma11 = V11*W11sr(ii,t+1);

[f12(ii,1),W11sr(ii,t+1),L11(ii,1)]=erfforfish44Double(
W11sr(ii,t+1),sigma11,Wcr11,0.0001,Wcr12,N11(ii,t+1));
    pereh11(ii,t)=L11(ii,1);
    N11(ii,t+1)=N11(ii,t+1)-L11(ii,1);
    if N11(ii,t+1)~=0
        W11sr(ii,t+1)=W11sr(ii,t+1)/N11(ii,t+1);
    else
        W11sr(ii,t+1)=0;
    end
end
    %-----FISH N12-----
    for ii=1:5

W12sr(ii,t+1)=W12sr(ii,t)+betta12*Mm121*MMz2*sum(Z2(1:3
,t))/(CM12z2+MMz2*sum(Z2(1:3,t)));
    N12(ii,t+1)=N12(ii,t)-F12*N12(ii,t)-
F1223*sum(N23(:,t))*N12(ii,t)/(C1223+N12(ii,t));
    sigma12 = V12*W12sr(ii,t+1);

[f13(ii,1),W12sr(ii,t+1),L12(ii,1)]=erfforfish44Double(
W12sr(ii,t+1),sigma12,Wcr12,Wcr11,Inf,N12(ii,t+1));
    N12(ii,t+1)=N12(ii,t+1)-L12(ii,1)+L11(ii,1);

```



```

    pereh12(ii,t)=L12(ii,1);
    if N12(ii,t+1)~=0

W12sr(ii,t+1)=(W12sr(ii,t)+f12(ii,1))/N12(ii,t+1);
    else
        W12sr(ii,t+1)=0;
    end
end
%-----FISH N13-----
-----
N13(:,t+1) = (N13(:,t)+L12(:,1));%fix

%-----FISH N21-----
for ii=1:8

W21sr(ii,t+1)=W21sr(ii,t)+betta21*Mm212*MMz1*Z1(1,t)/(C
M21z1+MMz1*Z1(1,t));
    N21(ii,t+1)=N21(ii,t)-F21*N21(ii,t);

    sigma21 = V21*W21sr(ii,t+1);

[f22(ii,1),W21sr(ii,t+1),L21(ii,1)]=erfforfish44Double(
W21sr(ii,t+1),sigma21,Wcr21,0.0001,Wcr22,N21(ii,t+1));
    N21(ii,t+1)=N21(ii,t+1)-L21(ii,1);
    pereh21(ii,t)=L21(ii,1);
    if N21(ii,t+1)~=0
        W21sr(ii,t+1)=W21sr(ii,t+1)/N21(ii,t+1);
    else
        W21sr(ii,t+1)=0;
    end
end
%-----FISH N22-----
for ii=1:8

W22sr(ii,t+1)=W22sr(ii,t)+betta22*Mm222*MMz2*sum(Z2(1:3
,t))/(CM22z2+MMz2*sum(Z2(1:3,t)));%+W22(ii,1);
    N22(ii,t+1)=N22(ii,t)-F22*N22(ii,t);%+L21(ii,1);
    sigma22 = V22*W22sr(ii,t+1);

[f23(ii,1),W22sr(ii,t+1),L22(ii,1)]=erfforfish44Double(
W22sr(ii,t+1),sigma22,Wcr22,Wcr21,Wcr23,N22(ii,t+1));
    N22(ii,t+1)=N22(ii,t+1)-L22(ii,1)+L21(ii,1);
    pereh22(ii,t)=L22(ii,1);
    if N22(ii,t+1)~=0

```



```

W22sr(ii,t+1)=(W22sr(ii,t+1)+f22(ii,1))/N22(ii,t+1);
    else
        W22sr(ii,t+1)=0;
    end
end
%-----FISH N23-----
for ii=1:8

W23sr(ii,t+1)=W23sr(ii,t)+betta23*Mm3*(sum(W11sr(:,t).*
N11(:,t))./(CM1123+sum(W11sr(:,t).*N11(:,t)))+sum(W12sr
(:,t).*N12(:,t))./(CM1223+sum(W12sr(:,t).*N12(:,t))));
    N23(ii,t+1)=N23(ii,t)-F23*N23(ii,t);%+L22(ii,1);
    sigma23 = V23*W23sr(ii,t+1);

[f24(ii,1),W23sr(ii,t+1),L23(ii,1)]=erfforfish44Double(
W23sr(ii,t+1),sigma23,Wcr23,Wcr22,Inf,N23(ii,t+1));
    N23(ii,t+1)=N23(ii,t+1)-L23(ii,1)+L22(ii,1);
    pereh23(ii,t)=L23(ii,1);
    if N23(ii,t+1)~=0

W23sr(ii,t+1)=(W23sr(ii,t+1)+f23(ii,1))/N23(ii,t+1);
    else
        W23sr(ii,t+1)=0;
    end
end
%-----FISH N24-----

N24(:,t+1) = (N24(:,t)+L23(:,1));%fix
%-----FISH N11-----
if(t==n*dlinagoda+tau1)
    YoungTemp = p1*sum(N13(4:5,t));
    N11(1,t+1)=(N11(1,t)+YoungTemp);
    if N11(1,t+1)~=0
        W11sr(1,t+1) =
(W11sr(1,t)*N11(1,t)+YoungTemp*0.0001)/(N11(1,t)+YoungT
emp);
    else
        W11sr(1,t+1) =0;
    end
end
%-----FISH N21-----
if(t==n*dlinagoda+tau2) %4
    YoungTemp=p2*sum(N24(5:8,t));

```



```

        N21(1,t+1)=(N21(1,t)+YoungTemp);
        if N21(1,t+1)~=0
            W21sr(1,t+1) =
(W21sr(1,t)*N21(1,t)+YoungTemp*0.0001)/(N21(1,t)+YoungT
emp);
        else
            W21sr(1,t+1) = 0;
        end
    end
end
    t=t+1;

```

%-----ZOOPLANKTON-----

```

        Z1(1,t+1)=r0*sum(Z2(1:3,t))*(1-
sum(Z2(1:3,t))/Zmax);

        Z2(1,t+1)=Z2(1,t)-M2*Z2(1,t)-
M212*sum(N12(:,t))*Z2(1,t)/(Cz212+Z2(1,t))-
M222*sum(N22(:,t))*Z2(1,t)/(Cz222+Z2(1,t));
        Z2(2,t+1)=Z2(2,t)-M2*Z2(2,t)-
M212*sum(N12(:,t))*Z2(2,t)/(Cz212+Z2(2,t))-
M222*sum(N22(:,t))*Z2(2,t)/(Cz222+Z2(2,t));

        Z2(2:3,t+1)=Z2(1:2,t+1);
        Z2(1,t+1)=Z1(1,t)-M1*Z1(1,t)-
M111*sum(N11(:,t))*Z1(1,t)/(Cz111+Z1(1,t))-
M121*sum(N21(:,t))*Z1(1,t)/(Cz121+Z1(1,t));

```

%-----PEREHOD V SL GOD-----

```

        W11sr(2:5,t+1)=KW11*W11sr(1:4,t);
        W11sr(1,t+1) = 0;

        W12sr(2:5,t+1)=KW12*W12sr(1:4,t);
        W12sr(1,t+1) = 0;
%
        W21sr(2:8,t+1)=KW21*W21sr(1:7,t);
        W21sr(1,t+1) = 0;

        W22sr(2:8,t+1)=KW22*W22sr(1:7,t);
        W22sr(1,t+1) = 0;

        W23sr(2:8,t+1)=KW23*W23sr(1:7,t);
        W23sr(1,t+1) = 0;
%

```



```

N13(2:5,t+1)=(KN13*N13(1:4,t));
N13(1,t+1) = 0;

N12(2:5,t+1)=(KN12*N12(1:4,t));
N12(1,t+1) = 0;

N11(2:5,t+1)=(KN11*N11(1:4,t));
N11(1,t+1) = 0;
%
N24(2:8,t+1)=(KN24*N24(1:7,t));
N24(1,t+1)=0;

N23(2:8,t+1)=(KN23*N23(1:7,t));
N23(1,t+1)=0;

N22(2:8,t+1)=(KN22*N22(1:7,t));
N22(1,t+1)=0;

N21(2:8,t+1)=(KN21*N21(1:7,t));%fix
N21(1,t+1)=0;

end

Stime=1;%250;
Ttime=(kolvolet+1)*dlinagoda;
Step = 1;%25;

NNN21= sum(N21(1:8,1:Step:Ttime));
NNN22= sum(N22(1:8,1:Step:Ttime));
NNN23= sum(N23(1:8,1:Step:Ttime));
NNN24= sum(N24(1:8,1:Step:Ttime));

NNN11= sum(N11(1:5,1:Step:Ttime));
NNN12= sum(N12(1:5,1:Step:Ttime));
NNN13= sum(N13(1:5,1:Step:Ttime));

ZZ2 = sum(Z2(1:3,1:Step:Ttime));

ttt=0;

for iiii=Stime:dlinagoda:Ttime-dlinagoda

```



```

    ttt=ttt+1;

    NNNN21(1,ttt)=mean(NNN21(1,iiii:iiii+dlinagoda-1));
    NNNN22(1,ttt)=mean(NNN22(1,iiii:iiii+dlinagoda-1));
    NNNN23(1,ttt)=mean(NNN23(1,iiii:iiii+dlinagoda-1));
    NNNN24(1,ttt)=mean(NNN24(1,iiii:iiii+dlinagoda-1));

    NNNN11(1,ttt)=mean(NNN11(1,iiii:iiii+dlinagoda-1));
    NNNN12(1,ttt)=mean(NNN12(1,iiii:iiii+dlinagoda-1));
    NNNN13(1,ttt)=mean(NNN13(1,iiii:iiii+dlinagoda-1));

    ZZZ2(1,ttt) = mean(ZZ2(1,iiii:iiii+dlinagoda-1));
    ZZZ1(1,ttt) = mean(Z1(1,iiii:iiii+dlinagoda-1));
end

figure(1);

subplot(4,1,1); plot(NNNN21,'r');
title('N2Double');
subplot(4,1,2); plot(NNNN22,'r');

subplot(4,1,3); plot(NNNN23,'r');
subplot(4,1,4); plot(NNNN24,'r');
    hold on;

figure(2);

subplot(3,1,1); plot(NNNN11,'r');
title('N1Double');
subplot(3,1,2); plot(NNNN12,'r');
subplot(3,1,3); plot(NNNN13,'r');

figure(3);

    subplot(2,1,1); plot(ZZZ1,'r');
    title('ZDouble');
        subplot(2,1,2); plot(ZZZ2,'r');

        locname = sprintf('%sr0=%sWcr22=%s', name,
int2str(r0*10), int2str(Wcr22*10));
        save(locname);
    end
end

```



```

Endtime = datestr(now, 'HH:MM:SS AM');
disp(Endtime);

function
[f,fdo,L]=erfforfish44Double(Wsrednee,sigma,Wcr,Wcrdo,W
crposle,N)
    l=0.5*(1+erf((Wcrposle-Wsrednee)/sqrt(2*sigma^2)))-
    0.5*(1+erf((Wcrdo-Wsrednee)/sqrt(2*sigma^2)));
    if l>0
        L=(0.5*(1+erf((Wcrposle-
Wsrednee)/sqrt(2*sigma^2)))-0.5*(1+erf((Wcr-
Wsrednee)/sqrt(2*sigma^2))))*N/l;

        x=Wcr;
        f1=-sigma*exp(-(x-
Wsrednee)^2/(2*sigma^2))/sqrt(2*pi)+Wsrednee*0.5*erf((x
-Wsrednee)/(sigma*sqrt(2)));

        x=Wcrposle;
        f2=-sigma*exp(-(x-
Wsrednee)^2/(2*sigma^2))/sqrt(2*pi)+Wsrednee*0.5*erf((x
-Wsrednee)/(sigma*sqrt(2)));
        x=Wcrdo;
        f3=-sigma*exp(-(x-
Wsrednee)^2/(2*sigma^2))/sqrt(2*pi)+Wsrednee*0.5*erf((x
-Wsrednee)/(sigma*sqrt(2)));

        fdo=(f1-f3)*N/l;
        f=(f2-f1)*N/l;
    else
        f=0;
        fdo=0;
        L=0;
    end

end

```


Для целых чисел:

```
clear all
Starttime = datestr(now, 'HH:MM:SS AM');
disp(Starttime);

Squar = 117;

Zmax=8.2e+12*Squar;
    for r0=6.4;
    for Wcr22=1.1;

p1=441;
p2=10080;

Mm111=0.26;
Mm121=0.24;
Mm212=0.26;
Mm222=0.24;
Mm3=6.8;

M1=0.85;
M2=0.5;

M111=1e07;
M121=7e06;
M212=1e07;
M222=7e06;
MMz1=1e-8;
MMz2=1e-7;

KN13=0.88;
KN11=0.88;
KN12=0.88;
KN24=0.86;
KN21=0.86;
KN22=0.86;
KN23=0.86;

KW11=1;
KW12=1;
KW21=1;
KW22=1;
KW23=1;
```



```

F11=0.2;

F12=0.095;

F21=0.2;
F22=0.05;
F23=0.05;
F1123=0.08;
F1223=0.08;

betta11=0.85;
betta12=0.8;

betta21=0.6;
betta22=0.37;
betta23=0.3;

V11=0.2;
V12=0.22;
V21=0.35;
V22=0.36;
V23=0.37;

kolvolet=2000;
dlinagoda=25;

Z1=zeros([1,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
Z2=zeros([3,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);

N11=zeros([5,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
N12=zeros([5,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
N13=zeros([5,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);

uM=zeros([5,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
pereh11=zeros([5,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
pereh12=zeros([5,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
pereh21=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
pereh22=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
pereh23=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
NN23summa2=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);

LTEST11=zeros([5,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
LTEST12=zeros([5,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
LTEST21=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
LTEST22=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);

```



```

LTEST23=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);

N21=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
N22=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
N23=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
N24=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);

taul=2;%may
tau2=5;%iyun'

Wcr11=0.1;
Wcr12=2.5;
Wcr21=0.1;
Wcr23=40;

W11sr=zeros([5,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
W12sr=zeros([5,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
W21sr=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
W22sr=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);
W23sr=zeros([8,(kolvolet+1)*dlinagoda+1]);

Cz111=1e+13*Squar;
Cz121=2.7e+12*Squar;
Cz212=2e+12*Squar;
Cz222=1e+12*Squar;
C1123=150*Squar;
C1223=500*Squar;
%
CM11z1= 3800000*Squar;
CM12z2= 380000*Squar;
CM21z1= 4000000*Squar;
CM22z2= 400000*Squar;

CM1123=5000*Squar;
CM1223=5000*Squar;

N11(:,1) = [0;
1000.4471366279368;
5.15428298349757e-06;
2.28399102138692e-12;
1.45803139728136e-18];
N11(:,1) = N11(:,1).*Squar;

```



```

N11(2,1) =N11(2,1)+1;

N12(:,1) = [0;
    1027.25974772292;
    300.4069226710543;
    0.160795095199921;
    0.00114143850675192];

N12(:,1) = N12(:,1).*Squar;
%
N13(:,1) = [0;
    10.76276455960135e-24;
    59.1679310563136;
    57.4975885301302;
    61.3908259439486];

N13(:,1) = N13(:,1).*Squar;

N21(:,1) = [0;
    117.020732121343;
    0.0266870124316249;
    5.28583041450776e-06;
    9.30629076233762e-10;
    0;
    0;
    0];

N21(:,1) = N21(:,1).*Squar;

N22(:,1) = [0;
    234.637914622297;
    9.64624055079225;
    0.117288646542412;
    0.00126074961832383;
    0;
    0;
    0];

N22(:,1) = N22(:,1).*Squar;
%
N23(:,1) = [0;
    5.03782238930170e-08;
    23.5631797974162;
    2.93584154048315;

```



```

        2.111075471750116;
        0;
        0;
        0];

N23(:,1) = N23(:,1).*Squar;

N24(:,1) = [0;
            0;
            2.67895141536583e-29;
            2.95507123201394;
            3.70362948227324;
            4;
            3;
            4];

N24(:,1) = N24(:,1).*Squar;

Z1(1,1) = 13067519422328.8*Squar;

Z2(:,1) = [1960121491031.07;
            980027307353.230;
            489987581056.199];

Z2(:,1) = Z2(:,1)*Squar;
%
W11sr(:,1) = [0;
              0.0805750111844051;
              0.0805751164603227;
              0.0805751164603229;
              0.0805751164603228];

W12sr(:,1) = [0;
              0.737943683755884;
              1.84340365494457;
              1.84551621343262;
              1.84551623980058];
%
W21sr(:,1) = [0;
              0.0649550792410245;
              0.0650010016786265;
              0.0650010016802350;
              0.0650010016802350;
              0;
              0];

```



```

0];

W22sr(:,1) = [0;
0.298271483164351;
0.632394478436987;
0.632932443034002;
0.632941004760219;
0;
0;
0];

W23sr(:,1) = [0;
1.01573827357250;
7.18864308321073;
21.7213180916150;
22.5895454771816;
0;
0;
0];

name = 'fish44Integer2';

N11=fix(N11);
N12=fix(N12);
N13=fix(N13);
N21=fix(N21);
N22=fix(N22);
N23=fix(N23);
N24=fix(N24);
t=0;

pereh23=zeros(8,kolvolet*dlinagoda);
pereh22=zeros(8,kolvolet*dlinagoda);
pereh21=zeros(8,kolvolet*dlinagoda);
pereh11=zeros(5,kolvolet*dlinagoda);
pereh12=zeros(5,kolvolet*dlinagoda);
L11=zeros(5,1);
L12=zeros(5,1);
L21=zeros(8,1);
L22=zeros(8,1);
L23=zeros(8,1);
f12=zeros(5,1);
f13=zeros(5,1);
f22=zeros(8,1);
f23=zeros(8,1);

```



```

f24=zeros(8,1);

for n=0:kolvolet

    for tt=1:dlinagoda-1
        t=t+1;
        r01(1,t)=r0;

        %-----ZOOPLANKTON-----
        Z1(1,t+1)=r0*sum(Z2(1:3,t))*(1-
sum(Z2(1:3,t))/Zmax);

        Z2(1,t+1)=Z2(1,t)-M2*Z2(1,t)-
M212*sum(N12(:,t))*Z2(1,t)/(Cz212+Z2(1,t))-
M222*sum(N22(:,t))*Z2(1,t)/(Cz222+Z2(1,t));
        Z2(2,t+1)=Z2(2,t)-M2*Z2(2,t)-
M212*sum(N12(:,t))*Z2(2,t)/(Cz212+Z2(2,t))-
M222*sum(N22(:,t))*Z2(2,t)/(Cz222+Z2(2,t));
        Z2(2:3,t+1)=Z2(1:2,t+1);
        Z2(1,t+1)=Z1(1,t)-M1*Z1(1,t)-
M111*sum(N11(:,t))*Z1(1,t)/(Cz111+Z1(1,t))-
M121*sum(N21(:,t))*Z1(1,t)/(Cz121+Z1(1,t));

        Z1(1,t+1)=fix(Z1(1,t+1));
        Z2(:,t+1)=fix(Z2(:,t+1));

        %-----FISH N11-----
        for ii=1:5

            W11sr(ii,t+1)=W11sr(ii,t)+betta11*Mm111*MMz1*Z1(1,t)/(C
M11z1+MMz1*Z1(1,t));
            N11(ii,t+1)=N11(ii,t)-F11*N11(ii,t)-
F1123*sum(N23(:,t))*N11(ii,t)/(C1123+N11(ii,t));
            N11(ii,t+1)=fix(N11(ii,t+1));

            sigma11 = V11*W11sr(ii,t+1);

            [f12(ii,1),W11sr(ii,t+1),L11(ii,1)]=erfforfish44Integer
(W11sr(ii,t+1),sigma11,Wcr11,0.0001,Wcr12,N11(ii,t+1));
            pereh11(ii,t)=L11(ii,1);
            N11(ii,t+1)=N11(ii,t+1)-L11(ii,1);
            if N11(ii,t+1)~=0
                W11sr(ii,t+1)=W11sr(ii,t+1)/N11(ii,t+1);
            else

```



```

        W11sr(ii,t+1)=0;
    end
end
%-----FISH N12-----
-----
    for ii=1:5

W12sr(ii,t+1)=W12sr(ii,t)+betta12*Mm121*MMz2*sum(Z2(1:3
,t))/(CM12z2+MMz2*sum(Z2(1:3,t)));
        N12(ii,t+1)=N12(ii,t)-F12*N12(ii,t)-
F1223*sum(N23(:,t))*N12(ii,t)/(C1223+N12(ii,t));
        N12(ii,t+1)=fix(N12(ii,t+1));
        sigma12 = V12*W12sr(ii,t+1);

[f13(ii,1),W12sr(ii,t+1),L12(ii,1)]=erfforfish44Integer
(W12sr(ii,t+1),sigma12,Wcr12,Wcr11,Inf,N12(ii,t+1));
        N12(ii,t+1)=N12(ii,t+1)-L12(ii,1)+L11(ii,1);
        pereh12(ii,t)=L12(ii,1);
        if N12(ii,t+1)~=0

W12sr(ii,t+1)=(W12sr(ii,t+1)+f12(ii,1))/N12(ii,t+1);
        else
            W12sr(ii,t+1)=0;
        end
    end
%-----FISH N13-----
N13(:,t+1) = (N13(:,t)+L12(:,1));

        N13(:,t+1)=fix(N13(:,t+1));

%-----FISH N21-----
    for ii=1:8

W21sr(ii,t+1)=W21sr(ii,t)+betta21*Mm212*MMz1*Z1(1,t)/(C
M21z1+MMz1*Z1(1,t));
        N21(ii,t+1)=N21(ii,t)-F21*N21(ii,t);
        N21(ii,t+1)=fix(N21(ii,t+1));
        sigma21 = V21*W21sr(ii,t+1);

[f22(ii,1),W21sr(ii,t+1),L21(ii,1)]=erfforfish44Integer
(W21sr(ii,t+1),sigma21,Wcr21,0.0001,Wcr22,N21(ii,t+1));
        N21(ii,t+1)=N21(ii,t+1)-L21(ii,1);
        pereh21(ii,t)=L21(ii,1);
        if N21(ii,t+1)~=0
            W21sr(ii,t+1)=W21sr(ii,t+1)/N21(ii,t+1);

```



```

else
    W21sr(ii,t+1)=0;
end
end
%-----FISH N22-----
for ii=1:8

W22sr(ii,t+1)=W22sr(ii,t)+betta22*Mm222*MMz2*sum(Z2(1:3
,t))/(CM22z2+MMz2*sum(Z2(1:3,t)));
    N22(ii,t+1)=N22(ii,t)-F22*N22(ii,t);
        N22(ii,t+1)=fix(N22(ii,t+1));
        sigma22 = V22*W22sr(ii,t+1);

[f23(ii,1),W22sr(ii,t+1),L22(ii,1)]=erfforfish44Integer
(W22sr(ii,t+1),sigma22,Wcr22,Wcr21,Wcr23,N22(ii,t+1));
    N22(ii,t+1)=N22(ii,t+1)-L22(ii,1)+L21(ii,1);
    pereh22(ii,t)=L22(ii,1);
    if N22(ii,t+1)~=0

W22sr(ii,t+1)=(W22sr(ii,t+1)+f22(ii,1))/N22(ii,t+1);
        else
            W22sr(ii,t+1)=0;
        end
    end
%-----FISH N23-----
for ii=1:8

W23sr(ii,t+1)=W23sr(ii,t)+betta23*Mm3*(sum(W11sr(:,t).*
N11(:,t))./(CM1123+sum(W11sr(:,t).*N11(:,t)))+sum(W12sr
(:,t).*N12(:,t))./(CM1223+sum(W12sr(:,t).*N12(:,t))));
    N23(ii,t+1)=N23(ii,t)-F23*N23(ii,t);
        N23(ii,t+1)=fix(N23(ii,t+1));
        sigma23 = V23*W23sr(ii,t+1);

[f24(ii,1),W23sr(ii,t+1),L23(ii,1)]=erfforfish44Integer
(W23sr(ii,t+1),sigma23,Wcr23,Wcr22,Inf,N23(ii,t+1));
    N23(ii,t+1)=N23(ii,t+1)-L23(ii,1)+L22(ii,1);
    pereh23(ii,t)=L23(ii,1);
    if N23(ii,t+1)~=0

W23sr(ii,t+1)=(W23sr(ii,t+1)+f23(ii,1))/N23(ii,t+1);
        else
            W23sr(ii,t+1)=0;
        end
    end
end

```



```

%-----FISH N24-----
N24(:,t+1) = (N24(:,t)+L23(:,1));
N24(:,t+1)=fix(N24(:,t+1));
%-----FISH N11-----
if(t==n*dlinagoda+tau1)
    YoungTemp = p1*sum(N13(4:5,t));
    YoungTemp=fix(YoungTemp);
    N11(1,t+1)=(N11(1,t)+YoungTemp);
    if N11(1,t+1)~=0
        W11sr(1,t+1) =
(W11sr(1,t)*N11(1,t)+YoungTemp*0.0001)/(N11(1,t)+YoungT
emp);
    else
        W11sr(1,t+1) =0;
    end
end
%-----FISH N21-----
if(t==n*dlinagoda+tau2)
    YoungTemp=p2*sum(N24(5:8,t));
    YoungTemp=fix(YoungTemp);
    N21(1,t+1)=(N21(1,t)+YoungTemp);
    if N21(1,t+1)~=0
        W21sr(1,t+1) =
(W21sr(1,t)*N21(1,t)+YoungTemp*0.0001)/(N21(1,t)+YoungT
emp);
    else
        W21sr(1,t+1) = 0;
    end
end
end
t=t+1;

%-----ZOOPLANKTON-----
Z1(1,t+1)=r0*sum(Z2(1:3,t))*(1-
sum(Z2(1:3,t))/Zmax);

Z2(1,t+1)=Z2(1,t)-M2*Z2(1,t)-
M212*sum(N12(:,t))*Z2(1,t)/(Cz212+Z2(1,t))-
M222*sum(N22(:,t))*Z2(1,t)/(Cz222+Z2(1,t));
Z2(2,t+1)=Z2(2,t)-M2*Z2(2,t)-
M212*sum(N12(:,t))*Z2(2,t)/(Cz212+Z2(2,t))-
M222*sum(N22(:,t))*Z2(2,t)/(Cz222+Z2(2,t));

Z2(2:3,t+1)=Z2(1:2,t+1);

```



```

        Z2(1,t+1)=Z1(1,t)-M1*Z1(1,t)-
M111*sum(N11(:,t))*Z1(1,t)/(Cz111+Z1(1,t))-
M121*sum(N21(:,t))*Z1(1,t)/(Cz121+Z1(1,t));

```

```

%-----PEREHOD V SL GOD-----

```

```

        W11sr(2:5,t+1)=KW11*W11sr(1:4,t);
        W11sr(1,t+1) = 0;

```

```

        W12sr(2:5,t+1)=KW12*W12sr(1:4,t);
        W12sr(1,t+1) = 0;

```

```

%

```

```

        W21sr(2:8,t+1)=KW21*W21sr(1:7,t);
        W21sr(1,t+1) = 0;

```

```

        W22sr(2:8,t+1)=KW22*W22sr(1:7,t);
        W22sr(1,t+1) = 0;

```

```

        W23sr(2:8,t+1)=KW23*W23sr(1:7,t);
        W23sr(1,t+1) = 0;

```

```

%

```

```

        N13(2:5,t+1)=(KN13*N13(1:4,t));
        N13(1,t+1) = 0;

```

```

        N12(2:5,t+1)=(KN12*N12(1:4,t));
        N12(1,t+1) = 0;

```

```

        N11(2:5,t+1)=(KN11*N11(1:4,t));
        N11(1,t+1) = 0;

```

```

%

```

```

        N24(2:8,t+1)=(KN24*N24(1:7,t));
        N24(1,t+1)=0;

```

```

        N23(2:8,t+1)=(KN23*N23(1:7,t));
        N23(1,t+1)=0;

```

```

        N22(2:8,t+1)=(KN22*N22(1:7,t));
        N22(1,t+1)=0;

```

```

        N21(2:8,t+1)=(KN21*N21(1:7,t));
        N21(1,t+1)=0;

```

```

        N13(2:5,t+1)=fix(N13(2:5,t+1));%
        N12(2:5,t+1)=fix(N12(2:5,t+1));%
        N11(2:5,t+1)=fix(N11(2:5,t+1));%
        N24(2:8,t+1)=fix(N24(2:8,t+1));%

```



```

        N23(2:8,t+1)=fix(N23(2:8,t+1));%
        N22(2:8,t+1)=fix(N22(2:8,t+1));%
        N21(2:8,t+1)=fix(N21(2:8,t+1));%
        Z1(1,t+1)=fix(Z1(1,t+1));
        Z2(:,t+1)=fix(Z2(:,t+1));

end

Stime=1;%250;
Ttime=(kolvolet+1)*dlinagoda;
Step = 1;%25;

    %clf;

    NNN21= sum(N21(1:8,1:Step:Ttime));
    NNN22= sum(N22(1:8,1:Step:Ttime));
    NNN23= sum(N23(1:8,1:Step:Ttime));
    NNN24= sum(N24(1:8,1:Step:Ttime));

    NNN11= sum(N11(1:5,1:Step:Ttime));
    NNN12= sum(N12(1:5,1:Step:Ttime));
    NNN13= sum(N13(1:5,1:Step:Ttime));

    ZZ2 = sum(Z2(1:3,1:Step:Ttime));

    ttt=0;

for iiii=Stime:dlinagoda:Ttime-dlinagoda

    ttt=ttt+1;

    NNNN21(1,ttt)=mean(NNN21(1,iiiii:iiiii+dlinagoda-1));
    NNNN22(1,ttt)=mean(NNN22(1,iiiii:iiiii+dlinagoda-1));
    NNNN23(1,ttt)=mean(NNN23(1,iiiii:iiiii+dlinagoda-1));
    NNNN24(1,ttt)=mean(NNN24(1,iiiii:iiiii+dlinagoda-1));

    NNNN11(1,ttt)=mean(NNN11(1,iiiii:iiiii+dlinagoda-1));
    NNNN12(1,ttt)=mean(NNN12(1,iiiii:iiiii+dlinagoda-1));
    NNNN13(1,ttt)=mean(NNN13(1,iiiii:iiiii+dlinagoda-1));

    ZZZ2(1,ttt) = mean(ZZ2(1,iiiii:iiiii+dlinagoda-1));
    ZZZ1(1,ttt) = mean(Z1(1,iiiii:iiiii+dlinagoda-1));

end

```



```

figure(1);

subplot(4,1,1); plot(NNNN21,'r');
title('N2Integer');
subplot(4,1,2); plot(NNNN22,'r');
subplot(4,1,3); plot(NNNN23,'r');
subplot(4,1,4); plot(NNNN24,'r');

figure(2);

subplot(3,1,1); plot(NNNN11,'r');
title('N1Integer');
subplot(3,1,2); plot(NNNN12,'r');
subplot(3,1,3); plot(NNNN13,'r');

figure(3);

subplot(2,1,1); plot(ZZZ1,'r');
title('ZInteger');
subplot(2,1,2); plot(ZZZ2,'r');

    locname = sprintf('%sr0=%sWcr22=%s', name,
int2str(r0*10), int2str(Wcr22*10));
    save(locname);
end
end
Endtime = datestr(now,'HH:MM:SS AM');
disp(Endtime);

function
[f,fdo,L]=erfforfish44Integer(Wsrednee,sigma,Wcr,Wcrdo,
Wcrposle,N)
    l=0.5*(1+erf((Wcrposle-Wsrednee)/sqrt(2*sigma^2)))-
0.5*(1+erf((Wcrdo-Wsrednee)/sqrt(2*sigma^2)));
    if l>0
        L=(0.5*(1+erf((Wcrposle-
Wsrednee)/sqrt(2*sigma^2)))-0.5*(1+erf((Wcr-
Wsrednee)/sqrt(2*sigma^2))))*N/l;

        x=Wcr;

```



```

        f1=-sigma*exp(-(x-
Wsrednee)^2/(2*sigma^2))/sqrt(2*pi)+Wsrednee*0.5*erf((x
-Wsrednee)/(sigma*sqrt(2)));
        x=Wcrposle;
        f2=-sigma*exp(-(x-
Wsrednee)^2/(2*sigma^2))/sqrt(2*pi)+Wsrednee*0.5*erf((x
-Wsrednee)/(sigma*sqrt(2)));
        x=Wcrdo;
        f3=-sigma*exp(-(x-
Wsrednee)^2/(2*sigma^2))/sqrt(2*pi)+Wsrednee*0.5*erf((x
-Wsrednee)/(sigma*sqrt(2)));

        fdo=(f1-f3)*N/l;
        f=(f2-f1)*N/l;
        ffix=(L-fix(L))*Wcr;
        fdo=(f1-f3)*N/l+ffix;
        f=(f2-f1)*N/l-ffix;

    else
        f=0;
        fdo=0;
        L=0;
    end

end

```


Бифуркационные диаграммы для моделей (89)-(94) в MatLab:

```
clear all
n=10000;
y0=750;
K=1000;
c=1;
diapr=1.9:0.001:2.72;%for (93)-(94) %for (89)-(90)
2:0.02:30%for (91)-(92) 1.8:0.0001:3
m=size(diapr,2);
y = zeros(m,n);
y(:,1) = y0;
t1=0;
    for r=diapr;
        t1=t1+1;
        for t=1:n-1
% y(t1,t+1) =(r*y(t1,t)*(1-y(t1,t)/K)+y(t1,t));% (89)
% y(t1,t+1) =fix(r*y(t1,t)*(1-y(t1,t)/K)+y(t1,t));%(90)
% y(t1,t+1) = (r*y(t1,t)*exp(-c*y(t1,t)/K));%(91)
% y(t1,t+1) = fix(r*y(t1,t)*exp(-c*y(t1,t)/K));%(92)
        y(t1,t+1) =(y(t1,t)-r*y(t1,t)*log(y(t1,t)/K));%(93)
%y(t1,t+1) =fix(y(t1,t)-r*y(t1,t)*log(y(t1,t)/K));%(94)
        end
    end

plot(diapr,y(:,4000:9000),'.k','MarkerSize',1);
```


Реализация численного рекуррентного анализа в MatLab:

```
clear all
Starttime = datestr(now, 'HH:MM:SS AM');

disp(Starttime);
load('Lmin');
epsilon=[0.05, 0.09, 0.04, 0.09;
         0.05, 0.06, 0.02, 0.07;
         0.09, 0.06, 0.02, 0.02;
         0.08, 0.08, 0.05, 0.1;];
S1=zeros(16,1);
S2=zeros(16,1);
lyambda1=zeros(16,1);
lyambda2=zeros(16,1);
proc=zeros(16,16);
tt111=0;
for jj1=4%:2:4%1:4
    clear data
    clear filename
    if jj1==1
        filename='ZOO2chisl';
    elseif jj1==2
        filename='ZOO2biomassa';
    elseif jj1==3
        filename='FITO2kletki';
    elseif jj1==4
        filename='FITO2biomassa';
    end
    load(filename);
for jj2=1:4
    ep=epsilon(jj2,jj1);
    clear x1
    x1=data(:,jj2)';
    u=x1;
    h=1;%Lmin(jj2,jj1);
    p=1;
    [U,N1]=Uform(p,h,u);
    delta=Udelta(U,N1,p);
    K21=zeros(size(ep,2),N1);
    K22=zeros(size(ep,2),N1);

    t1=0;
    for eps1 =ep%
        t1=t1+1;
    Tpr=zeros(1,size(data,2));
```



```

D2=D2form(delta,eps1,N1);

plotREC;
D2=D4form(delta,eps1,N1,p,h);
proc(jj2,jj1)=2*sum(sum(D2))/N1^2;

P=zeros(size(ep,2),N1);
P=Pform(N1,D2,P,t1);
S1=S1form(S1,1,(jj1-1)*4+jj2,N1,P,h,p,eps1,t1,Tpr);
K21=K21form(D2,N1,t1,K21);
for t22=1:size(P,2)
    P2=zeros(1,N1);
    for t21=t22:size(P,2)
        if t21>=t22
            P2(1,t21)=P(t1,t21)*(t21-t22+1);
        else P2(1,t21)=0;
        end
    end
    K22(t1,t22)=-log((sum(P2(1,1:N1-
1)*2)+P2(1,N1))/N1^2);
end
end
locname = sprintf('%s jj1=%s p=%s', filename,
int2str(jj1), int2str(p));
save(locname);
end
Endtime = datestr(now,'HH:MM:SS AM');
disp(Endtime);

```

plotREC

```

RecData2 = zeros(2, N1);
K=1;
for i = 1:N1
    for j = 1:N1
        if (D2(i,j) == 1)
            RecData2(1,K) = i;
            RecData2(2,K) = j;
            K=K+1;
        end
    end %j
end %

```



```

        tt111=tt111+1;
        if tt111>2
            yp=0.05;
        else yp=0.52;
        end
        if tt111==1||tt111==3
            xp=0.1;
        elseif tt111==2||tt111==4
            xp=0.55;
        elseif tt111==3||tt111==7
            xp=0.55;
        elseif tt111==4||tt111==8
            xp=0.55;
        end
%
%
hold on;
        subplot('Position',[xp yp 0.4 0.4]);
        plot(RecData2(1,:),RecData2(2,:),'.k');
        axis([0 N1 0 N1]);
        if jj2==1
            name1='Нарочь Малый плес';%'a '
        elseif jj2==2
            name1='Нарочь Большой плес';%'b '
        elseif jj2==3
            name1='Мястро';%'c '
        elseif jj2==4
            name1='Баторино';%'d '
        end
        name=filename;
        sp1=sprintf('%s ', name1);
        title(sp1);

```

```

function [U,N1]=Uform(p,h,u)
g=(p-1)*h;
j=0;
U1=zeros(size(u,2)-g,p);
for t=g+1:size(u,2);
    j=j+1;
    U1(j,1:p)=u(1,t:-h:t-g);
end
N1 = length(U1(:,1));
for i=1:N1

```



```

        for j=1:p
            if U1(i,j)==-1
                for jjj=1:p
                    U1(i,jjj)=NaN;
                end
            end
        end
    end
    U=U1;
    N1 = length(U(:,1));
    for i=1:N1
        for j=1:p
            U(i,j)=U(i,j)/max(u);
        end
    end
end

function delta=Udelta(U,N1,p)
    delta = zeros(N1,N1);
    for i = 1:N1
        for j = 1:N1
            delta(i,j)=sqrt(sum((U(i,1:p)-U(j,1:p)).^2));
        end;
    end;
end

function D2=D2form(delta,eps1,N1)
    D2=zeros(N1,N1);
    for i = 1:N1
        for j = 1:N1
            if delta(i,j) < eps1
                D2(i,j) = 1;
            else
                D2(i,j) = 0;
            end;
        end;
    end;
    for i = 1:N1
        D2(i,i) = 1;
    end
end

function D2=D4form(delta,eps1,N1,p,h)
    D2=zeros(N1,N1);

```



```

    for i = 1:N1
        for j = i+(p-1)*h+1:N1
            if delta(i,j) <= eps1
                D2(i,j) = 1;
            else
                D2(i,j) = 0;
            end;
        end;
    end;
end

function P=Pform(N1,D2,P,t1)
    PP=1;
    for konst=0:N1
        i=1;
        l=0;
        while i<=N1-konst
            j=i+konst;
            PP=PP*D2(i,j);
            if PP==1&&i==N1-konst
                l=l+1;
                P(t1,l)=P(t1,l)+1;
            end
            if PP==1;
                i=i+1;
                l=l+1;
            else
                i=i+1;
                if l>0
                    P(t1,l)=P(t1,l)+1;
                end
                PP=1;
                l=0;
            end
        end
    end
end
end
end

```

```

function S1=S1form(S1,j11,tt,N1,P,h,p,eps1,t1,Tpr)

Tpr(tt,j11)=0;
if h>2
    x=h;
else x=2;

```



```

end
for t=x:N1-1
    Tpr(tt,j11)=Tpr(tt,j11)+t*P(t1,t);
end
Tpr(tt,j11)=Tpr(tt,j11)/sum(P(t1,x:N1-1));
S1(tt,1)=p;
S1(tt,2)=h;
S1(tt,(t1-1)*2+3)=Tpr(tt,j11);
S1(tt,(t1-1)*2+4)=eps1;

end

function K21=K21form(D2,N1,t1,K21) %K2
    for t22=1:N1
        for tttt=1:N1-t22+1
            for ssss=1:N1-t22+1
                Proizv=1;
                for kkkk=0:t22-1

Proizv=Proizv*D2(tttt+kkkk,ssss+kkkk);
                    end
                K21(t1,t22)=K21(t1,t22)+Proizv;
            end
        end
        K21(t1,t22)=-log(K21(t1,t22)*2/N1^2);
    end
end

Lmin=zeros(4,4);
for jj1=2%:4
for jj2=2%:2%:2
    sumu=0;
    ii11=0;
    for i1=1:size(u,2)
        if u(1,i1) ~= -1
            sumu=sumu+u(1,i1);
            ii11=ii11+1;
        end
    end
    usr=sumu/ii11;
    f=zeros(size(u));
    for i1=1:size(u,2)
        if u(1,i1) ~= -1
            f(1,i1)=u(1,i1)-usr;
        end
    end
end

```



```

        else f(1,i1)=NaN;
    end
end
R=zeros(1,300);
R1=zeros(1,300);
R2=zeros(1,300);
eps=0.1;
R11=zeros(300,size(u,2)-1);
for k=1:300

    for t=1:size(u,2)-k
        if isnan(f(1,t))==0&&isnan(f(1,t+k))==0
            R1(1,k)=R1(1,k)+f(1,t+k)*f(1,t);
            R11(k,t)=f(1,t+k)*f(1,t); %R1(1,k)+
            R2(1,k)=R2(1,k)+f(1,t)^2;
        end

    end

    R(1,k)=R1(1,k)/R2(1,k);
end
figure;
plot(abs(R),'.');
hold on;
plot(1:300,eps,'.k');
k=1;
while k<=300
    if abs(R(1,k))<eps
        Lmin(jj2,jj1)=k;
        k=1000;
    else k=k+1;
    end
end
end
end
end

```