На правах рукописи

Нуриева Наиля Илдусовна

ПРЕДСКАЗУЕМОСТЬ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ ОЗЁРНЫХ ГИДРОБИОНТОВ. АНАЛИЗ НАБЛЮДЕНИЙ И МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

03.01.02 – биофизика

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата физико-математических наук

Пущино - 2019

Работа выполнена в лаборатории биофизики возбудимых сред Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института теоретической и экспериментальной биофизики Российской академии наук (ИТЭБ РАН), г. Пущино

Научные руководители: доктор физико-математических наук, профессор **Медвинский Александр Берельевич;** кандидат физико-математических наук **Русаков Алексей Вячеславович**

Официальные оппоненты: доктор физико-математических наук, профессор **Ризниченко Галина Юрьевна** (профессор, зав сектором информатики и биофизики сложных систем кафедры биофизики биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, г. Москва); доктор физико-математических наук **Тютюнов Юрий Викторович** (гл.н.с. лаборатории информационных технологий и математического моделирования отдела аридных зон Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный исследовательский центр Южный научный центр РАН», г. Ростов-на-Дону)

Ведущая организация: Институт математических проблем биологии РАН – филиал Федерального государственного учреждения «Федеральный исследовательский центр Институт прикладной математики им. М.В. Келдыша Российской академии наук», лаборатория вычислительной экологии (г. Пущино)

Защита диссертации состоится «26» июня 2019 г. в 15 часов на заседании совета Д 002.093.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте теоретической и экспериментальной биофизики Российской академии наук по адресу: ул. Институтская, 3, г. Пущино, 142290, Московская область.

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной библиотеке ПНЦ РАН по адресу: ул. Институтская, 3, г. Пущино, 142290, Московская область, и на сайте ИТЭБ РАН: http://web.iteb.psn.ru/news.htm.

Автореферат разослан «____»_____2019 г.

Ученый секретарь
Диссертационного совета
кандидат физико-математических наук Н.Ф.Ланина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность.

Актуальность исследования водных экосистем в первую очередь связана с всё 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 привести к цветению водоёма и заморным явлениям. Хозяйственная деятельность человека также значительно усиливает масштабы и интенсивность биологических инвазий – натурализаций видов, изначально несвойственных данной экосистеме. Данные проблемы требуют серьёзных 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 разработано множество моделей различных уровней детализации (Ricker, 1954, Beverton, Holt, 1957, Medvinsky et al., 2001, Turchin, 2003, Caplat et al., 2008, Upadhyay et al., 2010 и многие другие), описывающих 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.

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 размерно-возрастной структурированности и фактора целочисленности популяций на предсказуемость их динамики.

Научная новизна.

В работе представлены следующие новые результаты:

1. С использованием численного рекуррентного анализа временных рядов проведены оценки характера и предсказуемости динамики фитопланктона и зоопланктона Нарочанских озёр. Показано, что эта динамика является хаотической, проведена оценка горизонта предсказуемости этой динамики. Показано, что динамика фитопланктона характеризуется как минимум двумя степенями свободы.
2. С использованием концептуальных математических моделей показано, что собственная динамика популяций с учётом их целочисленности может обусловливаться конкуренцией между аттракторами. Показано, что 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. С помощью оригинальной математической модели, учитывающей размерно-возрастную структуру популяций зоопланктона и рыбы и трофические взаимодействия между популяциями, показано, что эндогенные факторы могут являться причиной наблюдаемых в природе долгопериодических (с периодом в десятки лет) колебаний численности популяции рыб.
4. Показано, что миграции рыб между биотопами могут инициировать дестабилизацию хаотических режимов.
5. С помощью анализа данных гидрологического мониторинга показано, что 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.

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.

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 контролируется процессами миграции в неоднородной среде обитания, а также свойствами нижележащего трофического уровня, а именно – скоростью роста зоопланктона.

3. Хаотический аттрактор определяет горизонт предсказуемости планктона Нарочанских озёр.

Апробация работы.

Основные результаты работы были представлены на ряде конференций: XII Международная научная школа-конференция молодых ученых «Биология – наука XXI века» (Пущино, 2008), Актуальные проблемы биоэкологии (Москва, 2008), Экология. Экономика. Информатика. (Ростов-на-Дону, 2010), Математика. Компьютер. Образование (Пущино, 2009; Дубна, 2014, 2016), Сучасні проблеми науки та освіти (Харків, 2014), Экспериментальная и теоретическая биофизика (Пущино, 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 (Пущино, 2009, 2017), 11th European Conference on Mathematical and Theoretical Biology (Lisbon, 2018), Пресноводные экосистемы – современные вызовы (Иркутск, 2018).

Публикации по теме диссертации.

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

Финансовая поддержка.

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

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 наименований.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые исследования

Данные полевых исследований были любезно предоставлены сотрудниками Белорусского государственного университета. Мониторинг проводился в период с 1978 по 2013 гг. на трёх озёрах Нарочанской группы: Баторино, Мястро и Нарочь. Озёра расположены на северо-западе Беларуси, являются полимиктическими и различаются по морфометрическим и гидрологическим параметрам.

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 $y = (y_1, y_2, \dots, y_n)$:

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

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. $M_i = n + 1 - S_i, i = 1, 2, \cdots, n$.

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

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

Оценка горизонта предсказуемости и нижнего предела суммы положительных ляпуновских экспонент 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:

$$R_{i,j} = \begin{cases} 1 \; при \; \overrightarrow{u_i} \approx \overrightarrow{u_j}, m.e. \; \left|\overrightarrow{u_i} - \overrightarrow{u_j}\right| < \varepsilon \\ 0 \; при \; \overrightarrow{u_i} \not\approx \overrightarrow{u_j} \end{cases}, \quad (3)$$

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

Среднее значение u_t суть $\langle u \rangle = \frac{1}{N}\sum_{t=1}^{N} u_t$, (4)

где N – длина анализируемого временного ряда.

Флуктуация $f_t = u_t - \langle u \rangle$ (5)

Автокорреляционная функция

$$Ac = \frac{\sum_{t=1}^{N-k} f_{t+k} f_t}{\sum_{t=1}^{N-k} f_t^2} \quad (6)$$

Величина l_{min} удовлетворяет неравенству

$$\left|Ac_{l_{min}} - 0\right| < \varepsilon \quad (7)$$

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 $<l>$ при условии: $l>l_{min}$. Эта средняя длина отражает тот интервал времени, в течение которого дивергенция ещё не значительна. Гистограмма диагональных линий длин l:

$$P(\varepsilon, l) = \sum_{i,j=1}^{N}\left(1 - R_{i-1,j-1}(\varepsilon)\right)\left(1 - R_{i+l,j+l}(\varepsilon)\right)\prod_{k=0}^{l-1} R_{i+k,j+k}(\varepsilon) \quad (8)$$

Таким образом:

$$T_{pr} \equiv \langle l \rangle = \frac{\sum_{l=l_{min}}^{N} lP(l)}{\sum_{l=l_{min}}^{N} P(l)} \quad (9)$$

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

$$K_2(\varepsilon, l) = -\frac{1}{l\Delta t} ln\left(\frac{1}{N^2}\sum_{t,s=1}^{N}\sum_{k=0}^{l-1} R_{t+k,s+k}(\varepsilon)\right) \quad (10)$$

Здесь, Δt – шаг по времени.

Если мы отложим зависимость

$$P_c(\varepsilon, l) = \frac{1}{N^2}\sum_{t,s=1}^{N}\prod_{k=0}^{l-1} R_{t+k,s+k}(\varepsilon) \quad (11)$$

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:

$$K_2 \leq \sum_{\lambda_i>0}\lambda_i \quad (12)$$

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

$$\vec{N}_{T/2} = \left(N_{T/2}, N_{(T/2)-1}, N_{(T/2)-2}, \dots, N_{(T/2)-d+1}\right), \quad (13)$$

Где d – размерность вложения (Ott, 2002)

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

$$\vec{P}_{t_i} = \left(P_{t_i}, P_{t_i-1}, P_{t_i-2}, \dots, P_{t_i-d+1}\right),\ i = 1,2,\cdots,m, \quad (14)$$

Такого что

$$\left|\vec{N}_{T/2} - \vec{P}_{t_i}\right| < \varepsilon \ll 1; \quad (15)$$

3) Предсказание значения

$$N'_{(T/2)+1} = \frac{1}{m}\sum_{i=1}^{m} P_{t_i+1}; \quad (16)$$

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)

$$E = \frac{1}{n}\sum_{t=T/2+2}^{T/2+n}\left|\frac{N'_t - N'_{t-1}}{N_t - N_{t-1}} - 1\right|. \quad (17)$$

Для количественной оценки горизонта предсказуемости (Tpr) 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).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика структурированной популяции

Введение

Особенности динамики популяций рыб, в том числе колебания их численности, традиционно связывают с характеристиками возрастной

структуры стада (общее число возрастных групп, возрастной состав половозрелой части популяции, возрастной состав пополнения и т.п.), отражающими особенности временной организации воспроизводства.

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.

Модель

Модель учитывает трофические взаимодействия зоопланктона, мирной и хищной рыбы. При этом вся популяция зоопланктона представлена пополнением и размерно-возрастными когортами взрослого зоопланктона, популяция рыбы-планктонофага – тремя размерно-возрастными когортами, а популяция хищника – четырьмя. Трофические отношения и схема жизненного цикла гидробионтов показаны на рисунке 1.

Прототипом модельной популяции зоопланктона являются ракообразные рода *Daphnia*, прототипом модельной популяции мирного вида рыб – плотва (*Rutilus rutilus*), а хищного вида рыб – судак (*Sander lucioperca*). Шаг модели равен 10 дням.

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).

Популяции мирной рыбы N_1 представлены 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 Z_1, тогда как особи средней когорты – крупным зоопланктоном Z_2. В течение сезона численность молоди плотвы изменяется за счёт естественной смертности, а также за счёт выедания её хищным видом.

Судак принадлежит к типичным облигатным хищникам и начинает питаться молодью 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).

Потребление зоопланктона рыбой, а также мирной рыбы хищником в уравнениях описывается функцией Холлинга типа II (Kot, 2001; Holling, 1959). Переход из одной когорты в другую совершается по достижении массой тела порогового значения. Мы предполагаем, что распределение рыб по массе является нормальным:

$$f\left(\omega_{p(m)}^{k}-\bar{\omega}_{p(m)}^{k}\right)=\frac{\frac{1}{\sigma_{p(m)}^{k}\sqrt{2\pi}}exp\left(-\frac{\left(\omega_{p(m)}^{k}-\bar{\omega}_{p(m)}^{k}\right)^{2}}{2\left(\sigma_{p(m)}^{k}\right)^{2}}\right)}{\sum_{\omega_{p(m)}^{k}=\omega_{cr}}^{\omega_{max}}\frac{1}{\sigma_{p(m)}^{k}\sqrt{2\pi}}exp\left(-\frac{\left(\omega_{p(m)}^{k}-\bar{\omega}_{p(m)}^{k}\right)^{2}}{2\left(\sigma_{p(m)}^{k}\right)^{2}}\right)}. \quad (18)$$

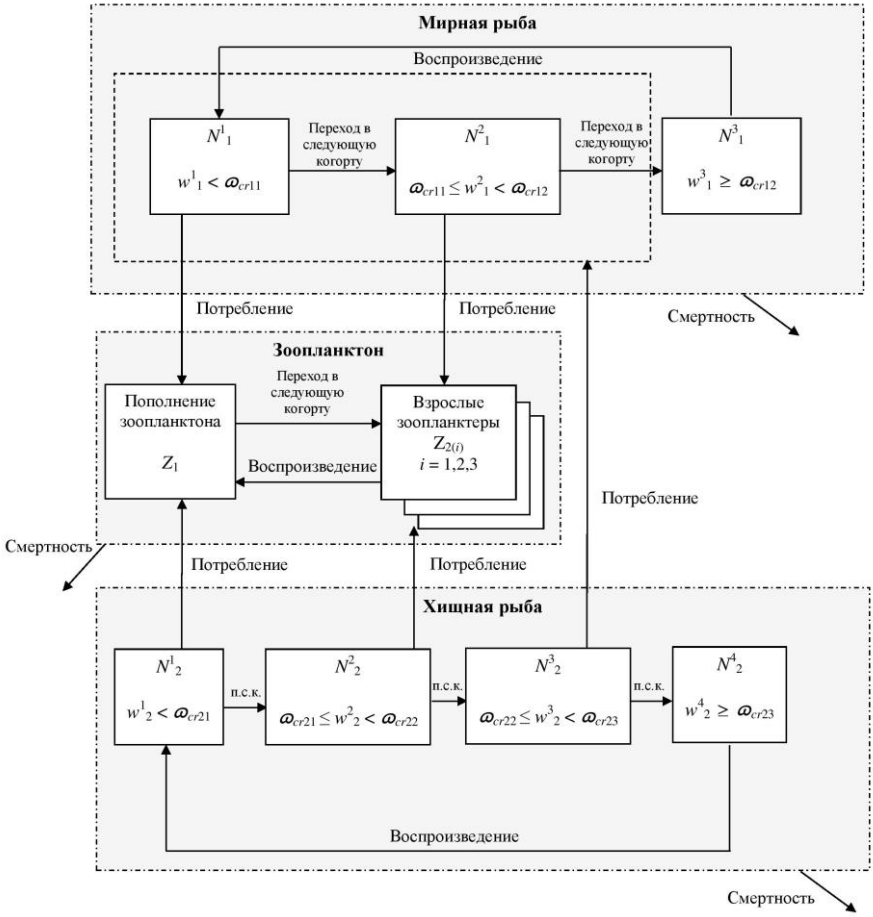

Рисунок 1. Схема жизненных циклов и трофических отношений гидробионтов: N_i^k — численность мирной (i = 1) и хищной (i = 2) рыбы на k-ой стадии жизненного цикла; ω_i^k — средняя масса мирной (i = 1) и хищной (i = 2) рыбы на k-ой стадии жизненного цикла; ω_{crij} — пороговое значение массы при переходе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

Величина дисперсии $\left(\sigma_{p(m)}^{k}\right)^{2}$ в уравнении (18) зависит от средней массы $\bar{\omega}_{p(m)}^{k}$ (Zakęś et al., 2003, Kowalska, 2006). При этом

$$\sigma_{p(m)}^{k} = \nu_{p(m)}^{k}\bar{\omega}_{p(m)}^{k}, \tag{19}$$

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

Функция $l_{p(m)}^{k}\left(\bar{\omega}_{p(m)}^{k}, N_{p(m)}^{k}\right)$ 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. Функция $l_{p(m)}^{k}\left(\bar{\omega}_{p(m)}^{k}, N_{p(m)}^{k}\right)$ имеет следующий вид:

$$l_{p(m)}^{k}\left(\bar{\omega}_{p(m)}^{k}, N_{p(m)}^{k}\right) = \sum_{\bar{\omega}_{p(m)}^{k}=\omega_{cr}}^{\omega_{max}} f\left(\omega_{p(m)}^{k} - \bar{\omega}_{p(m)}^{k}\right) N_{p(m)}^{k}. \tag{20}$$

Продолжительность жизни мирного вида рыб принята равной пяти годам, хищного – восьми годам. Предполагается, что смертность особей, принадлежащих старшим когортам, определяется исключительно достижением рыбой предельного возраста.

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 мирной рыбы (N_1) и 86% популяции хищной рыбы (N_2).

Результаты

Динамика популяций при однородной среде обитания

Процессы, которые описываются моделью, проявляют себя в виде внутригодовых периодических колебаний плотности всех популяций, т.е. зоопланктона, мирной рыбы и хищника. При скорости размножения зоопланктона r_0=6,3 усреднённые в рамках одного года плотности популяций не изменяются год от года. Однако рост темпов воспроизводства зоопланктона (r_0) 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. Дальнейший рост численного значения параметра r_0 приводит к нарушению регулярности колебаний усреднённых годовых значений плотности популяций.

На рисунке 2 представлены результаты исследования характера динамики одной из когорт хищной рыбы, а именно изменения во времени величины $\bar{N}_2^3$ в двумерном пространстве параметров (r_0, ω_{cr22}). Указанные параметры характеризуют темп воспроизводства зоопланктона (параметр r_0) и изменение физиологического порога перехода на хищничество (параметр ω_{cr22}).

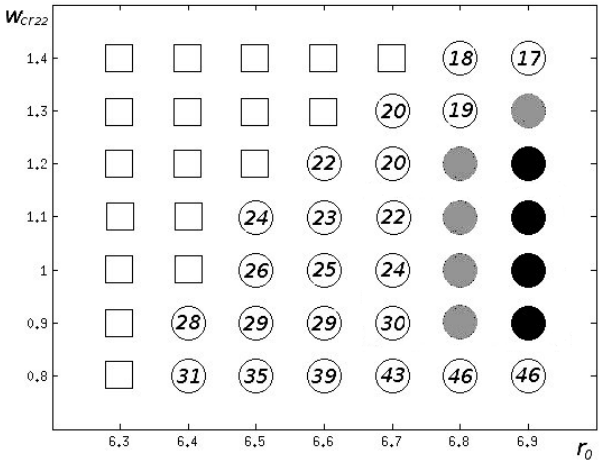

Рисунок 2. Зависимость характера динамики усредненной в рамках одного года суммарной (по возрасту) плотности популяции хищника $\bar{N}_2^3$ от параметров r_0 и ω_{cr22}. Квадраты соответствуют неизменной во времени плотности $\bar{N}_2^3$. Окружности с числами внутри соответствуют регулярным колебаниям плотности популяции хищника $\bar{N}_2^3$; числа обозначают значения периода этих колебаний. Серые круги отмечают квазирегулярные колебания, а чёрные круги – 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 $\bar{N}_2^3$ при r_0=6,9 Λ=+0,36 (для вычисления показателя Ляпунова мы применяли метод, предложенный в (Kantz, Schreiber, 1997)). При r_0= 6,8 возникают квазирегулярные колебания (Nisbet, Gurney, 1976), т.е. колебания, период которых сохраняется постоянным, в то время как их амплитуда нерегулярно изменяется во времени.

Все колебания плотности популяции, которые происходят в модели, характеризуются периодами в десятки лет. Результаты компьютерных экспериментов свидетельствуют о том, что продолжительность жизни хищника T_l. является решающим фактором, лежащим в основе генерации долгопериодических колебаний. Действительно, как видно из рисунка 3, период колебаний T_m резко снижается при уменьшении T_l с 8 до 5 лет.

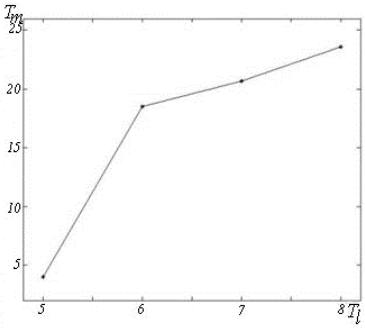

Рисунок 3. Зависимость периода колебаний T_m от продолжительности жизни хищника T_l.

Реальные водоемы характеризуются пространственной неоднородностью среды обитания гидробионтов. В данной работе это обстоятельство учитывается неявным образом. Предполагается, что половозрелая достигшая максимальной массы мирная рыба из когорты $\overline{N}_1^3$ покидает литоральную зону водоёма.

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 предполагается, что миграции как планктоноядных, так и хищных рыб между соседними биотопами пропорциональны разнице в количестве пищи между биотопами.

Коэффициенты связи k_1 и k_2 характеризуют интенсивность миграции рыбы в зависимости от разницы концентраций пищевого ресурса, k_1 – коэффициент связи для мирной рыбы, k_2 – для хищной. В том случае, если 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, а во втором биотопе $r_0^{(2)} = 6{,}5$, что для одиночного биотопа соответствовало бы регулярным колебаниям среднегодовых плотностей популяции, 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.

Влияние межбиотопной миграции на характер динамики когорты $\overline{N}_2^{3(1)}$ 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) проявляется в том, что при $k_1 = 0{,}5$ колебания $\bar{N}_2^{3(1)}$ являются хаотическими. С увеличением интенсивности миграций хаотический режим переходит в режим регулярных колебаний. Это означает, что миграция рыбы может дестабилизировать как стационарный, так и хаотический режим, приводя к регулярным и квазирегулярным колебаниям плотностей рыбных популяций.

Динамика целочисленной популяции

Введение

Модели с непрерывным состоянием широко распространены. Однако 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.

Модели

Логистическое отображение:

$$N_{t+1} = rN_t\left(1 - \frac{N_t}{K}\right) + N_t\ , \tag{21}$$

где N – численность популяции, t – время, K – это ёмкость среды обитания, и r представляет собой модельную постоянную. Разностная логистическая модель может порождать и регулярную, и хаотическую динамику (Ott, 2002).

Целочисленный аналог логистического отображения:

$$N_{t+1} = \mathrm{int}\left[rN_t\left(1 - \frac{N_t}{K}\right) + N_t\right]. \tag{22}$$

Здесь int[x] означает целую часть от x.

Отображение Рикера:

$$N_{t+1} = rN_t\exp\left(-\frac{c}{K}N_t\right), \tag{23}$$

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. Модель Рикера воспроизводит сложную динамику, включая хаос (Solé, Bascompte, 2006).

Целочисленный аналог модели Рикера:

$$N_{t+1} = \mathrm{int}\left[rN_t\exp\left(-\frac{c}{K}N_t\right)\right] \tag{24}$$

Модель Гомпертца:

Еще одной моделью, которая может демонстрировать сложное динамическое поведение, является разностное уравнение Гомпертца.

Уравнение Гомпертца используется в экологии промысла (Fox, 1970). Здесь мы используем отображение Гомпертца в виде:

$$N_{t+1} = -rN_t \ln\frac{N_t}{K} + N_t, \quad (25)$$

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:

$$N_{t+1} = \mathrm{int}\left[-rN_t \ln\frac{N_t}{K} + N_t\right]. \quad (26)$$

Мы исследовали два варианта воздействия шума на динамику системы. Аналогами, содержащими стохастическую компоненту для уравнения (22) были:

$$N_{t+1} = \mathrm{int}\left[r(1+\sigma\nu)N_t\left(1-\frac{N_t}{K}\right) + N_t\right] \quad (27)$$

и

$$N_{t+1} = \mathrm{int}\left[rN_t\left(1-\frac{N_t}{K(1+\sigma\nu)}\right) + N_t\right]. \quad (28)$$

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

Аналоги, содержащие стохастическую компоненту для уравнения (24):

$$N_{t+1} = \mathrm{int}\left[r\exp(\sigma\nu)N_t\exp\left(-\frac{c}{K}N_t\right)\right] \quad (29)$$

и

$$N_{t+1} = \mathrm{int}\left[rN_t\exp\left(-\frac{c}{K(1+\sigma\nu)}N_t\right)\right]. \quad (30)$$

Аналоги, содержащие стохастическую компоненту для уравнения (26):

$$N_{t+1} = \mathrm{int}\left[-r\ln(e+\sigma\nu)\,N_t\ln\frac{N_t}{K} + N_t\right] \quad (31)$$

и

$$N_{t+1} = \mathrm{int}\left[-rN_t\ln\frac{N_t}{K(1+\sigma\nu)} + N_t\right]. \quad (32)$$

Результаты

Детерминированная динамика целочисленных моделей

На рисунке 4 представлены бифуркационные диаграммы моделей с непрерывным состоянием (21) (рис. 4а), (23) (рис. 4в) и (25) (рис. 4д) и бифуркационные диаграммы целочисленных версий этих моделей: уравнения (22), (24) и (26) (рис. 4б, г и е соответственно). Бифуркационные диаграммы моделей с непрерывным состоянием показывают переход от стационарного состояния к регулярным колебания (в качестве примера см. верхнюю вставку на рис. 4а), а затем переход к хаотической динамике через удвоения периода (пример хаотических колебаний показан на нижней вставке на рис. 4а). На первый взгляд бифуркационные диаграммы целочисленных моделей в правой колонке (рис. 4) похожи на бифуркационные диаграммы моделей с непрерывным состоянием (левая колонка на рис. 4). Единственным заметным отличием является большая разреженность бифуркационных диаграмм целочисленных моделей в «хаотических» регионах по сравнению с их непрерывными аналогами.

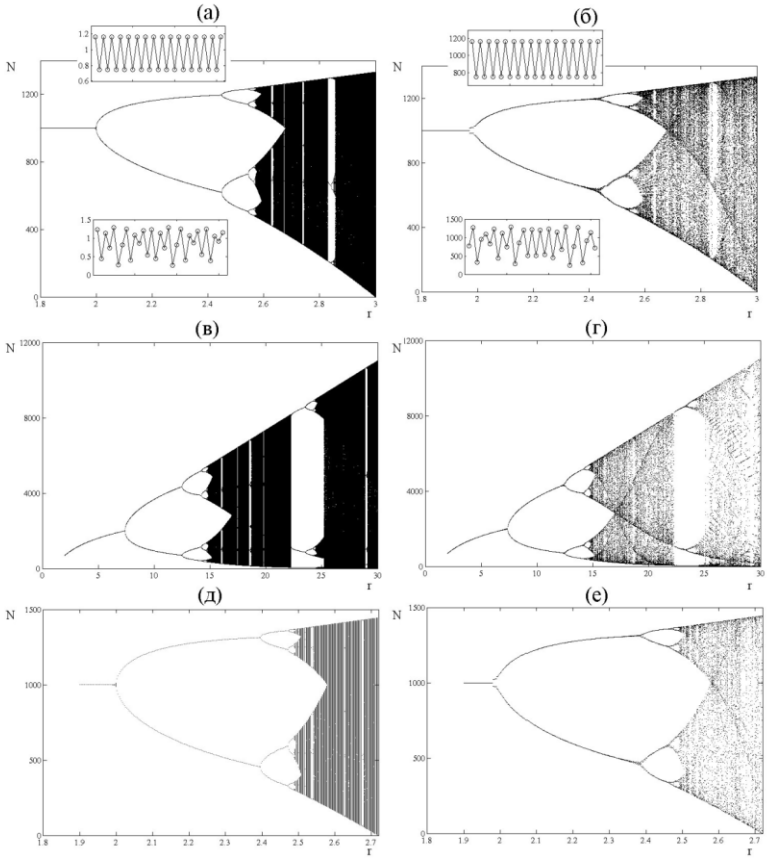

Рисунок 4. Бифуркационные диаграммы для моделей с непрерывным значением переменной состояния (левая колонка) и целочисленных аналогов этих моделей (правая колонка). K=1000. Показано 4000 итераций для каждого значения параметра r. (а) Логистическая модель (21). Примеры регулярного временного ряда (при 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 Λ=+0,44. Для вычисления ляпуновской экспоненты мы использовали метод, описанный в (Kantz, Schreiber, 1997). (б) целочисленный аналог логистической модели (22). Временные ряда при r=2,2 и при r=2,8 показаны на верхних и нижних вставках соответственно. (в) модель Рикера (23), K=1000, c=1. (г) целочисленный аналог модели Рикера (24), K=1000, c=1. (д) модель Гомпертца (25), K=1000. (е) целочисленный аналог модели Гомпертца (26), K=1000.

Однако, казалось бы, нерегулярные колебания (в качестве примера см. нижнюю вставку на рис. 4б), которые возникают в результате бифуркации

удвоения периода в целочисленных моделях (22), (24) и (26), на самом деле оказываются не хаотичными. Разница между динамиками модели с непрерывным состоянием и целочисленной модели отчётливо видна на рекуррентных диаграммах (рис. 5). На рис. 5а изображена рекуррентная диаграмма для хаотического временного ряда, генерируемого моделью с непрерывным значением переменной состояния (21). Эта рекуррентная диаграмма имеет сложную структуру, типичную для хаотической динамики (Eckmann et al., 1987). Однако целочисленный аналог (22) модели (21) при тех же значениях параметров создает регулярную рекуррентную диаграмму, которая отражает периодические изменения численности популяции (рис. 5б), хотя участок временного ряда (нижняя вставка на рис. 4б) выглядит как нерегулярный.

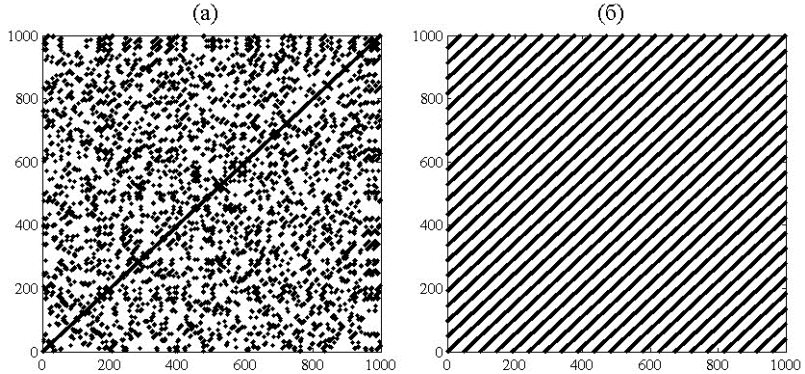

Рисунок 5. Рекуррентные диаграммы. (а) Хаотическая динамика, возникающая в непрерывной по переменной состояния логистической модели (21) при r=2,8. (б) Регулярная динамика, возникающая в дискретном аналоге логистической модели (22) при r=2,8. В обоих случаях K=1000. Размер окрестности 0, 005.

Нехаотический временной ряд целочисленной модели, параметрически соответствующий хаотическому временному ряду модели с непрерывным состоянием, состоит из периодически повторяющихся отрезков нерегулярных колебаний размера популяции. С ростом ёмкости среды K увеличивается длина L повторяющегося нерегулярного участка. Например, для $K = 5 \times 10^5$ L в целочисленном аналоге логистической модели (22) 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, Λ=+0.41 при $\mathrm{r} = 2.8,\ K = 5 \times 10^5$ для целочисленного аналога

логистической модели (22)). То есть соответствующие нерегулярные колебания можно оценить как хаотические.

Примечательно, что периодичность в динамике целочисленной модели может сочетаться с чувствительностью к начальным условиям, что часто рассматривается как признак хаотического поведения. На рисунке 6 показаны пять конкурирующих регулярных колебательных режимов (аттракторов), возникающих в модели Рикера (24). Все дискретные состояния конкурирующих аттракторов возникают при значениях параметров модели, соответствующих хаотической динамике моделей с непрерывным состоянием.

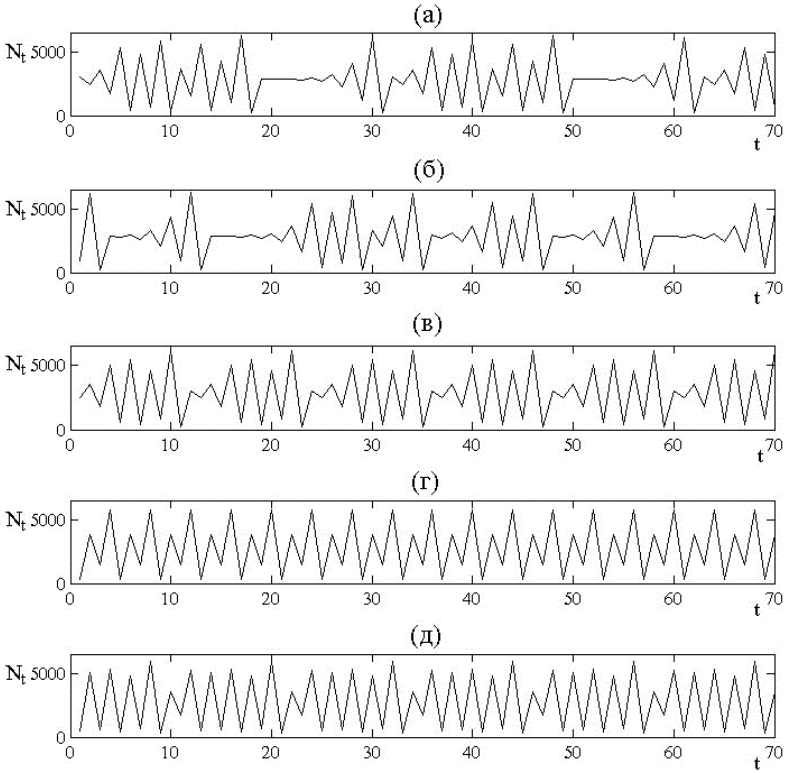

Рисунок 6. Аттракторы дискретного аналога модели Рикера (24) при различных начальных условиях: (а) N_0=167, (б) N_0=168, (в) N_0=169, (г) N_0=178, (д) N_0=179. Во всех случаях r=17, c=1, K=1000.

Динамика целочисленных моделей с добавочным стохастическим компонентом

Целочисленные модели (22), (24) и (26) не учитывают шум, в то время как реальные популяции всегда подвергаются воздействию стохастических факторов окружающей среды (Malchow et al., 2002; Coulson et al., 2004). С помощью моделей (27)–(32) мы оценили влияние шума на предсказуемость динамики численности модели на основе целых чисел.

Для расчёта горизонта предсказуемости используется алгоритм (13)-(17). Горизонт предсказуемости *Tpr* для стохастической версии (29) детерминированного отображения Рикера (24) равен в среднем 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 дискретным шумовыми аналогами исчезает по мере увеличения интенсивности шума σ. При σ = 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 (24), $Tpr = \infty$. В отличие от отображения (29) содержащие шум аналоги (27) и (31) 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 возникают, если внешний шум накладывается на ёмкость среды *K*; см. уравнения (28), (30) и (32). Для всех этих моделей *Tpr* примерно равен 15 временным шагам при σ= 0.0001 и почти вдвое меньше при σ= 0.005. Близкие значения *Tpr* получаются при добавлении шума к хаотической динамике модели с непрерывным состоянием.

Динамика целочисленной модели структурированной популяции

При целочисленном моделировании динамические режимы модели, учитывающей размерно-возрастную структуру популяции гидробионтов, отличаются от динамических режимов этой модели с непрерывными значениями переменных состояния (рис. 1). Характер динамики целочисленной модели при различных значениях параметров r_0 и ω_{cr22} показан на рисунке 7.

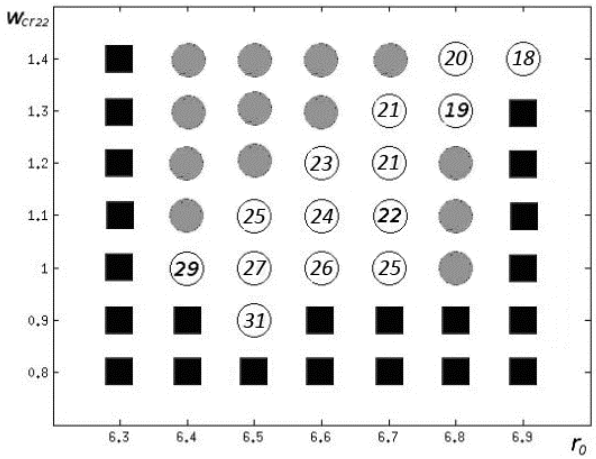

Рисунок 7. Зависимость характера динамики усредненной в рамках одного года суммарной (по возрасту) численности популяции хищника $\bar{N}_2^3$ от параметров r_0 и ω_{cr22}. Окружности с числами внутри соответствуют регулярным колебаниям плотности популяции хищника $\bar{N}_2^3$; числа обозначают значения периода этих колебаний. Серые круги обозначают квазирегулярные колебания, а чёрные квадраты – смерть гидробионтов.

При исследовании динамики целочисленной модели на каждом шаге бралась целая часть соответствующих действительных величин, а 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 км^2).

В динамике целочисленной модели при исследуемых значениях параметров отсутствует хаотический режим, при соответствующих значениях параметров численность гидробионтов снижается, что приводит к вымиранию модельных популяций. Также гибель гидробионтов целочисленной модельной популяции наблюдается при низких значениях r_0 и ω_{cr22}.

Дивергенция динамики хлорофилла *a* в Нарочанских озёрах

Введение

Нарочанские озёра – система связанных озёр с различным трофическим статусом. Мониторинг гидроэкологических параметров в Нарочанских озёрах проводится с 1978 года. 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 водных объектов (Carlson, 1977). Учитывая первостепенную роль

первичных планктонных продуцентов в эволюции озёрных экосистем, анализ динамики хлорофилла в каждом из озёр Нарочанской группы является особенно актуальным.

Результаты

В целом динамика концентрации хлорофилла *a* в каждом из трёх озёр за весь период исследований (1978–2013 гг.) является сходной (рис. 8). Коэффициенты корреляции между изменениями концентрации хлорофилла в разных озёрах за весь период наблюдений составляли 0,67–0,70 при уровне значимости менее 0,001.

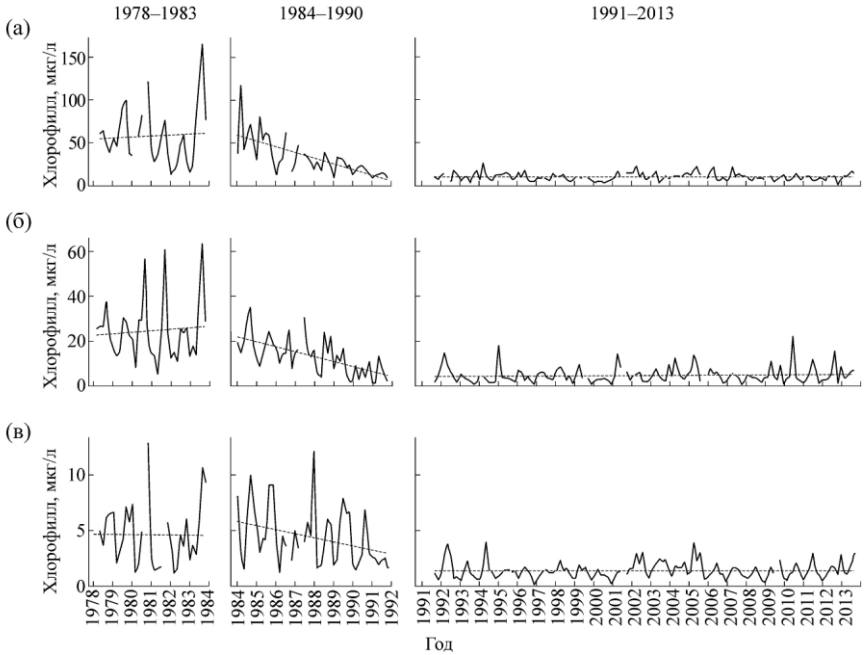

Рисунок 8. Динамика концентрации хлорофилла *a* в отдельные временные периоды в Нарочанских озёрах. (а) – Оз. Баторино, коэффициенты детерминации (R^2) линий тренда в 1978-1983 гг. 0,0039, в 1984-1990 гг. 0,52, в 1991-2013 гг. 0,0021; (б) – оз. Мястро, коэффициенты детерминации (R^2) линий тренда в 1978-1983 гг. 0,0077, в 1984-1990 гг. 0,41, в 1991-2013 гг. 0,008; (в) – оз. Нарочь, коэффициенты детерминации (R^2) линий тренда в 1978-1983 гг. 0,000005, в 1984-1990 гг. 0,11, в 1991-2013 гг. 0,0006.

Линии тренда, показанные на рисунке 8, и их коэффициенты детерминации свидетельствуют о том, что в динамике концентрации хлорофилла во всех озёрах чётко выражены три периода. Заметно

практически полное отсутствие 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. (рис. 8). 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 экосистемах носят ненаправленный характер без выраженного тренда.

Рассмотрим динамику концентрации хлорофилла в каждом из указанных выше периодов более детально. В табл. 1 представлены изменения корреляции между колебаниями концентраций хлорофилла в озёрах Нарочанской группы. Период 1991–2013 гг. характеризуется дивергенцией динамики хлорофилла в Нарочанских озёрах, что проявляется в отчётливом снижении корреляций (табл. 1) 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. 8).

Таблица 1. Коэффициенты корреляции концентрации хлорофилла *a* между озёрами в различные периоды. Уровень значимости составляет: *p < 0,05, **p < 0,01, ***p ≤ 0,001.

	1978-1983	1984-1990	1991-2013
Баторино-Мястро	0.66***	0.59***	0.27**
Мястро-Нарочь	0.58***	0.45**	0.37***
Баторино-Нарочь	0.44*	0.25	0.35***

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, отчётливо проявившемся в период 1984–1990 гг. в виде выраженного тренда снижения концентрации хлорофилла (рис. 8) в каждом из Нарочанских озёр. Таким внешним фактором могла стать биологическая инвазия – вселение в Нарочанские озёра моллюска *Dreissena polymorpha* (Остапеня и др., 1993, 1994,1994а).

Корреляции между концентрациями хлорофилла в 1991–2013 гг. (табл. 1) 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 трёх 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., что, по-видимому, обусловливается относительно более сильным влиянием дрейссены на экосистему этого озера (Жукова, 2013).

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

Введение

Планктонные организмы играют значительную роль в жизни озера. Представители фитопланктона, являясь продуцентами, обеспечивают органическим веществом гетеротрофных гидробионтов. Зоопланктон питается фитопланктоном, а сам служит пищей для рыб-планктонофагов (на всех стадиях развития), а также хищных рыб и рыб-бентофагов на ранних этапах их развития. Нами показано, что скорость размножения зоопланктона играет решающую роль в выборе динамического режима водным сообществом в модели, учитывающей возрастную структуру популяций гидробионтов (рис. 2). При этом увеличение скорости размножения зоопланктона в модели (см. рис. 1) приводит к переходу динамики численности гидробионтов в хаотический режим. Поэтому оценка реального динамического режима природной популяции планктона представляет существенный интерес.

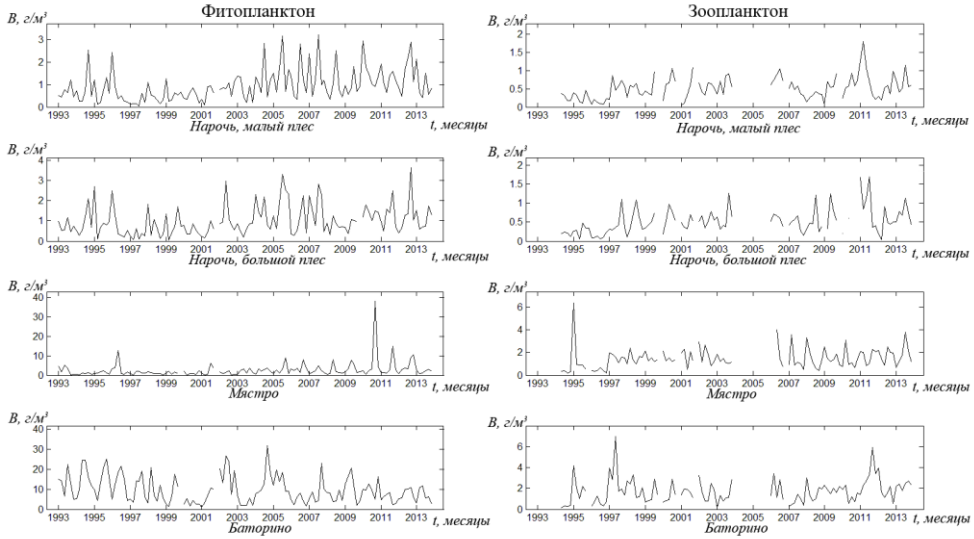

Рисунок 9. Временные ряды изменения плотности биомассы (г/м^3) фитопланктона и зоопланктона Нарочанских озёр

На рисунке 9 показаны временные ряды измерений биомасс фитопланктона и зоопланктона Нарочанских озёр. 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 периода 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.

Результаты

Для оценки динамического режима и горизонта предсказуемости был использован численный рекуррентный анализ. На рекуррентных диаграммах колебаний плотности биомассы фитопланктона (рисунок 10) и зоопланктона (рисунок 11) видны апериодические структуры, что является свидетельством в пользу хаотичности динамики планктонных сообществ. В табл. 2 представлены результаты численного рекуррентного анализа для данных по фитопланктону и зоопланктону, соответственно. Из табл. 2 видно, что горизонт предсказуемости (*Tpr*) для колебаний плотности биомассы фитопланктона и зоопланктона равен примерно 2,5 месяцам. Это позволяет грубо оценить доминантную ляпуновскую экспоненту как $\Lambda \approx 1/Tpr$ (Boffetta et al., 2002). Для Нарочанских озёр доминантная ляпуновская экспонента $\Lambda \approx 0.4$ (табл.2). Очевидно, что это значение доминантной ляпуновской экспоненты лежит за пределами промежутка $-0.1 \leq \Lambda \leq +0.1$, который принят как характеристика жизни на краю хаоса (Turchin, Ellner, 2000; Turchin, 2003).

Таблица 2. Значения нижней границы (K_2) суммы положительных ляпуновских экспонент, горизонта предсказуемости (*Tpr*) и доминантной ляпуновской экспоненты (Λ) для колебаний плотности биомассы фитопланктона и зоопланктона в каждом из озёр Нарочанской группы.

Водоём	Фитопланктон			Зоопланктон		
	K_2	Tpr	Λ	K_2	Tpr	Λ
Нарочь, малый плес	1,4	2,4	0.42	1,1	2,5	0,40
Нарочь, большой плес	1,3	2,3	0.43	0,3	2,3	0,43
Мястро	0,7	2,5	0,40	1,3	2,5	0,40
Баторино	1,2	2,5	0,40	1,2	2,5	0,40

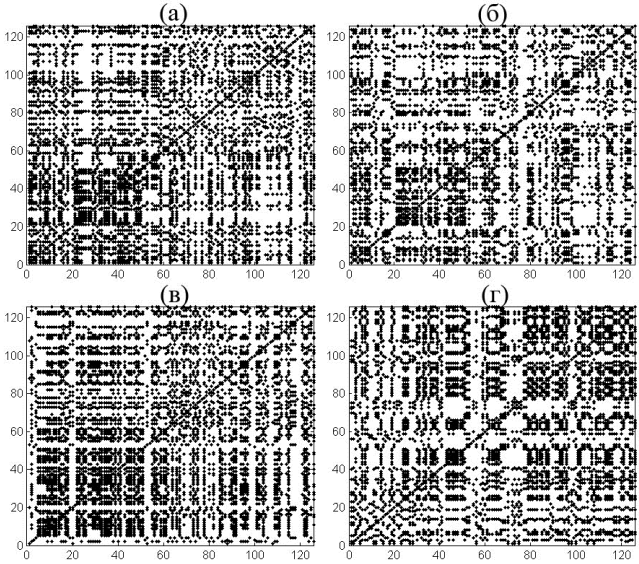

Рисунок 10. Рекуррентные диаграммы для фитопланктона: (а) малый плёс оз. Нарочь (ε=0,09), (б) большой плёс оз. Нарочь (ε=0,07), (в) оз. Мястро (ε=0,02), (г) оз. Баторино (ε=0,1).

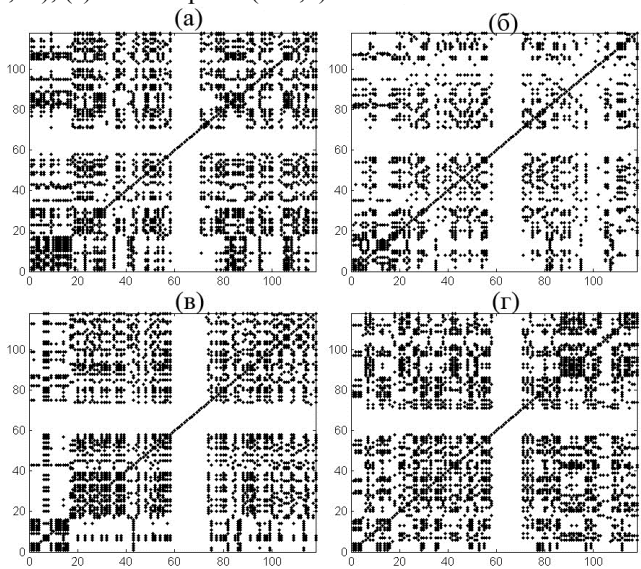

Рисунок 11. Рекуррентные диаграммы для зоопланктона: (а) малый плес оз. Нарочь (ε=0,09), (б) большой плес оз. Нарочь (ε=0,06), (в) оз. Мястро (ε=0,06), (г) оз. Баторино (ε=0,08).

Из табл. 2 можно видеть, что значения доминантной ляпуновской экспоненты Λ для планктона меньше соответствующего значения нижней границы (K_2) суммы положительных ляпуновских экспонент. Исходя из этого, можно предположить, что хаотическая динамика планктонных популяций характеризуется как минимум двумя степенями свободы и требует фазового пространства размерности 4 и более для описания их поведения (Musielak, Musielak, 2009). Например, динамика фитопланктона в малом плёсе озера Нарочь характеризуется $K_2 = 1.4$ и доминантной ляпуновской экспонентой $\Lambda \approx 0.4$ (табл. 2). 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, $m > (K_2/\Lambda) - 1$. 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, по-видимому, вовлечены не только фитопланктон, но и представители других трофических уровней (бактериопланктон, зоопланктон, рыба). Отметим, что биомасса зоопланктона также претерпевает хаотические колебания (табл. 2).

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. Так, например, даже небольшая погрешность в измерениях может приводить к практически 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.

При исследовании динамики дискретных по переменным состояния моделей 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.

При исследовании модели, учитывающей возрастную структуру популяций гидробионтов, было показано, что при различных значениях параметров модели свойственны различные динамические режимы: с увеличением скорости роста зоопланктона последовательно происходят бифуркации: от устойчивого состояния к регулярным колебаниям, с дальнейшим переходом к квазициклам и последующему переходу к динамическому хаосу. Кроме того, было 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. При этом ключевым фактором в формировании долгопериодических колебаний является продолжительность жизни хищника, при её снижении долгопериодические колебания переходят в короткопериодические. Влияние указанных выше эндогенных факторов может проявляться наряду с влиянием внешних факторов (Cook et al., 1997; Dickson, Brander, 1993; Ottersen, Sundby, 1995).

Хаотичность ограничивает предсказуемость динамики озёрного сообщества в пространственно однородной модели, учитывающей возрастную структуру популяции. Хаотический режим может трансформироваться в регулярный в случае интенсивной межбиотопной миграции. Это может приводить к переключениям динамических режимов при изменении интенсивности миграций, что, в свою очередь, неблагоприятно сказывается на предсказуемости динамики. Стоит отметить, что в дискретном аналоге модели, учитывающей возрастную структуру, в тех областях параметров, в которых для непрерывной модели был 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 периода: период антропогенного эвтрофирования (1978–1983 гг.), период снижения биогенной нагрузки (1984–1990 гг.) и период деэвтрофикации и бентификации (1991–2013 гг.). При исследовании данных многолетнего гидрологического мониторинга продемонстрировано 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 периода проведены оценки характера и горизонта предсказуемости динамики фитопланктона и зоопланктона Нарочанских озёр. Показано, что эта динамика является хаотической, а её горизонт предсказуемости составляет около 2,5 месяцев. 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). Продемонстрировано, что динамика зоопланктона действительно является хаотической.

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 ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи:

1) Adamovich B.V., Medvinsky A.B., Nikitina L.V., Radchikova N.P., Mikheyeva T.M., Kovalevskaya R.Z., Veres Y.K., Chakraborty A., Rusakov A.V., Nurieva N.I., Zhukova T.V. Relations between variations in the lake bacterioplankton abundance and the lake trophic state: Evidence from the 20-year monitoring. // Ecological Indicators. 2019. V. 97. P. 120-129.

2) Русаков А.В., Медвинский А.Б., Нуриева Н.И. Анализ рекуррентности зашумленных временных рядов. // Биофизика. 2018. Т. 63. № 4. С. 751-757.

3) Медвинский А.Б., Нуриева Н.И., Русаков А.В., Адамович Б.В. Детерминированный хаос и проблема предсказуемости динамики популяций. // Биофизика. 2017. Т. 62. № 1. С. 107-126.

4) Medvinsky A.B., Aliev R.R., Nurieva N.I., Rusakov A.V., Adamovich B.V., Lukyanova E.V., Mikheyeva T.M., Nikitina L.V., Chakraborty A., Zhukova T.V. Temperature as a factor affecting fluctuations and predictability of the abundance of lake bacterioplankton // Ecological Complexity. 2017. V. 32. P. 90-98.

5) Русаков А.В., Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Криксунов Е.А., Нуриева Н.И., Медвинский А.Б. Математическая модель озерного сообщества с учетом целочисленности размера популяции: хаотические и долгопериодные колебания. // Компьютерные исследования и моделирование. 2016. Т. 8. № 2. С. 229-239.

6) Medvinsky A.B., Nurieva N.I., Rusakov A.V., Bobyrev A.E., Burmensky V.A., Kriksunov E.A. Modelling aquatic communities: trophic interactions and the body mass-and-age structure of fish populations give rise to long-period variations in fish population size. // Russian Journal of Numerical Analysis and Mathematical Modelling. 2015. V. 30. № 1. P. 55-70.

7) Адамович Б.В., Ковалевская Р.З., Радчикова Н.П., Жукова Т.В., Михеева Т.М., Медвинский А.Б., Нуриева Н.И., Русаков А.В. Дивергенция динамики хлорофилла в Нарочанских озёрах. // Биофизика. 2015. Т. 60. № 4. С. 769-776.

8) Medvinsky A.B., Nurieva N.I., Rusakov A.V., Adamovich B.V., Lukyanova E.V., Mikheyeva T.M., Chakraborty A., Radchikova N.P., Zhukova T.V. Chaos far away from the edge of chaos: a recurrence quantification analysis of plankton time series. // Ecological Complexity. 2015. V. 23. P. 61-67.

9) Медвинский А.Б., Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Криксунов Е.А., Нуриева Н.И., Русаков А.В.О природе долгопериодических колебаний численности популяций рыб. Математическое моделирование. // Сучасні проблеми науки та освіти. УАЖНО, Харків, 2014, С. 49-65.

10) Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Криксунов Е.А., Медвинский А.Б., Нуриева Н.И., Русаков А.В. Долгопериодные эндогенные колебания численности популяций рыб. Математическое моделирование. // Биофизика. 2013. Т. 58. № 2. С. 334-348.

11) Medvinsky A.B., Rusakov A.V., Nurieva N.I. Integer-based modeling of population dynamics: competition between attractors limits predictability. // Ecological Complexity. 2013. V. 14. P. 108-116

12) Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Криксунов Е.А., Медвинский А.Б., Мельник М.М., Нуриева Н.И., Русаков А.В. Анализ колебаний численности популяций промысловых рыб Псковско-Чудского озера. // Биофизика. 2012. Т. 57. № 1. С. 140-145.

13) Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Криксунов Е.А., Медвинский А.Б., Нуриева Н.И., Русаков А.В., Алласиа Г., Вентурино Э. Математическая

модель инвазии мизиды (Mysidacea) в Нарочанские озёра. // Биофизика. 2010. Т. 55. № 6. С. 1138-1146.

14) Медвинский А.Б., Русаков А.В., Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Криксунов А.Е., Нуриева Н.И., Гоник М.М. Концептуальная математическая модель водных сообществ озёр Нарочь и Мястро (Белоруссия). // Биофизика. 2009. Т. 54. № 1. С. 120-125.

Тезисы:

1) Medvinsky A.B., Adamovich B.V., Aliev R.R., Chakraborty A., Lukyanova E.V., Mikheyeva T.M., Nikitina L.V., Nurieva N.I., Rusakov A.V., Zhukova T.V. Direct and indirect effects of temperature on the dynamics of lake plankton. // The 11th European Conference on mathematical and theoretical biology, Lisbon, 2018

2) Medvinsky A.B., Adamovich B.V., Aliev R.R., Chakraborty A., Lukyanova E.V., Mikheyeva T.M., Nikitina L.V., Nurieva N.I., Rusakov A.V., Zhukova T.V. Temperature variations and lake plankton abundance fluctuations: Direct and indirect temperature impact on plankton dynamics. // International conference Freshwater Ecosystem – Key problems. Irkutsk, LCC Megaprint, 2018, p. 239.

3) Медвинский А.Б., Адамович Б.В., Алиев Р.Р., Лукьянова Е.В., Михеева Т.М., Никитина Л.В., Нуриева Н.И., Русаков А.В., Жукова Т.В. Хаотическая динамика планктона: предсказуемость, влияние температуры. // Математическое моделирование в экологии. Пущино, 2017, с. 123-124.

4) Medvinsky A.B., Adamovich B.V., Lukyanova E.V., Mikheyeva T.M., Nurieva N.I., Radchikova N.P., Rusakov A.V., Zhukova T.V. Chaos in plankton communities of the Naroch Lakes. // Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Издательский центр БГУ, Минск, 2016, с. 119-120.

5) Нуриева Н.И. Корреляция показателей абиотических факторов, фитопланктона и зоопланктона Нарочанских озер. // Экологическая безопасность региона Сборник статей VIII Международной научно-практической конференции естественно-географического факультета. Брянск, 2016. С. 106-107.

6) Медвинский А.Б., Нуриева Н.И., Русаков А.Б. Хаос в динамике популяций: математические модели и реальность. // Математика. Компьютер. Образование. Москва, Ижевск: Ижевский институт компьютерных исследований, 2016, с. 126.

7) Нуриева Н.И. Хаотические колебания плотности планктонных сообществ Нарочанских озер Республики Беларусь. // Экспериментальная и теоретическая биофизика’15. Пущино. 2015. С. 135-136.

8) Медвинский А.Б., Нуриева Н.И., Русаков А.Б. Хаос в динамике популяций: математические модели и реальность. // V съезд биофизиков России, Т. 1, ЮФУ, Ростов на Дону, 2015, с. 34.

9) Медвинский А.Б., Нуриева Н.И., Русаков А.Б. Динамика популяций: наблюдение, эксперименты. Проблема предсказуемости. // Математика. Компьютер. Образование. Москва, Ижевск: R&C Dynamics, 2014, с. 57.

10) Медвинский А.Б., Русаков А.Б., Нуриева Н.И. Факторы, лимитирующие предсказуемость динамики популяций: иллюстрирующие примеры. // Экология. Экономика. Информатика. Ростов на Дону, СКНЦ ВШ, 2010, с. 58.

11) Нуриева Н.И. Влияние биологической инвазии на динамику популяций на примере водного сообщества Нарочанских озёр. Математическое моделирование. // Экспериментальная и теоретическая биофизика, 2009, с. 10.

12) Нуриева Н.И., Русаков А.Б., Гоник М.М., Медвинский А.Б. Влияние инвазии промежуточного хищника на динамику экосистемы Нарочанских озёр Республики Белоруссия. // Математика. Компьютер. Образование. Т. 16. Пущино, 2009, с. 276

13) Нуриева Н.И., Медвинский А.Б., Русаков А.Б., Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Криксунов Е.А. Математическое моделирование влияния биологической инвазии на популяционную динамику водных сообществ Нарочанских озёр. // Математическое моделирование в экологии. Пущино, 2009, с. 193-194.

14) Медвинский А.Б., Русаков А.Б., Гоник М.М., Нуриева Н.И. Популяционная и социальная динамика: проблема предсказуемости. // Математическое моделирование в экологии. Пущино, 2009, с. 168-169.

15) Нуриева Н.И. Взаимодействие водных сообществ: фазово-параметрический анализ. // 12-я международная Пущинская школа-конференция молодых учёных. 2008. с. 181.

16) Нуриева Н.И., Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Криксунов Е.А., Медвинский А.Б., Русаков А.Б. Концептуальная математическая модель водного сообщества Нарочанских озёр (Белоруссия) // Актуальные проблемы биоэкологии. Москва: МГОУ, 2008, с. 92-93.