

## ДЕТЕРМИНИРОВАННЫЙ ХАОС И ПРОБЛЕМА ПРЕДСКАЗУЕМОСТИ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ

© 2017 г. А.Б. Медвинский, Н.И. Нуриева, А.В. Русаков, Б.В. Адамович\*

*Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН,  
142290, Пущино Московской области, ул. Институтская, 3;*

*\*Белорусский государственный университет, 220030, Минск, просп. Независимости, 4, Белоруссия*

*E-mail: medvinsky@iteb.ru*

Поступила в редакцию 19.07.16 г.

Дан обзор исследований процессов, которые могут существенно влиять на предсказуемость динамики популяций, и проводится сравнение результатов математического моделирования динамики популяций с теми временными рядами, которые являются результатом полевых наблюдений. Преимущественное внимание уделено хаотическим режимам изменения популяционного обилия. Приводятся некоторые методы численного анализа хаотичности и предсказуемости временных рядов. Актуальность сравнения результатов математического моделирования с данными наблюдений тесно связана с проблемами обнаружения хаоса в динамике природных популяций и оценки распространенности хаотических режимов в природе. Исследование этих проблем позволяет выявить функциональную роль хаотических режимов в динамике популяций.

*Ключевые слова: детерминированный хаос, предсказуемость, популяционная динамика.*

Детерминированный хаос обычно определяется (см., например, [1]) как динамический режим функционирования исследуемой системы, который характеризуется: (а) детерминированностью и (б) 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.

Исторически представление о детерминированном хаосе восходит к концу XIX века, когда Анри Пуанкаре [2] продемонстрировал, что эволюция системы, состоящей из трех тел, связанных гравитационным взаимодействием, проявляет черты хаоса в том смысле, что небольшое возмущение начального положения одного из тел может приводить к радикальному изменению состояния всей системы по сравнению с состоянием системы невозмущенной. Если принесенное возмущение столь невелико, что не может быть обнаружено с помощью измерений, предсказание будущих состояний возму-

щенной системы становится невозможным. Таким образом, результаты, полученные Пуанкаре, свидетельствуют о том, что детерминизм не обязательно предполагает предсказуемость (об истории исследований, посвященных задаче  $n$  тел, можно прочитать в книге [3]). Потребовалось более полувека для того, чтобы ограничения предсказуемости динамики природных систем, накладываемые детерминированным хаосом (термин «хаос», по-видимому, впервые, использовался в работе [4]), были осознаны естествоиспытателями. В результате возникло понятие горизонта предсказуемости [5], т.е. временного интервала, в течение которого фазовые траектории не успевают заметно разойтись и, следовательно, соответствующий природный хаотический процесс остается (с приемлемой точностью) предсказуемым.

Предсказуемость природных процессов зависит от целого ряда факторов, таких как: влияние шума, т.е. случайных, непредсказуемых и внешних по отношению к исследуемой системе факторов [6], погрешность измерений [7], конкуренция различных динамических режимов [8,9] и, наконец, присущая некоторым системам собственная неустойчивость, хаотичность, проявляющаяся даже в отсутствие существенных внешних воздействий [10,11]. Некоторые из этих факторов не являются независимыми. Так, например, даже небольшая погрешность в изме-

рениях может приводить к практически непредсказуемым последствиям в том случае, если исследуемая система является хаотической [12]. Еще один пример: резкое и практически непредсказуемое изменение характера динамики системы в результате даже слабых внешних воздействий может обуславливаться сильной зависимостью «выбора» системой того или иного динамического режима от небольших флуктуаций параметров этой системы [13].

Целью настоящей работы является обзор результатов исследований факторов, которые существенно влияют на предсказуемость популяционной динамики. Преимущественное внимание в обзоре уделено детерминированному хаосу в контексте сравнения результатов математического моделирования колебаний размера популяций во времени и данных (временных рядов), полученных в ходе полевых наблюдений. Актуальность такого сравнения тесно связана с задачами обнаружения хаоса в динамике природных популяций и оценки распространенности хаотических режимов в природе, с выявлением роли хаотических режимов в функционировании популяций.

### ДЕТЕРМИНИРОВАННЫЙ ХАОС В МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЯХ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ

В 1963 г. Э. Лоренц опубликовал свою ныне знаменитую работу [14], где он представил и проанализировал модель тепловой конвекции. Эта модель, представляющая собой систему трех обыкновенных дифференциальных уравнений

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= a(y - x), \\ \frac{dy}{dt} &= x(b - z) - y, \\ \frac{dz}{dt} &= xy - cz,\end{aligned}$$

описывает состояние слоя жидкости при ненулевой разности температур между верхней и нижней границами этого слоя. Лоренц продемонстрировал, что в такой модели могут возникать нерегулярные колебания, характеризующиеся существенной зависимостью от начальных условий. Иными словами, ввиду того, что модель Лоренца является детерминистической (переменные  $x(t)$ ,  $y(t)$  и  $z(t)$  вычисляются с помощью этой модели для любого момента времени  $t$ ), такие колебания представляют собой детерминированный хаос.

Зависимость хаотических колебаний от начальных условий может быть охарактеризована с помощью доминантного показателя Ляпунова [1]. Численное значение этого показателя указывает на степень неустойчивости динамики исследуемой нелинейной детерминированной системы, т.е. на то, как быстро проявляет себя экспоненциальная дивергенция изначально близких траекторий, позволяющих визуализировать динамику системы в соответствующем фазовом пространстве. Если обозначить расстояние между фазовыми траекториями в момент времени  $t$  как  $\delta(t)$ , доминантный показатель Ляпунова ( $\Lambda$ ) может быть определен следующим образом [8]:

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

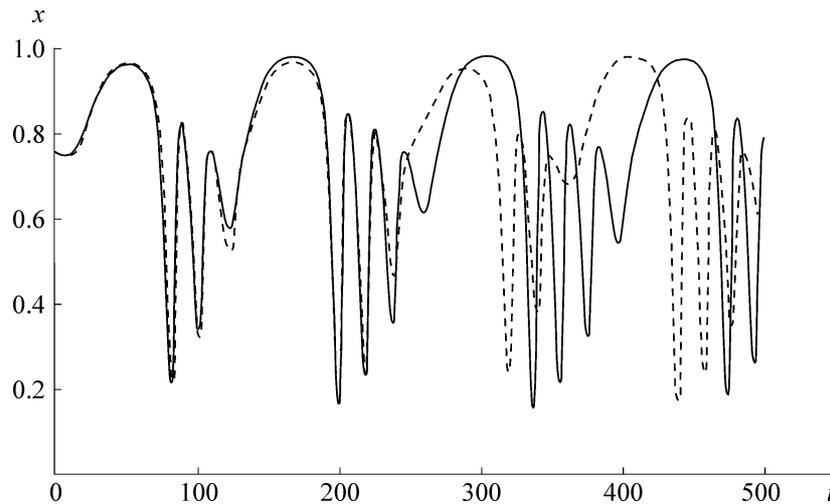
При  $\Lambda > 0$  (как в модели Лоренца) расстояние  $\delta$  между фазовыми траекториями экспоненциально увеличивается, что свидетельствует о хаотическом характере динамики. Горизонт предсказуемости ( $T_{pr}$ ) хаотического процесса связан с  $\Lambda$  соотношением:  $T_{pr} \sim \Lambda^{-1}$  [15].

Спустя примерно десять лет после публикации работы Лоренца (и около восьмидесяти лет после выхода работ Пуанкаре) концепция детерминированного хаоса привлекла внимание экологов. Тогда, в середине 70-х годов прошлого века, Р. Мэй показал [16,17], что простые математические модели роста популяций могут порождать целый спектр динамического поведения: от стационарных во времени популяций до тех, которые претерпевают хаотические колебания. В частности, Мэй рассмотрел простую разностную (так называемую логистическую) модель роста численности ( $N$ ) популяции:

$$N(t+1) = N(t) + rN(t) \left[ 1 - \frac{N(t)}{K} \right], \quad (1)$$

где  $r$  – константа, характеризующая скорость роста популяции; скорость роста популяции в данном случае зависит как от этой константы, так и от численности популяции  $N(t)$ , а также и от емкости ( $K$ ) среды обитания популяции ( $K$  – это максимальная численность, которая может быть достигнута в процессе роста популяции при конкуренции организмов за жизненно необходимые ресурсы). Показано, в частности, что при увеличении константы  $r$  характер динамики  $N(t)$  резко меняется, а именно: в результате ряда бифуркаций динамика модельной популяции становится хаотической.

Интерес к детерминированному хаосу в динамике популяций, в значительной степени инициированный статьями Мэя, проявился в дальнейшем в моделировании популяционных сис-



**Рис. 1.** Дивергенция временных рядов, отражающая хаотический характер динамики  $x(t)$  модели (2)–(4). Начальные условия для этих рядов  $x$  отличаются на 0,01 (начальные значения  $y$  и  $z$  не претерпевали изменений). Параметры модели (2)–(4) для такого случая:  $a_1 = 5,0$ ;  $a_2 = 0,1$ ;  $b_1 = 3,0$ ;  $b_2 = 2,0$ ;  $d_1 = 0,4$ ;  $d_2 = 0,01$  [18].

тем, включающих не одну, как в модели (1), а несколько популяций, связанных трофическими взаимодействиями. В качестве примера рассмотрим систему, состоящую из трех популяций:  $x$ ,  $y$  и  $z$ . Трофические взаимодействия между этими популяциями могут быть представлены следующей трофической цепью:  $x \rightarrow y \rightarrow z$ . Здесь  $x$  соответствует популяции, которая является нижним уровнем трофической цепи, т.е. «жертвой». Популяция  $y$  является промежуточным хищником: она потребляет жертву  $x$ , но, в свою очередь, является жертвой для популяции  $z$ , верхнего звена трофической цепи. Математическая модель, описывающая такие взаимодействия, представлена следующим образом [18]:

$$\frac{dx}{dt} = x(1-x) - f_1(x)y, \quad (2)$$

$$\frac{dy}{dt} = f_1(x)y - f_2(y)z - d_1y, \quad (3)$$

$$\frac{dz}{dt} = f_2(y)z - d_2z. \quad (4)$$

Первое слагаемое в правой части уравнения (2) описывает рост популяции  $x$ ; это слагаемое имеет тот же вид, что и второе слагаемое в правой части логистической модели (1). Второе слагаемое в правой части уравнения (2) описывает уменьшение численности популяции  $x$  за счет хищничества со стороны популяции  $y$ . В результате такого хищничества происходит рост популяции  $y$ , что отражается первым слагаемым в правой части уравнения (3). Второе слагаемое в правой части этого урав-

нения описывает уменьшение численности популяции  $y$  за счет хищничества со стороны популяции  $z$ . Третье слагаемое в правой части уравнения (3) описывает «естественную» смертность популяции  $y$ , не обусловливаемую хищничеством со стороны популяции  $z$ . Первое слагаемое в правой части уравнения (4) описывает рост популяции хищника  $z$ , а второе слагаемое в правой части этого уравнения – «естественную» смертность хищников  $z$ . Функции  $f_1$  и  $f_2$ , описывающие процессы хищничества, имеют следующий вид [18] («функциональные ответы типа II» [19]):

$$f_i(u) = \frac{a_i u}{1 + b_i u}. \quad (5)$$

Результаты численных экспериментов, представленных в работе [18], показывают, что в модели (2)–(5) может возникать детерминированный хаос, т.е. такие нерегулярные колебания численности популяций, которые существенно зависят от начальных условий (см. рис. 1, на котором представлены временные ряды хаотических колебаний численности популяции  $x$  и который демонстрирует именно такую зависимость от начальных условий, которая характерна для хаотической динамики).

Отметим, однако, что, хотя хаотическая динамика характеризуется зависимостью от начальных условий, обратное верно не всегда; зависимость динамики от начальных условий не обязательно означает хаотичность этой динамики. Рассмотрим в качестве примера модель взаимодействий водных популяций в трофиче-

ской цепи «фитопланктон → зоопланктон → рыба» [8]:

$$\frac{\partial p}{\partial t} = rp(1-p) - F_1(p)h + d_p \frac{\partial^2 p}{\partial x^2}, \quad (6)$$

$$\frac{\partial h}{\partial t} = F_1 h - mh - F_2(h)f + d_h \frac{\partial^2 h}{\partial x^2}. \quad (7)$$

В уравнении (6)  $r$  – коэффициент, определяющий скорость роста фитопланктона  $p(x,t)$ , где  $x$  – пространственная координата (рассматривается одномерный случай), а  $t$  – время (отметим, что в уравнении (2)  $r = 1$ ). Функция  $F_1(p)$  в уравнениях (6) и (7) представляет собой функциональный ответ типа II, т.е. задается формулой (5), а функция  $F_2(h)$  в уравнении (7) представляет собой функциональный ответ типа III:

$$F_2(h) = \frac{gh^2}{1 + g^2 h^2}, \quad (8)$$

этот функциональный ответ характеризует потребление зоопланктона  $h(x,t)$  рыбой [20]; скорость потребления зоопланктона рыбой задается параметром  $f$ ,  $g$  – константа. Параметр  $m$  в уравнении (7) определяет скорость гибели зоопланктона по «естественным» причинам, которые не связаны с трофическими взаимодействиями между популяциями гидробионтов. Константы  $d_p$  и  $d_h$  – коэффициенты диффузии фито- и зоопланктона соответственно. Диффузионные члены, включающие эти коэффициенты, часто описывают пространственное перемешивание в процессе активного движения отдельных особей [21,22]. В условиях океана, однако, перемешивание планктона определяется в основном турбулентной диффузией [23]. В связи с этим обстоятельством в рамках модели (6)–(8) планктон рассматривается как пассивная примесь, увлекаемая турбулентным движением воды, и  $d_p = d_h = d$ . Поскольку в турбулентной жидкости  $d$  зависит от пространственного масштаба исследуемого явления, численное значение  $d$  определяется с помощью диаграммы Окубо [8] (диаграмма Окубо задает соотношение между коэффициентом турбулентной диффузии и пространственным масштабом [24]), а именно с учетом того обстоятельства, что характерный размер пятен планктона, подверженных как действию гидрофизических факторов, так и трофическим взаимодействиям между популяциями гидробионтов, составляет в океане около 2 км [23] (см. также [9]).

Модель (6)–(7) анализировалась [8] для случая, когда среда обитания состоит из двух

одномерных биотопов, таких, что в одном из них рыбы настолько мало, что можно приравнять нулю константу  $f$  в уравнении (7), в то время как в соседнем биотопе  $f \neq 0$ . Пространственное распределение планктона описывается двумя векторами:  $\mathbf{p}_i(t) = [p_{i1}(t), p_{i2}(t), \dots, p_{ik/2}(t)]$  для фитопланктона и  $\mathbf{h}_i(t) = [h_{i1}(t), h_{i2}(t), \dots, h_{ik/2}(t)]$  для зоопланктона ( $i = 1$  соответствует биотопу, в котором  $f \neq 0$ , а  $i = 2$  – соседнему биотопу, в котором  $f = 0$ ;  $k$  – это общее число ячеек, на которые разбито пространство модели, т.е. ось  $x$ ). Для исследования характера динамики планктона использовались величины  $|\mathbf{p}_i(t)|$  и  $|\mathbf{h}_i(t)|$ , т.е. длина векторов, характеризующих распределение фито- и зоопланктона в каждом из биотопов.

Анализ решений уравнений (6)–(7) выявил, в частности, что изменение численного значения параметра  $f$  вызывает существенные изменения в характере динамики планктона. А именно, при малых  $f$  имеют место регулярные колебания как  $|\mathbf{p}_i(t)|$ , так и  $|\mathbf{h}_i(t)|$  ( $i = 1, 2$ ). Увеличение численного значения параметра  $f$  порождает хаотические колебания  $|\mathbf{p}_i(t)|$  и  $|\mathbf{h}_i(t)|$  ( $i = 1, 2$ ), а дальнейший рост  $f$  приводит к почти полному подавлению планктонных колебаний в биотопе, где  $f \neq 0$ , но сохраняет хаотические колебания планктона в биотопе, где  $f = 0$  ([8], см. также [9]). Колебания, порождаемые моделью (6)–(7), как оказалось, характеризуются численными значениями доминантного показателя Ляпунова, хотя и близкими к нулю, но положительными:  $\Lambda \approx +0,02$ . Следовательно, эти колебания являются хаотическими.

Предсказуемость хаотических колебаний, которые чрезвычайно чувствительны к начальным условиям, ограничена горизонтом предсказуемости. Примечательно, однако, что в модели (6)–(7) хаотичность колебаний – не единственная причина, ограничивающая их предсказуемость. Из рис. 2 видно, что изменение начальных условий может порождать не только хаотические, но и регулярные колебания. При этом в широком диапазоне начальных условий бассейны притяжения к обоим конкурирующим динамическим режимам (аттракторам): хаотическому и регулярному – не просто соседствуют, а тесно переплетены между собой, образуя структуру, напоминающую фрактал (рис. 2). Действительно, последовательное и позволяющее рассмотреть более тонкие детали увеличение того сегмента начальных значений, где имеет место чередование регулярного и хаотического динамических режимов (например,  $1,8 \leq |\mathbf{h}_1(0)| = |\mathbf{h}_2(0)| \leq 2,55$ ), выявляет дополнительные структуры. В результате казалось бы непрерыв-



**Рис. 2.** Фрактальная структура бассейнов притяжения к каждому из аттракторов: хаотическому и регулярному. Начальные условия  $|h_1(0)| = |h_2(0)|$ , которые приводят к хаотическим колебаниям, окрашены белым цветом, а те, которые приводят к регулярным колебаниям, окрашены черным [8,9].

ные черные зоны распадаются на ряд полос (рис. 2). Имеется, однако, непрерывная область начальных значений (например, прилегающая к  $|h_1(0)| = |h_2(0)| = 2,7$ ), порождающая исключительно хаотическую динамику (рис. 2), и предсказуемость такой динамики ограничивается горизонтом предсказуемости  $T_{pr} \sim \Lambda^{-1}$ . Но в области начальных значений, где имеет место конкуренция двух динамических режимов, фрактальный характер областей притяжения к каждому из них делает предсказание динамики практически невозможным. Даже слабый внешний шум приводит в таких условиях к непрерывным переключениям с одного динамического режима на другой.

Явный учет внешних факторов может производиться непосредственным включением этих факторов в модель. Таким образом, например, учитывалось влияние сезонных колебаний на скорость роста популяций системы «хищник»–«жертва» [25]. Математическая модель этой системы представлена следующим образом:

$$\frac{dN}{dt} = r(1 - e \sin 2\pi t)N - rN^2 - g \frac{N^2}{N^2 + h^2} - a \frac{NP}{N + d}, \quad (9)$$

$$\frac{dP}{dt} = s(1 - e \sin 2\pi t)P - s \frac{P^2}{N}. \quad (10)$$

В модели (9)–(10) предполагается, что за потребление жертвы  $N$  конкурируют хищники-универсалы и хищники, специализирующиеся на данной жертве (подробно эта модель описана в [25]). В контексте роли внешних факторов важным является включение в модель периодического (сезонного) изменения скорости прироста как популяции  $N$ , так и популяции хищника  $P$ . Влияние сезонного фактора в данной

модели определяется величиной параметра  $e$ . При  $e = 0$ , т.е. в отсутствие сезонных изменений, уравнение (10) является непрерывным аналогом разностного логистического уравнения (см. уравнение (1)); при этом емкость среды хищника  $P$  определяется численностью популяции жертвы  $N$ , которая, в соответствии с уравнением (9), подвержена сезонным колебаниям. Предполагалось также [25], что скорость роста популяций в модели (9)–(10) зависит не только от периодических сезонных изменений внешней среды, но также от случайных внешних факторов («шума»).

Анализ численных решений модели (9)–(10) показал, что при  $g = 0$  (детальное обсуждение выбора значений остальных параметров представлено в работе [26]) эта модель хорошо воспроизводит нерегулярные изменения численности популяции полевых животных в финской Лапландии на протяжении сорока лет, с 1952 г. по 1992 г. Примечательно, что такие нерегулярные изменения численности оказались слабо хаотичными. Иными словами, как и в случае хаоса в модели (6)–(7), хаос, порождаемый моделью (9)–(10), характеризовался значениями доминантного показателя Ляпунова, положительными, но близкими к нулю [25]. Отметим, что привнесение внешнего шума в модель (9)–(10) не позволяет, строго говоря, характеризовать хаотический процесс, реализующийся в рамках этой модели, как детерминистический.

Представленные выше модели относятся к категории концептуальных, т.е. таких, в которых принимается во внимание сравнительно небольшое число факторов: хищничество, конкуренция за ресурс, обуславливающая уменьшение скорости роста популяции по мере увеличения ее численности, – и т. п. [27]. Теперь

рассмотрим пример более детальной математической модели [28], принимающей во внимание как трофические взаимодействия между популяциями, так и собственную, внутреннюю структурированность отдельных популяций, а именно – наличие внутри популяций функционально различающихся стадий (функциональных когорт). Эта модель описывает водное сообщество прибрежной зоны водоема. Сообщество включает в себя зоопланктон, мирную и хищную рыбу. Параметризация модели, подробно описанная в работе [28], проводилась в предположении, что прототипом зоопланктона являются рачки рода *Daphnia*, широко распространенного в озерных экосистемах [29], прототипом мирной рыбы является плотва, а хищной рыбы – судак. Схема трофических взаимодействий и жизненных циклов гидробионтов, описываемых данной моделью, дана на рис. 3. В деталях модель представлена в работе [28]. Ниже приводится описание уравнений этой модели.

Популяция зоопланктона в модели, показанной на рис. 3, представлена четырьмя стадиями: небольшими по размерам организмами на стадии пополнения популяции ( $Z_1$ ), динамика которой описывается уравнением

$$Z_1(t + 1) = r_0 \left( 1 - \frac{\sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}(t)}{Z_{\max}} \right) \sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}(t), \quad (11)$$

и тремя (по мере роста рачков) стадиями более крупных половозрелых организмов ( $Z_{2(i)}$ ,  $i = 1, 2, 3$ ;  $i$  – порядковый номер стадии), динамика которых описывается уравнениями:

$$Z_{2(1)}(t + 1) = Z_1(t) - \frac{M_{111} \sum_{j=1}^5 N_{1(j)}^1(t) Z_1(t)}{C_{z111} + Z_1(t)} - \frac{M_{121} \sum_{j=1}^8 N_{2(j)}^1 Z_1(t)}{C_{z121} + Z_1(t)} \quad (12)$$

и

$$Z_{2(i)}(t + 1) = Z_{2(i-1)}(t) - \frac{M_{212} \sum_{j=1}^5 N_{1(j)}^2(t) Z_{2(i-1)}(t)}{C_{z212} + Z_{2(i-1)}(t)} - \frac{M_{222} \sum_{j=1}^8 N_{2(j)}^2 Z_{2(i-1)}(t)}{C_{z222} + Z_{2(i-1)}(t)}, \quad (13)$$

где  $i = 2, 3$ . В уравнениях модели, в том числе – и в уравнениях (11)–(13),  $t$  – время. Временной шаг модели равен десяти дням; он соответствует

времени, необходимому для созревания зоопланктона рода *Daphnia* [29, 30].  $Z_{\max}$  в уравнении (11) – это емкость среды обитания,  $r_0$  – константа, определяющая скорость пополнения популяции зоопланктона.  $M_1$  и  $M_2$  в уравнениях (12), (13) – константы, определяющие смертность зоопланктона. Потребление зоопланктона рыбой описывается в уравнениях (12) и (13) в форме функционального ответа типа II третьими и четвертыми слагаемыми в правых частях этих уравнений (ср. с (5)), где  $C_{z111}$ ,  $C_{z121}$ ,  $C_{z212}$ ,  $C_{z222}$ , а также  $M_{111}$ ,  $M_{121}$ ,  $M_{212}$ ,  $M_{222}$  – константы;  $N_{1(j)}^1$ ,  $N_{1(j)}^2$ ,  $N_{2(j)}^1$ ,  $N_{2(j)}^2$  численности мирных (нижний индекс равен 1) или хищных (нижний индекс равен 2) рыб, принадлежащих к соответствующим стадиям жизненного цикла (верхние индексы);  $j$  – возраст рыб (в годах). В данной модели учитывается то обстоятельство, что хищная рыба на ранних стадиях жизни (когорты  $N_{2(j)}^1$  и  $N_{2(j)}^2$ ) питается планктоном. Как видно из уравнений (12) и (13), пищевым ресурсом для рыб сравнительно малой массы (стадии  $N_{1(j)}^1$  и  $N_{1(j)}^2$ ) является малоразмерный планктон  $Z_1$ , а для рыб большей массы (стадии  $N_{2(j)}^1$  и  $N_{2(j)}^2$ ) пищевым ресурсом является планктон  $Z_{2(i)}$ ,  $i = 1, 2, 3$  (см. рис. 3). Как следует из уравнений (12) и (13), длительность жизни мирной рыбы  $N_1$  равна пяти, а хищной рыбы  $N_2$  – восьми годам.

Пополнение мирной и хищной рыбы описывается уравнениями

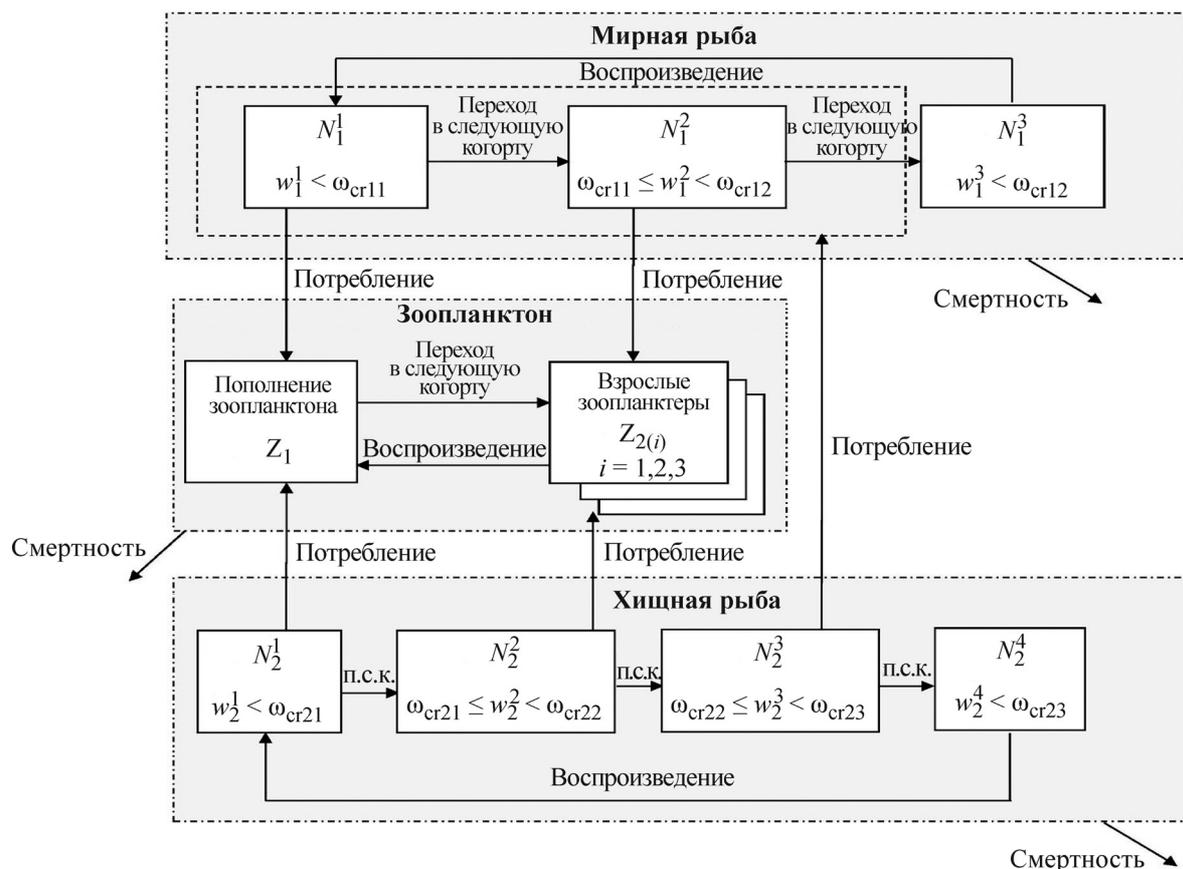
$$N_{1(1)}^1(nT + \tau_1) = p_1 \sum_{j=3}^5 N_{1(j)}^3(nT) \quad (14)$$

и

$$N_{2(1)}^1(nT + \tau_2) = p_2 \sum_{j=4}^8 N_{2(j)}^4(nT), \quad (15)$$

где  $\tau_1$  и  $\tau_2$  – временной интервал между нерестом и переходом личинок рыбы к внешнему питанию,  $T$  – продолжительность года (в днях),  $n$  – количество лет, а  $p_1$  и  $p_2$  – коэффициенты воспроизводства соответственно мирной и хищной рыбы. Кроме того, в уравнениях (14) и (15)  $N_{1(j)}^3$  и  $N_{2(j)}^4$  – численность половозрелых мирных и хищных рыб соответственно.

Наряду с пополнением динамика мирной рыбы, находящейся на стадии  $N_{1(m)}^1$  ( $m$  – возраст рыбы;  $m \in [1,5]$ ), описывается следующим уравнением



**Рис. 3.** Схема трофических взаимодействий и жизненных циклов гидробионтов [28].  $N_i^k$  – численность  $k$ -й когорты (стадии жизненного цикла) мирной (при  $i = 1$ ) или хищной (при  $i = 2$ ) рыбы;  $\omega_{crmn}$  – величина порогового значения массы, необходимого для перехода из одной стадии в другую.

$$N_{1(m)}^1(t+1) = N_{1(m)}^1(t) - F_{11}N_{1(m)}^1(t) - \frac{F_{1123} \sum_{j=1}^8 N_{2(j)}^3(t) N_{1(m)}^1(t)}{C_{1123} + N_{1(m)}^1(t)} - l_{1(m)}^1(\bar{w}_{1(m)}^1(t), N_{1(m)}^1(t)), \quad (16)$$

где  $F_{11}$  – коэффициент смертности в период, предшествующий достижению рыбой ее предельного возраста; потребление мирной рыбы на стадии  $N_{1(m)}^1$  хищником, находящимся на стадии  $N_{2(j)}^3$  ( $j \in [1,8]$ ), описывается третьим слагаемым в правой части уравнения (16) в виде функционального ответа II типа (ср. с (5)),  $F_{1123}$  и  $C_{1123}$  – константы. Наконец, функция  $l_{1(m)}^1(\bar{w}_{1(m)}^1(t), N_{1(m)}^1(t))$  описывает переход части рыб из стадии  $N_1^1$  в стадию  $N_1^2$  при достижении рыбой в процессе роста необходимой для этого пороговой массы тела. Один из аргументов этой функции,  $\bar{w}_{1(m)}^1$ , представляет собой сред-

нюю массу мирных рыб на стадии  $N_1^1$ . Ее изменения во времени определяются следующим образом:

$$\bar{w}_{1(m)}^1(t+1) = \bar{w}_{1(m)}^1(t) + \frac{\beta_{11} M_{m111} M_{mz1} Z_1(t)}{C_{m11z1} + M_{mz1} Z_1(t)}, \quad (17)$$

где  $C_{m11z1}$  – константа,  $M_{mz1}$  – масса одного зоопланктона возрастной категории  $Z_1$ , динамика которой описывается уравнением (11), константа  $M_{m111}$  определяет максимальный пищевой рацион рыбы на стадии  $N_1^1$ , а  $\beta_{11}$  – та часть потребляемого рыбой ресурса, которая идет на увеличение средней массы тела  $\bar{w}_{1(m)}^1$ .

В общем виде функция  $l_{p(m)}^k(\bar{w}_{p(m)}^k(t), N_{p(m)}^k(t))$  (в уравнении (16)  $p = k = 1$ ) определяет количество рыб, переходящих из стадии  $k$  в стадию  $k + 1$ ; в случае мирной рыбы  $k = 1, 2, 3$  и  $p = 1$ , а для хищной рыбы  $p = 2$  и  $k = 1, 2, 3, 4$  (при этом для  $k = 1, 2$  пищевым

ресурсом хищной рыбы является планктон).  
 Функция  $l_{p(m)}^k(\bar{w}_{p(m)}^k(t), N_{p(m)}^k(t))$  задается следующим образом:

$$l_{p(m)}^k(\bar{w}_{p(m)}^k, N_{p(m)}^k) = \sum_{w_{p(m)}^k = w_{cr}^k}^{w_{max}} f(w_{p(m)}^k - \bar{w}_{p(m)}^k) N_{p(m)}^k. \quad (18)$$

Функция  $f$  в (18) имеет вид

$$f(w_{p(m)}^k - \bar{w}_{p(m)}^k) = \frac{1}{\sigma_{p(m)}^k \sqrt{2\pi}} \exp\left(-\frac{(w_{p(m)}^k - \bar{w}_{p(m)}^k)^2}{2(\sigma_{p(m)}^k)^2}\right) \quad (19)$$

$$= \frac{1}{\sum_{w_{p(m)}^k = w_{min}^k}^{w_{max}} \sigma_{p(m)}^k \sqrt{2\pi}} \exp\left(-\frac{(w_{p(m)}^k - \bar{w}_{p(m)}^k)^2}{2(\sigma_{p(m)}^k)^2}\right)$$

и определяет ту часть рыб из когорты  $k$ , чья масса тела превышает пороговое значение  $w_{cr}$ . Эти рыбы переходят на следующую стадию жизненного цикла, в когорту  $k + 1$ . Отметим, что дисперсия нормального распределения (19) зависит от средней массы  $\bar{w}_{p(m)}^k$  [31, 32], и эта зависимость имеет вид [28]:

$$\sigma_{p(m)}^k = v_{p(m)}^k \bar{w}_{p(m)}^k. \quad (20)$$

В (20)  $v_{p(m)}^k$  – коэффициент вариации.

Динамика мирной рыбы на стадии  $N_{1(m)}^2$  и хищной рыбы на стадиях:  $N_{2(m)}^1$ ,  $N_{2(m)}^2$  и  $N_{2(m)}^3$  описывается уравнениями того же вида, что и уравнения (16)–(18) [28]:

$$\bar{w}_{2(m)}^3(t+1) = \bar{w}_{2(m)}^3(t) + \beta_{23} M_{m3} \left[ \frac{\sum_{j=1}^5 \bar{w}_{1(j)}^1(t) N_{1(j)}^1(t)}{C_{m1123} + \sum_{j=1}^5 \bar{w}_{1(j)}^1(t) N_{1(j)}^1(t)} + \frac{\sum_{j=1}^5 \bar{w}_{1(j)}^2(t) N_{1(j)}^2(t)}{C_{m1223} + \sum_{j=1}^5 \bar{w}_{1(j)}^2(t) N_{1(j)}^2(t)} \right]. \quad (28)$$

В уравнении (28) учитывается факт перехода на хищничество, т.е. на потребление мирной рыбы по достижении массы хищных рыб порогового значения.

$$N_{1(m)}^2(t+1) = N_{1(m)}^2(t) - F_{12} N_{1(m)}^2(t) - \frac{F_{1223} \sum_{j=1}^8 N_{2(j)}^3(t) N_{1(m)}^2(t)}{C_{1223} + N_{1(m)}^2(t)} + \quad (21)$$

$$+ l_{1(m)}^1(\bar{w}_{1(m)}^1(t), N_{1(m)}^1(t)) - l_{1(m)}^2(\bar{w}_{1(m)}^2(t), N_{1(m)}^2(t)),$$

$$\bar{w}_{1(m)}^2(t+1) = \bar{w}_{1(m)}^2(t) + \frac{\beta_{12} M_{m112} M_{mz2} \sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}(t)}{C_{m12z2} + M_{mz2} \sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}(t)}, \quad (22)$$

$$N_{2(m)}^1(t+1) = N_{2(m)}^1(t) - F_{21} N_{2(m)}^1(t) - l_{2(m)}^1(\bar{w}_{2(m)}^1(t), N_{2(m)}^1(t)), \quad (23)$$

$$\bar{w}_{2(m)}^1(t+1) = \bar{w}_{2(m)}^1(t) + \frac{\beta_{21} M_{m121} M_{mz1} Z_1(t)}{C_{m21z1} + M_{mz1} Z_1(t)}, \quad (24)$$

$$N_{2(m)}^2(t+1) = N_{2(m)}^2(t) - F_{22} N_{2(m)}^2(t) + l_{2(m)}^2(\bar{w}_{2(m)}^2(t), N_{2(m)}^2(t)), \quad (25)$$

$$\bar{w}_{2(m)}^2(t+1) = \bar{w}_{2(m)}^2(t) + \frac{\beta_{22} M_{m222} M_{mz2} \sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}(t)}{C_{m22z2} + M_{mz2} \sum_{i=1}^3 Z_{2(i)}(t)}, \quad (26)$$

$$N_{2(m)}^3(t+1) = N_{2(m)}^3(t) - F_{23} N_{2(m)}^3(t) + l_{2(m)}^3(\bar{w}_{2(m)}^3(t), N_{2(m)}^3(t)), \quad (27)$$

Динамика мирной рыбы на стадии  $N_{1(m)}^3$  и хищной рыбы на стадии  $N_{2(m)}^4$  описывается следующим образом:

$$N_{1(m)}^3(t + 1) = N_{1(m)}^3(t) + I_{1(m)}^2(\bar{w}_{1(m)}^2(t), N_{1(m)}^2(t)), \quad (29)$$

$$N_{2(m)}^4(t + 1) = N_{2(m)}^4(t) + I_{2(m)}^3(\bar{w}_{2(m)}^3(t), N_{2(m)}^3(t)). \quad (30)$$

Из уравнения (29) видно, что хищная рыба не влияет на численность мирной рыбы  $N_{1(m)}^3$ . Это связано с тем, что данная модель описывает динамику гидробионтов в прибрежной зоне. Принимается во внимание то, что мирная рыба покидает эту зону сразу после нереста; нерест описывается уравнением (14). Кроме того, здесь предполагается, что на последних стадиях жизненного цикла смертность рыбы полностью определяется достижением предельного возраста [28].

На рис. 4 показан пример зависимости характера динамики популяции рыбы (в данном случае – усредненной за год общей численности хищной рыбы на стадии  $N_2^3$ ) от двух параметров:  $r_0$  – константы, определяющей скорость пополнения популяции зоопланктона (см. (11)), и  $\omega_{cr22}$  – порогового значения массы хищной рыбы, обуславливающего переход от потребления ею планктона на стадию хищничества (см. (18)). Из рис. 4 видно, что рост численного значения параметра  $r_0$  может влечь за собой последовательные переходы от стационарных режимов к колебаниям: регулярным, квазирегулярным и хаотическим. Отметим, что хаотические режимы реализуются в сравнительно узкой области пространства параметров ( $r_0, \omega_{cr22}$ ).

Приведенные выше примеры моделирования популяционной динамики далеко не исчерпывают список работ, в которых представлены математические модели экосистем, демонстрирующие хаотические изменения численности популяций. Упомянем некоторые из этих работ. В работе [33] было показано, что 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. Отметим, однако, что в модели, представленной в работе [28], имеет место противоположный эффект: увеличение миграции гидробионтов между биотопами приводит к элиминации хаотических режимов. Модели популяций, структурированных по возрасту и характеризующихся продолжительным онтогенезом, также демонстрируют возможность возникновения детерминированного хаоса [34]. Наконец, математическое моделирование колебаний численности популяций рыси и популяций полевков позволило прийти к выводу, что детерминированный хаос

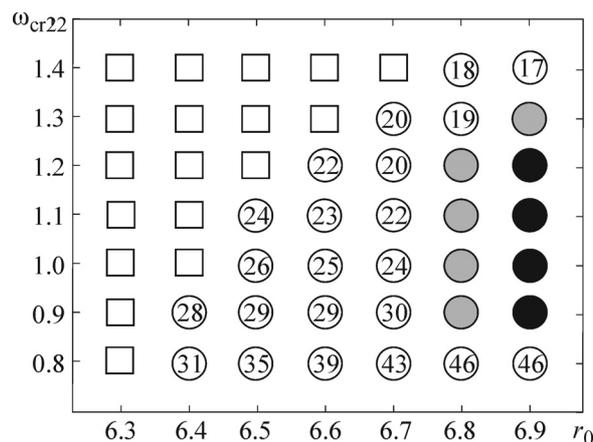


Рис. 4. Зависимость динамики усредненной за год общей численности хищной рыбы на стадии  $N_2^3$  от параметров  $r_0$  (константы, определяющей скорость пополнения популяции зоопланктона) и  $\omega_{cr22}$  (порогового значения массы хищной рыбы, обуславливающего переход от потребления ею планктона на стадию хищничества). Квадраты соответствуют стационарным режимам, когда численность рыбы остается постоянной во времени. Круги с числами внутри соответствуют регулярным колебаниям, числа означают период этих колебаний (в годах). Серые круги соответствуют квазирегулярным нехаотическим колебаниям. Черные круги означают детерминированный хаос.

может вносить существенный вклад в динамику реальных популяций [35,36].

Идентификация и характеристика хаотических динамических режимов предполагает численную оценку доминантного показателя Ляпунова (в общем случае – спектра ляпуновских показателей) и горизонта предсказуемости динамики исследуемой системы [37].

### МЕТОДЫ ЧИСЛЕННОЙ ОЦЕНКИ ХАОТИЧНОСТИ И ПРЕДСКАЗУЕМОСТИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ

Чувствительность к начальным условиям, характерная для детерминированного хаоса, означает, что бесконечно близкие в фазовом пространстве векторы, определяющие состояние динамической системы, расходятся со временем экспоненциально быстро. В качестве простого примера рассмотрим хаотическое отображение  $x(t + 1) = f[x(t)]$  с близкими начальными значениями  $x(0)$  и  $y(0)$ , расстояние между которыми суть  $|y(0) - x(0)|$ . От итерации к итерации это расстояние возрастает, так что после  $n$  итераций (см., например, [10]) оно составит

$$|y(n) - x(n)| \approx \left| \prod_{t=0}^{n-1} \frac{df[x(t)]}{dx} \right| |y(0) - x(0)|.$$

Логарифм геометрического среднего этой величины позволяет вычислить среднее расхождение значений  $x(t)$  и  $y(t)$  и тем самым оценить численное значение показателя Ляпунова как характеристику хаотичности всего временного ряда.

В общем случае  $m$ -мерного фазового пространства изменение расстояния между двумя близкими траекториями  $\mathbf{x}$  и  $\mathbf{y}$  в течение единичного временного интервала описывается следующим образом:

$$\mathbf{y}(n+1) - \mathbf{x}(n+1) = \mathbf{J}[\mathbf{x}(n)][\mathbf{y}(n) - \mathbf{x}(n)] + O(\|\mathbf{y}(n) - \mathbf{x}(n)\|^2),$$

где  $\mathbf{J}$  – якобиан. Пусть  $\mathbf{e}_i$  – собственный вектор  $\mathbf{J}$ ,  $l_i$  его собственное значение и  $\boldsymbol{\delta}(n) = \mathbf{y}(n) - \mathbf{x}(n)$ . Тогда  $\boldsymbol{\delta}(n+1) = \Sigma \beta_i l_i \mathbf{e}_i$ . Если вектор  $\boldsymbol{\delta}(n)$  параллелен одному из собственных векторов  $\mathbf{e}_i$ , то он будет растягиваться или сжиматься во времени в зависимости от величины множителя  $l_i$ . Для того чтобы охарактеризовать динамику системы в целом, а не в какой-либо данный момент времени, проводится усреднение, показатель Ляпунова  $\Lambda_i$  при этом определяется как нормализованный логарифм модуля собственного значения  $l_i^{(N)}$  произведения всех якобианов вдоль фазовой траектории (теоретически длина траектории предполагается бесконечной) [12]:

$$\lambda_i = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{1}{N} \ln |l_i^{(N)}|. \quad (31)$$

Набор показателей Ляпунова  $\Lambda_i$  часто называют ляпуновским спектром. Самый большой из этих показателей:  $\Lambda = \max \lambda_i$ , – будучи положительным, определяет хаотический характер динамики.

Для численных оценок  $\Lambda$  был предложен целый ряд алгоритмов, позволяющих оценивать степень хаотичности временных рядов конечной длины, полученных как в ходе математического моделирования, так и наблюдений за природными системами. Здесь мы кратко опишем один из таких алгоритмов [38, 39].

Временному ряду

$$\{x(n)\} = \{x(1), x(2), \dots, x(N)\}, \quad n = 1, \dots, N, \quad (32)$$

ставится в соответствие вектор в  $p$ -мерном пространстве (пространстве вложения):

$$\mathbf{X}(n) = [x(n), x(n-h), \dots, x(n-(p-1)h)]. \quad (33)$$

В (33) вектор  $\mathbf{X}(n)$  описывает динамику системы, представленной временным рядом (32) на интервале от  $n - (p-1)h$  до  $n$  ( $h$  – временной лаг).

В пространстве вложения для некоторого значения  $n = t$  отыскиваются  $k(t)$  векторов  $\mathbf{X}(i)$ , попадающих в  $\epsilon$ -окрестность  $U_t$  вектора  $\mathbf{X}(t)$ . Затем отслеживается среднее изменение нормы ( $\|\mathbf{X}(t) - \mathbf{X}(i)\|$ ) за время  $\tau$ , после чего вычисляется функция  $S(\tau)$ , характеризующая усредненное по всему временному ряду (32) нарастание разности векторов  $\mathbf{X}(t)$  и  $\mathbf{X}(i)$  за время  $\tau$  [12]:

$$S(\tau) = \frac{1}{M} \sum_{t=1}^M \ln \left( \frac{1}{k(t)} \sum_{i \in U} \|\mathbf{X}(t) - \mathbf{X}(i)\| \right), \quad (34)$$

где  $M = N - (p-1)h$ . Функция (34) возрастает линейно до тех пор пока норма разности между векторами  $\mathbf{X}(i)$  и  $\mathbf{X}(t)$  меньше размера аттрактора. Величина наклона линейного участка  $S(\tau)$  позволяет оценить величину доминантного показателя Ляпунова  $\Lambda$ . Воспользовавшись обратнопропорциональной зависимостью горизонта предсказуемости от  $\Lambda$ , можно оценить, насколько предсказуема исследуемая хаотическая динамика.

Наряду с такой оценкой, в [10] представлен алгоритм численного определения горизонта предсказуемости нерегулярной динамики, который непосредственно не базируется на величине доминантного показателя Ляпунова. Для временных рядов  $u(t)$ , где  $t \in [0, 1]$  этот алгоритм предполагает следующие последовательные шаги (см. также [40]):

(1) построение вектора

$$\mathbf{u} \left( \frac{T}{2} \right) = \left( u \left( \frac{T}{2} \right), u \left( \frac{T}{2} - 1 \right), u \left( \frac{T}{2} - 2 \right), \dots, u \left( \frac{T}{2} - (d-1) \right) \right),$$

где  $d$  – размерность пространства вложения [37];

(2) поиск в интервале  $\left[ 0, \frac{T}{2} \right]$   $d$ -размерных векторов

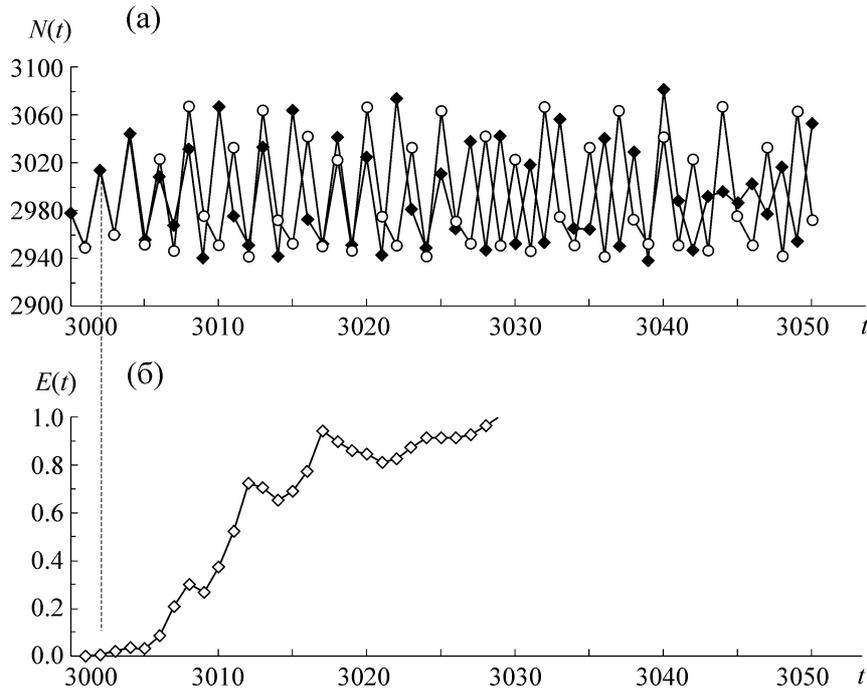
$$\mathbf{U}(t_i) = (U(t_i), U(t_i-1), \dots, U(t_i-(d-1))),$$

$$i = 1, 2, \dots, m,$$

таких, что  $\left| \mathbf{u} \left( \frac{T}{2} \right) - \mathbf{U}(t_i) \right| < \epsilon$ ;

(3) предсказание величины

$$u' \left( \frac{T}{2} + 1 \right) = \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m U(t_i + 1);$$



**Рис. 5.** (а) – Участок хаотического временного ряда  $N(t)$ . Сравнение реальных (отмечены темными ромбами) и предсказанных (отмечены кружками) значений  $N(t)$ . (б) – Ошибка предсказания  $E(t)$ . Вертикальная пунктирная линия обозначает момент начала предсказаний [13].

(4) построение вектора  $\mathbf{u}'\left(\frac{T}{2} + 1\right)$  в соответствии с пунктом (1):

(5) следующая итерация на интервале  $\left[0, \frac{T}{2} + 1\right]$  и повторение итераций вплоть до достижения точки  $t = T$ ;

(6) вычисление ошибки предсказания [13,40]

$$E(n) = \frac{1}{n} \sum_{t=\frac{T}{2}+2}^{\frac{T}{2}+n} \left| \frac{u'(t) - u'(t-1)}{u(t) - u(t-1)} - 1 \right|. \quad (35)$$

Из (35) видно, что чем ближе предсказанное значение  $u'$  к реальной величине  $u$ , тем меньше ошибка предсказания  $E(n)$ ;

(7) оценка горизонта предсказуемости ( $T_H$ ) как функции ошибки предсказания. Для оценки величины  $T_H$  задается некоторое предельное значение  $E(T_H) \ll 1$  (например,  $E(T_H) = 0,1$ ).

На рис. 5 показан пример предсказания для хаотического временного ряда  $N(t)$  [13]. Видно, что при  $E(T_H) = 0,1$  горизонт предсказуемости  $T_H$  равен примерно четырем временным шагам.

Точность количественных оценок хаотичности и предсказуемости динамических процессов с помощью приведенных выше подходов суще-

ственно зависит от длины временных рядов. В тех случаях, когда длина ряда недостаточна, эти подходы оказываются неэффективными. В результате, к примеру, невозможно воспроизвести линейный участок функции  $S(\tau)$  (уравнение (34)), что, в свою очередь, не позволяет оценить величину доминантного показателя Ляпунова  $\Lambda$  [41]. Такая ситуация зачастую характерна для данных, полученных в ходе полевых наблюдений, и, соответственно, временных рядов, построенных на основании этих данных (см., например, [42]).

Для того чтобы обойти такую трудность, был предложен [25,43] подход, в рамках которого на основании экспериментальных или полученных в ходе наблюдений данных проводится реконструкция фазовой траектории, характеризующей исследуемый динамический процесс. Существенно то, что такая реконструкция может осуществляться на базе довольно коротких временных рядов (состоящих из нескольких десятков точек), что выгодно отличает такой подход от приведенных выше методов, для эффективного применения которых требуются ряды, состоящие по меньшей мере из нескольких тысяч точек [43]).

В качестве первого шага в рамках этого подхода предполагается, что исследуемый динамический процесс может быть представлен

временным рядом  $u(t)$ , который задается некоторой функцией  $F$ :

$$u(t) = F(u(t-1), u(t-2), \dots, u(t-p), \varepsilon(t)), \quad (36)$$

где  $t$  – время,  $\varepsilon$  – экзогенная переменная. При этом термин «эндогенность» соотносится с наличием динамических обратных связей внутри системы, обуславливающих наличие временного лага  $\tau$  ( $\tau = 1, 2, \dots, p$ ) (в случае, если  $u(t)$  задает размер популяции, временной лаг может инициироваться взаимодействиями популяции с некоторым естественным врагом), а экзогенная переменная  $\varepsilon$  описывает воздействия, не связанные непосредственно с внутрисистемными связями (например, обусловленная влиянием кратковременных внутрисезонных колебаний температуры) и представляется в виде внешнего шума (случайного процесса). Величина  $p$  в (36) задает такой максимальный временной лаг, за пределами которого отсутствует какое бы то ни было прямое воздействие на величину  $u(t)$ .

В качестве второго шага предполагается, что скорость изменения размера популяции ( $r(t)$ ) определяется следующим образом:

$$r(t) = a_0 + a_1 X + a_2 Y + a_{11} X^2 + a_{22} Y^2 + a_{12} XY + \varepsilon(t). \quad (37)$$

В (37)  $a_i$  ( $i = 0, 1, 2$ ) и  $a_{ij}$  ( $ij = 11, 22, 12$ ) – константы,  $X = (u(t-1))^\theta$ ,  $Y = (u(t-2))^\tau$ , где  $\theta$  и  $\tau$  – константы, а  $r(t) = \log \frac{u^*(t)}{u^*(t-1)}$ .

В качестве следующего шага осуществляется перебор численных значений параметров в уравнении (37) с целью максимального приближения полученного в ходе такого перебора ряда  $u^*(t)$  к тому (сравнительно короткому) ряду  $u(t)$ , который был получен в ходе полевых наблюдений. Теперь ряд  $u^*(t)$ , достаточно хорошо воспроизводящий реальный динамический процесс, может быть продлен за рамки временного промежутка, в течение которого проводились наблюдения. С помощью такой реконструкции снимаются ограничения, накладываемые длиной временного ряда.

Еще один подход к анализу экспериментальных или полученных в ходе наблюдений за динамикой популяций в естественных условиях временных рядов опирается на численный анализ так называемых рекуррентных диаграмм («численный рекуррентный анализ»). Исторически концепция рекуррентности (повторяемости) состояния динамических систем восходит к знаменитой работе Пуанкаре [44], которая была отмечена премией короля Швеции и Норвегии Оскара II. В этой работе Пуанкаре по-

казал, что динамическая система может бесконечно много раз очень близко приближаться к своему начальному состоянию. Потребовалось, однако, более 70 лет для того, чтобы концепция рекуррентности нашла свое применение при исследованиях хаотического поведения динамических систем, а именно – в исследованиях с применением рекуррентных диаграмм [45].

В рамках численного рекуррентного анализа повторяемость состояния исследуемой динамической системы может быть представлена в виде рекуррентной матрицы

$$R_{ij}(\varepsilon) = H(\varepsilon - \|\mathbf{X}(i) - \mathbf{X}(j)\|); \quad i, j = 1, \dots, N, \quad (38)$$

где  $\mathbf{X}(k)$ ,  $k = i, j$  – вектор, описывающий состояние исследуемой системы,  $N$  – число измерений состояния этой системы,  $\varepsilon$  – малый параметр (некоторые правила выбора численного значения параметра  $\varepsilon$  представлены в [46]),  $H$  – функция Хевисайда:  $H(x) = 0$ , если  $x < 0$ , в противном случае  $H(x) = 1$ ,  $\|\cdot\|$  – норма. Матрица (38) используется для визуализации рекуррентности в виде рекуррентных диаграмм. Рекуррентные диаграммы представляют собой набор точек в системе координат  $i$  и  $j$ , причем черные 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  $R_{ii} = 1$ .

На рис. 6 представлены рекуррентные диаграммы, соответствующих различным динамическим режимам: периодическому процессу (рис. 6а), случайному процессу (рис. 6в), а также – хаотической динамике (рис. 6б). Из рис. 6 видно, что рекуррентная диаграмма периодических осцилляций представляет собой набор периодических диагональных линий (рис. 6а). Расстояния между этими линиями (как по горизонтали, так и по вертикали) равны периоду колебаний. Хаотическая динамика (рис. 6б), в отличие от случайного процесса (рис. 6в), представлена аperiodическими структурами. Для хаотического процесса диагональные отрезки длины  $l$ , параллельные диагональной линии  $R_{ii} = 1$  (рис. 6б), 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. Длина таких диагональных отрезков удовлетворяет следующему тождеству [46]:

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

где  $R_{i-1 j-1} = 0$ , если  $R_{1j} = 1$  или  $R_{i1} = 1$  и  $R_{i+k j+k} = 0$ , если  $R_{Nj} = 1$  или  $R_{iN} = 1$  [47]. Поскольку такие диагональные отрезки длины  $l$  означают рекуррентность характера динамического процесса на протяжении  $l$  временных шагов, то горизонт предсказуемости ( $T_{pr}$ ) этого процесса может быть представлен как усредненная длина диагональных отрезков:

$$T_{pr} = \frac{\sum_{l=l_{min}}^N lP(l)}{\sum_{l=l_{min}}^N P(l)}, \quad (39)$$

где  $P(l)$  – гистограмма диагональных отрезков длины  $l$  [46], т.е.

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

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 ( $K_2$ ) [48]. В случае единичного временного шага (см. [46]) имеем

$$K_2(l) = -\frac{1}{l} \ln p(l), \quad (40)$$

где  $l$  – по-прежнему длина диагонального отрезка, а  $p(l) = \frac{1}{N^2} \sum_{t,s=1}^N \prod_{k=0}^{l-1} R_{t+k s+k}$ ,  $t \neq s$ .

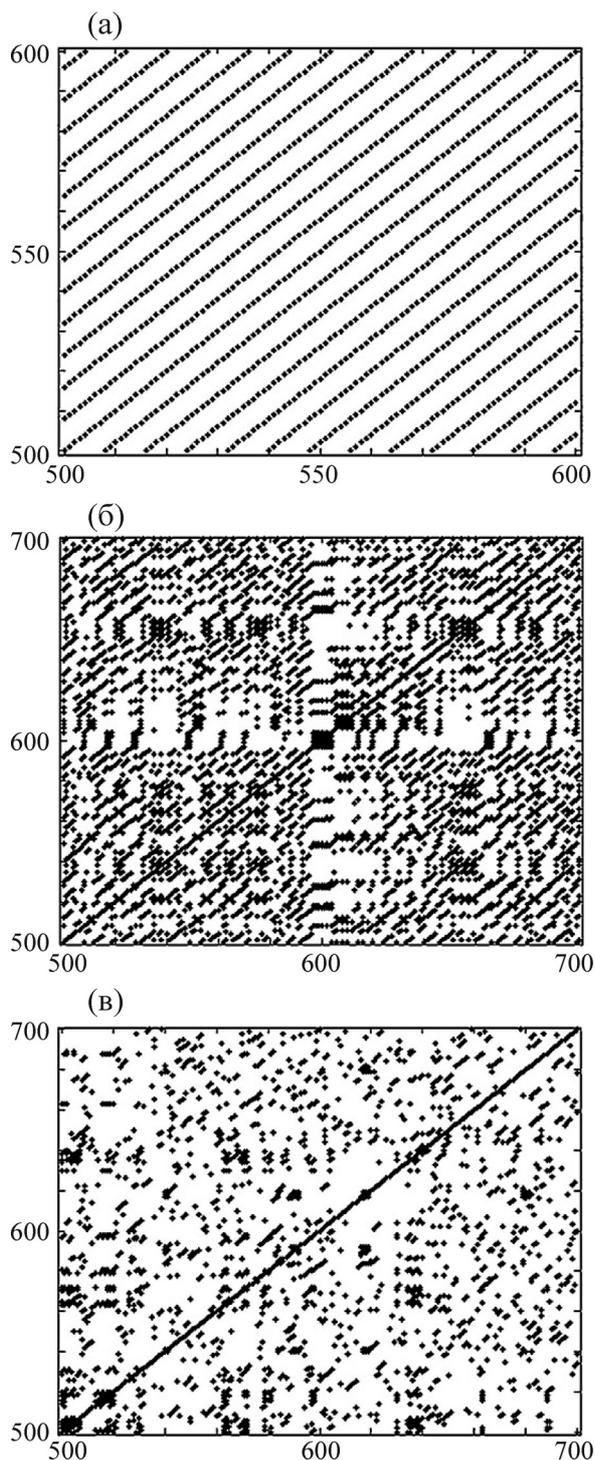
Показано (см., например, [49]), что численное значение наклона прямолинейного участка зависимости ( $-\ln p$ ) от  $l$ , полученное при анализе рекуррентных диграмм с помощью формулы (40), позволяет оценить нижнюю границу суммы положительных показателей Ляпунова и тем самым оценить степень хаотичности изучаемого процесса.

### ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ХАОС В ПРИРОДЕ: РЕАЛЬНОСТЬ ИЛИ ФИКЦИЯ?

Детерминированный хаос был идентифицирован во многих математических моделях динамики популяций (см., например, [25,50]). Это обстоятельство побудило исследователей начать интенсивный поиск хаотических режимов в природных популяционных системах. Оказалось однако, что во многих случаях накопленных в ходе полевых исследований результатов оказалось недостаточно для идентификации хаоса с помощью методов анализа временных рядов, которые требуют большие массивы данных (в частности, для вычисления доминантного показателя Ляпунова) [42,51,52]. Один из подходов, который позволил обойти эту трудность, состоит в том, чтобы не пытаться определить численное значение доминантного показателя Ляпунова непосредственно на основании данных, полученных в ходе наблюдений, а сначала реконструировать динамику, наилучшим образом характеризующую данные полевых наблюдений (см. выше формулы (36) и (37) в разделе «Методы численной оценки хаотичности и предсказуемости популяционной динамики»), что позволяет получать временные ряды произвольной длины и тем самым снимает проблему возможной нехватки данных.

Табл. 1 демонстрирует представленные в работе [53] результаты оценки численных значений доминантного показателя Ляпунова  $\Lambda$ , полученные с помощью такого подхода. Из таблицы видно, что ни в одном случае величина  $\Lambda$  не превышает нулевого значения (хотя в нескольких случаях: популяции канадской рыси и американского беляка, – величина  $\Lambda$  оказывается близкой к нулю). Иными словами, детерминированный хаос в динамике тех популяций, которые представлены в табл. 1, обнаружен не был. Возникает вопрос: не означает ли это, что популяционный хаос, который часто проявляет себя в математических моделях, является на самом деле фикцией, т.е. не реализуется в природе?

Табл. 2 в дополнение к тем результатам, которые показаны в табл. 1, представляет результаты оценки численных значений доминантного показателя Ляпунова  $\Lambda$  для трех популяций грызунов, обитающих в разных и удаленных друг от друга районах Земли. Эти численные значения  $\Lambda$  были получены (см. [53]) с помощью того же подхода, который использовался для оценок, представленных в табл. 1, т.е. путем реконструкции динамики, наилучшим образом характеризующей измерения численности популяций. Из табл. 2 видно, что коле-



**Рис. 6.** Типология рекуррентных диаграмм: (а) – периодический процесс (логистическое отображение  $x(t + 1) = rx(t)(1 - x(t))$ , где  $r = 3,55$ ); (б) – хаотические колебания (логистическое отображение  $x(t + 1) = rx(t)(1 - x(t))$ , где  $r = 3,95$ ); (в) – случайные осцилляции [47].

бания численности популяции полевков, обитающей в Финляндии, в отличие от динамики по-

пуляций, обитающих в Великобритании и Японии, характеризуется положительным, а не отрицательным значением показателя Ляпунова  $\Lambda$ , а следовательно, эти колебания являются хаотическими. Заметим, однако, что положительная величина  $\Lambda = 0,02$  (табл. 2) очень близка к критическому нулевому значению, отделяющему хаос от регулярной динамики.

Этот факт явился одним из аргументов в пользу гипотезы «жизни на краю хаоса» [65], в соответствии с которой динамика популяций характеризуется слабой хаотичностью (при  $\Lambda \approx 0$ ), обеспечивающей гибкий функциональный ответ на возможные изменения условий обитания. В свете этой гипотезы представляют интерес результаты анализа динамики популяций полевков в северной Европе, в соответствии с которыми такая динамика характеризуется чередующимися периодами упорядоченности и нерегулярности [66]. В результате, несмотря на то, что на сравнительно коротких временных интервалах динамика характеризуется сильной хаотичностью, в целом хаотичность такой динамики невелика и характеризуется показателями Ляпунова, близкими к нулю.

Имеются, однако, свидетельства того, что «жизнь на краю хаоса» не исчерпывает все возможные режимы функционирования природных популяций. В частности, примеры реальной хаотической динамики вдали от края хаоса представлены в работе [47]. В отличие от результатов, показанных в табл. 1 и 2, результаты, представленные в [47], получены в ходе анализа полевых наблюдений в виде временных рядов, не связанного с теоретической реконструкцией фазовых траекторий, а опирающегося непосредственно на динамические особенности этих временных рядов, выявленные с помощью численного рекуррентного анализа (см. раздел «Методы численной оценки хаотичности и предсказуемости популяционной динамики»). Соответствующие временные ряды (рис. 7) являются результатом измерений биомассы планктона в Нарочанских озерах (Белоруссия), проводившихся в 1993–2013 гг. Видно, что эти временные ряды характеризуются сильной нерегулярностью: колебания биомассы не демонстрируют никакой видимой повторяемости. Тем не менее численный рекуррентный анализ позволяет выявить рекуррентность (повторяемость), характерную для таких колебаний.

На рис. 8 представлены рекуррентные диаграммы динамики фитопланктона в озерах Нарочанской группы, т.е. в озерах Баторино и Мястро, а также – в большом и малом плесах озера Нарочь. На всех диаграммах видны аperiodические структуры, свидетельствующие о

**Таблица 1.** Результат оценки численных значений доминантного показателя Ляпунова путем реконструкции динамики, наилучшим образом характеризующей ежегодные измерения численности популяций (по результатам, представленным в работе [53])

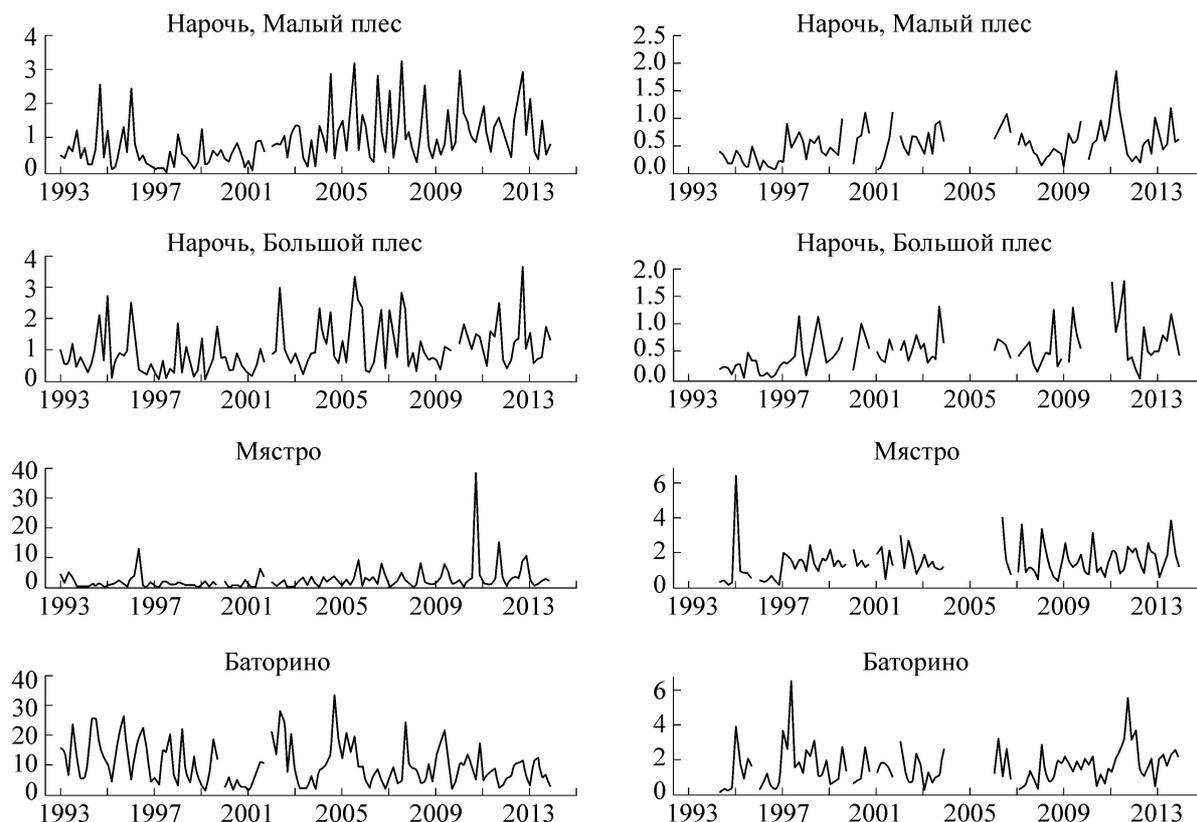
Названия организмов, формирующих популяции	Период, в течение которого проводилось исследование	Источник	Показатель Ляпунова $\Lambda$
Пяденица сосновая	1881–1940	[54]	-0,57
Песец	1834–1925	[55]	-0,42
Коконопряд сосновый	1881–1940	[54]	-0,33
Шотландская куропатка (Камберленд, Англия)	1848– 904	[56]	-0,20
Шотландская куропатка (Абердиншир, Шотландия)	1849–1904	[56]	-1,13
Росомаха	1910–1968	[57]	-0,26
Заяц-русак (Йоркшир, Англия)	1843–1932	[56]	-0,36
Заяц-русак (Норфолк, Англия)	1862–1932	[56]	-1,00
Бражник сосновый	1881–1930	[54]	-0,16
Канадская рысь	1821–1934	[58]	-0,05
Американская куница	1820–1900	[59]	-0,41
Ондатра (Северные территории, Канада)	1821–1891	[60]	-0,54
Ондатра (Маккензи, Канада)	1849–1927	[60]	-0,24
Лисица	1879–1930	[55]	-0,15
Совка сосновая	1881–1940	[54]	-0,70
Куропатка (Норфолк, Англия)	1793–1933	[56]	-1,11
Куропатка (Йоркшир, Англия)	1843–1933	[56]	-0,62
Европейский кролик (Йоркшир, Англия)	1867–1928	[56]	-0,40
Европейский кролик (Норфолк, Англия)	1862–1932	[56]	-0,22
Американский беляк	1849–1904	[61]	-0,02
Ласка	1879–1930	[56]	-0,26

**Таблица 2.** Результат оценки численных значений доминантного показателя Ляпунова путем реконструкции динамики, наилучшим образом характеризующей ежегодные измерения численности популяций грызунов (по результатам, представленным в [53])

Названия организмов, формирующих популяции	Источник	Показатель Ляпунова $\Lambda$
Рыжая полевка (Великобритания)	[62]	-3,77
Красно-серая полевка (Япония)	[63]	-0,64
Рыжие и серые полевки (Финляндия)	[64]	+0,02

хаотическом характере динамики фитопланктона. Хаотическая динамика обладает выраженной рекуррентностью; характеристики этой динамики, выявленные посредством численного рекуррентного анализа, представлены в табл. 3. Видно, что горизонт предсказуемости  $T_{\text{рг}}$  динамики фитопланктона для всех озер Нарочанской группы составляет около 2,5 месяцев. Оценка величины доминантного показателя Ляпунова  $\Lambda \approx 1/T_{\text{рг}}$  [15] дает величину, близкую к 0,4 (табл. 3). Такое значение показателя Ляпунова лежит вне узкого интервала  $-0,1 \leq \Lambda \leq +0,1$ , который характерен [25,66] для жизни на краю хаоса.

Из табл. 3 видно также, что численные значения  $\Lambda$  для большинства из представленных в этой таблице водоемов существенно меньше соответствующих значений нижнего предела суммы положительных показателей Ляпунова ( $K_2$ ). Это может означать, что хаотическая динамика в таких водоемах требует для своего описания достаточно большого числа степеней свободы. В качестве примера рассмотрим динамику фитопланктона в малом плесе оз. Нарочь. В этом случае  $K_2 = 1,4$ , а  $\Lambda = 0,42$  (табл. 3). Так как  $K_2$  суть нижняя граница суммы положительных показателей Ляпунова  $\Lambda$ ;



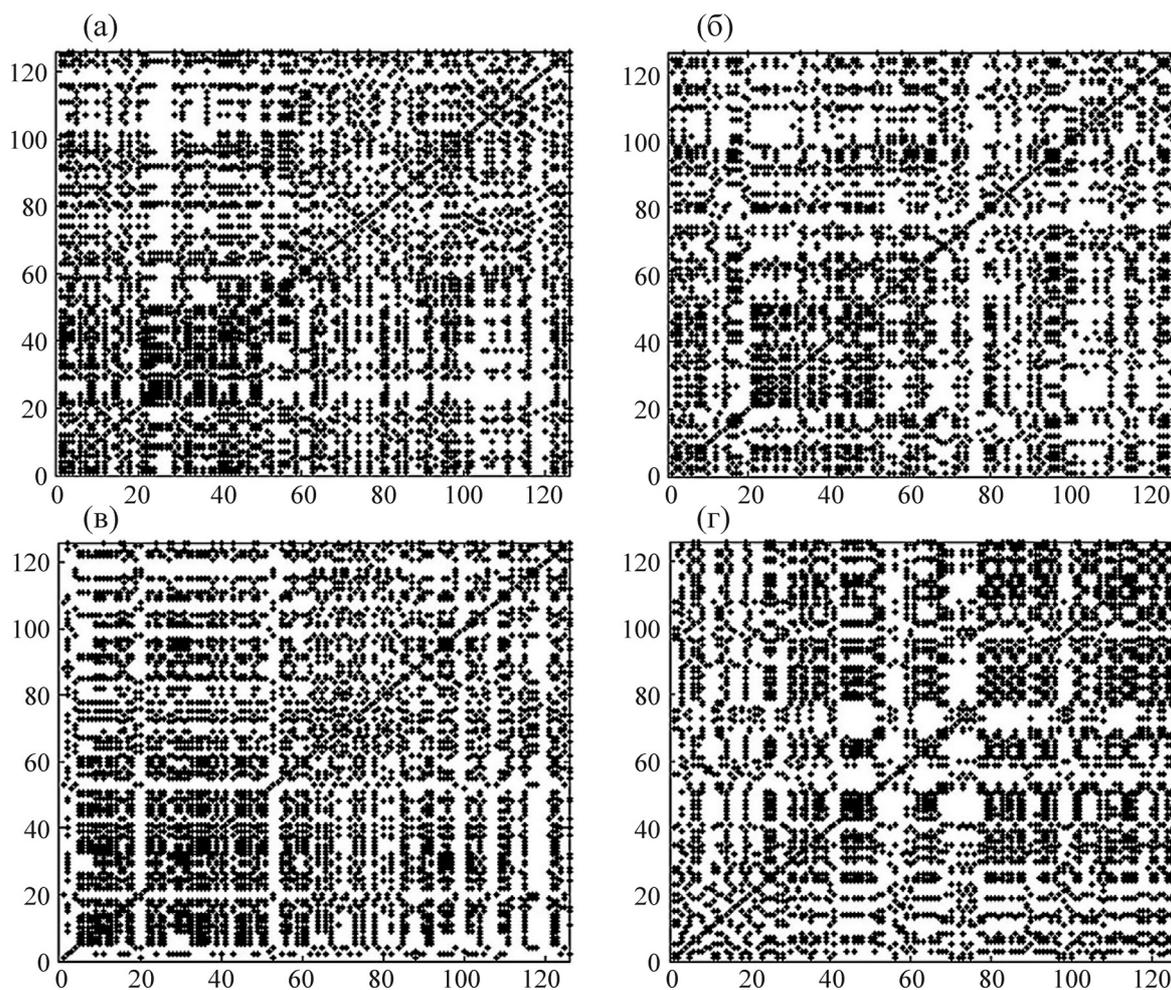
**Рис. 7.** Динамика биомассы фитопланктона (слева) и зоопланктона (справа) Нарочанских озер [47]. Система Нарочанских озер включает в себя три озера: Баторино, Мястро и Нарочь, которое разделяется на две части – Малый плес и Большой плес. По оси абсцисс – годы, по оси ординат – биомасса, г/м<sup>3</sup>. Пробелы во временных рядах соответствуют тем периодам, когда измерения не проводились (подробно методика измерений представлена в работе [47]).

[49], то  $K_2 - \Lambda \leq \sum_{i=2}^m \lambda_i$ , где  $m$  – число степеней свободы,  $\lambda_i > 0$  и  $\Lambda$  – положительный доминантный показатель Ляпунова. В предельном случае, когда  $\sum_{i=2}^m \lambda_i = m\lambda_2$  и численное значение  $\lambda_2$  близко к  $\Lambda$ ,  $m > \frac{K_2}{\Lambda} - 1$ . При  $K_2 = 1,4$  и  $\Lambda = 0,42$  число степеней свободы, характеризующих хаотическое поведение фитопланктона,  $m > 2$ ,

а размерность соответствующего аттрактора может быть еще больше. Это может означать, что не только фитопланктон, но и другие трофические уровни (например, бактериопланктон, зоопланктон, рыба) вовлекаются в хаотическую динамику. Несмотря на то, что временные ряды зоопланктона содержат существенные пробелы (рис. 7), удалось, пусть и с меньшей степенью достоверности, оценить степень хаотичности динамики зоопланктона. Для большинства водоемов Нарочанской группы озер эта динамика

**Таблица 3.** Полученные с помощью рекуррентного анализа оценки численных значений нижнего предела суммы положительных показателей Ляпунова ( $K_2$ ), горизонта предсказуемости ( $T_{pr}$ ) и доминантного показателя Ляпунова ( $\Lambda$ ) для динамики фитопланктона в каждом из Нарочанских озер [47]

Водоем	$K_2$	$T_{pr}$ (месяцы)	$\Lambda$
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



**Рис. 8.** Рекуррентные диаграммы, характерные для динамики фитопланктона в Нарочанских озерах, представленной на рис. 7: (а) – оз. Нарочь, Малый плес; (б) – оз. Нарочь, Большой плес; (в) – оз. Мястро; (г) – оз. Баторино [47].

в самом деле оказалась хаотической (см. рис. 9 и табл. 4) [47].

В работе [28] было продемонстрировано, что возникновение хаоса более вероятно в тех случаях, когда среда обитания популяций характеризуется пространственной однородностью. В лабораторных условиях такая искусственно поддерживаемая пространственная однородность внутри биореакторов и мезокосмов действительно может обуславливать возникновение хаотических колебаний численности популяций [67,68]. Отметим в связи с этим, что гидроэкологические характеристики каждого из водоемов Нарочанской группы озер свидетельствуют о значительной пространственной однородности этих водоемов [69], и популяции, обитающие в этих озерах, могут быть более подвержены хаосу.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Поскольку попытки обнаружить хаос в природных популяциях показали, что хаотические режимы возникают не очень часто, встал вопрос о причинах, обуславливающих избегание популяциями хаотического поведения. В качестве одной из причин рассматривалась высокая скорость размножения, которая, согласно некоторым математическим моделям, требуется для возникновения детерминированного хаоса и которая, по-видимому, далеко не всегда реализуется в естественных условиях (подробнее о критике в отношении реализации детерминированного хаоса в популяционной динамике см. [25,50]). Кроме того, была сформулирована гипотеза, согласно которой противопоставление детерминированного хаоса стохастической динамике является ошибочным и непродуктивным [53]. В рамках этой гипотезы нелинейный и

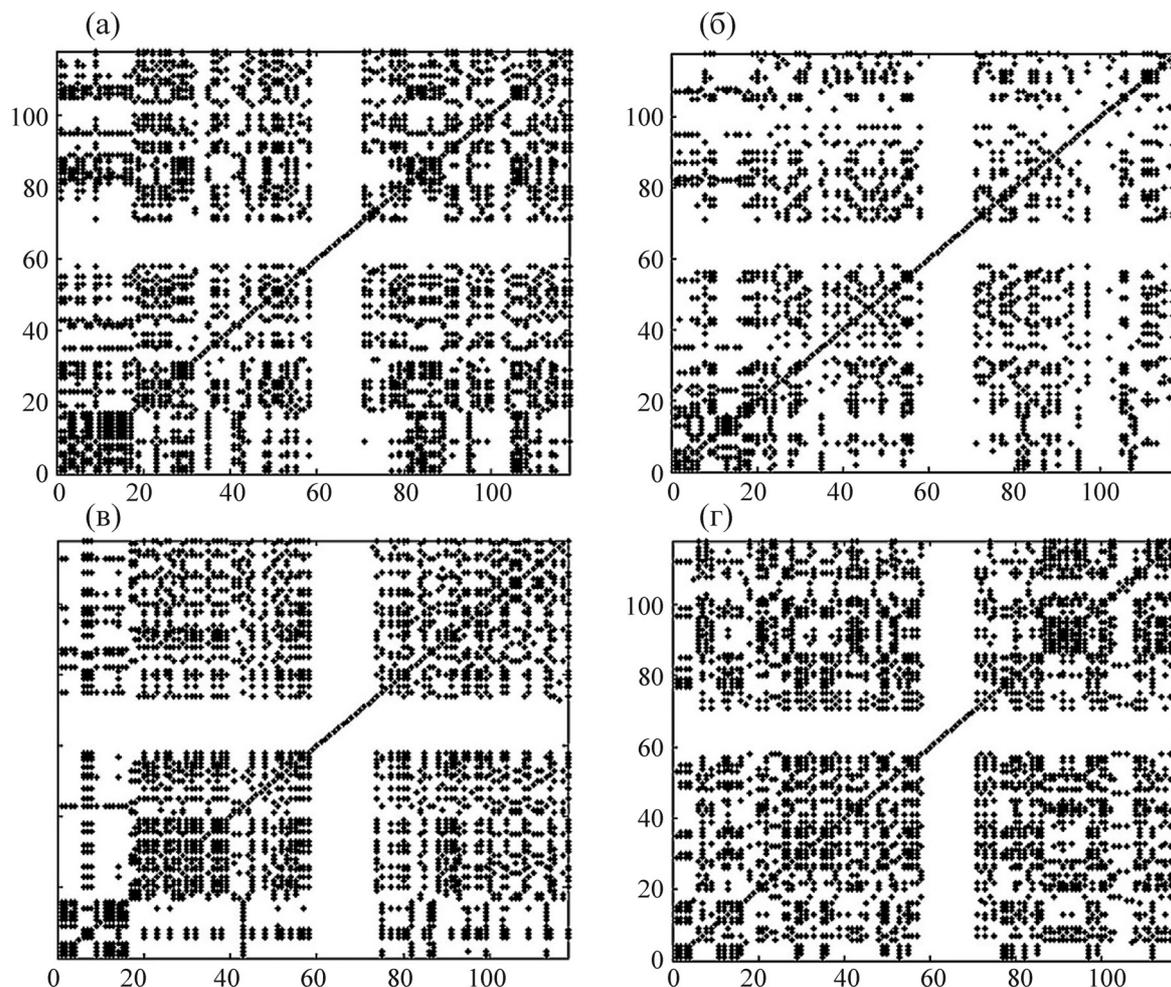


Рис. 9. Рекуррентные диаграммы, характерные для динамики зоопланктона в Нарочанских озерах, представленной на рис. 7: (а) – оз. Нарочь, Малый плес; (б) – оз. Нарочь, Большой плес; (в) – оз. Мястро; (г) – оз. Баторино [47].

плохо предсказуемый характер колебаний популяционного обилия обуславливается взаимодействием как экзогенных, так и случайных эндогенных факторов. Такое взаимодействие может приводить, в частности, к нелинейному усилению стохастических внешних воздействий на биологические процессы. Таким образом, пределы предсказуемости динамики популяций могут зависеть не столько от детерминированных процессов, сколько от их чувствительности

к недетерминированным внешним факторам [70]. Линейные методы предсказания популяционной динамики (например, регрессионный анализ), ввиду существенно нелинейного характера такой динамики, оказываются непродуктивными. Для оценки горизонта предсказуемости в подобных случаях требуются нелинейные алгоритмы (один из таких алгоритмов приведен выше, в разделе «Методы численной оценки

Таблица 4. Полученные с помощью рекуррентного анализа оценки численных значений нижнего предела суммы положительных показателей Ляпунова ( $K_2$ ), горизонта предсказуемости ( $T_{pr}$ ) и доминантного показателя Ляпунова ( $\Lambda$ ) для динамики зоопланктона в каждом из Нарочанских озер [47]

Водоем	$K_2$	$T_{pr}$ (месяцы)	$\Lambda$
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

хаотичности и предсказуемости популяционной динамики»).

«Чистый» детерминированный хаос является, по-видимому, теоретическим феноменом, который далеко не всегда может проявляться в естественных условиях, т.е. в условиях, характеризующихся нелинейным взаимодействием процессов как детерминированных (например, влияния лунных циклов на скорость размножения рыб [70]), так и случайных (например, влияния на скорость размножения рыб скорости ветра [70]). Тем не менее ввиду того, что хаотические режимы, в том числе – и вдали от границы хаоса, имеют место не только в математических моделях, но и в природе [25,47,50], проблема идентификации факторов, определяющих возникновение хаоса, а также степень предсказуемости популяционной динамики, требует своего разрешения. Математическое моделирование популяционных процессов в комплексе с полевыми наблюдениями и лабораторными экспериментами (см., например, [9]) позволяет приблизиться к решению этой проблемы.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 16-31-00403).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Г. Шустер, *Детерминированный хаос. Введение* (Мир, М, 1988).
- H. Poincaré, *Bulletin astronomique* **8**, 12 (1891).
- И. Стюарт, *Величайшие математические задачи* (Альпина нон-фикшн, М, 2015).
- T.-Y. Li and J. Yorke, *Amer. Math. Monthly* **82**, 985 (1975).
- J. Lighthill, *Proc. of Roy. Soc. Lond. A* **407**, 35 (1986).
- Ю. А. Кравцов, *Успехи физ. наук* **158**, 93 (1989).
- Б. М. ЩигOLEV, *Математическая обработка наблюдений* (Наука, М, 1969).
- A. B. Medvinsky, I. A. Tikhonova, R. R. Aliev, et al., *Phys. Rev. E* **64**, 021915 (2001).
- А. Б. Медвинский, С. В. Петровский, И. А. Тихонова и др., *Успехи физ. наук* **172**, 31 (2002).
- D. Kaplan and L. Glass, *Understanding Nonlinear Dynamics* (Springer, NY, 1995).
- Chaos*, Ed. by A. V. Holden (Princeton University, Princeton, 1986).
- H. Kantz and T. Schreiber, *Nonlinear Time Series Analysis* (Cambridge University, Cambridge, 1997).
- A. B. Medvinsky and A. V. Rusakov, *Chaos, Solitons & Fractals* **44**, 390 (2011).
- E. N. Lorenz, *J. Atmospher. Sci.* **20**, 130 (1963).
- G. Boffetta, M. Cencini, M. Falcioni, and A. Vulpiani, *Phys. Rep.* **356**, 367 (2002).
- R. M. May, *Science* **186**, 645 (1974).
- R. M. May, *J. Theor. Biol.* **49**, 511 (1975).
- A. Hastings and T. Powell, *Ecology* **71**, 896 (1991).
- W. Murdoch and A. Oaten, *Adv. Ecol. Res.* **9**, 1 (1975).
- M. Scheffer, *Oikos* **62**, 271 (1991).
- R. A. Fisher, *Ann. Eugenics* **7**, 355 (1937).
- D. Grunbaum and A. Okubo, in *Frontiers in Mathematical Biology* (Lecture Notes in Biomathematics, V. 100, ed. by S. A. Levin) (Springer, Berlin, 1994).
- T. Wyatt, *Thalassia Jugoslavica* **7**, 435 (1971).
- A. Okubo, *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models* (Springer, NY, 1980).
- P. Turchin, *Complex Population Dynamics. A Theoretical/Empirical Synthesis* (Princeton University, Princeton, 2003).
- P. Turchin and I. Hanski, *Amer. Naturalist* **149**, 842 (1997).
- A. B. Medvinsky, S. V. Petrovskii, I. A. Tikhonova, et al., *SIAM Rev.* **44**, 311 (2002).
- A. B. Medvinsky, A. E. Bobyrev, V. A. Burmenny, et al., *Russ. J. Numer. Analysis and Math. Modelling* **30**, 55 (2015).
- А. М. Гиляров, *Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных* (Наука, М., 1987).
- S. Hülsmann, K. Rinke, and W. M. Mooij, *Oikos* **110**, 43 (2005).
- Z. Zakeš, M. Szkudlarek, M. Woźniak, et al., *Electron. J. Polish Agricult. Universities* **6**, 4 (2003).
- A. Kowalska, K. Demska-Zakeš, and Z. Zakeš, *Electron. J. Polish Agricult. Universities* **9**, 5 (2006).
- M. Pascual, *Proc. Roy. Soc. Lond. B* **251**, 1 (1993).
- О. Л. Жданова и Е.Я. Фрисман, *Журн. общ. биологии* **72**, 214 (2011).
- J. Maquet, C. Letellier, and L. A. Aguirre, *J. Math. Biol.* **55**, 21 (2007).
- R. K. Upadhyay, N. Kumari, and V. Rai, *Math. Biosci.* **223**, 47 (2010).
- E. Ott, *Chaos in Dynamical Systems* (Cambridge University, Cambridge, 2002).
- M. T. Rosenstein, J. J. Collins, and C. J. de Luca, *Physica D* **65**, 117 (1993).
- H. Kantz, *Phys. Lett. A* **185**, 77 (1994).
- А. Б. Медвинский и А. В. Русаков, в сб. *Проблемы экономической истории: теория и практика*, под ред. В. В. Запарий (УМЦ-УПИ, Екатеринбург, 2011), с. 248.
- A. B. Medvinsky, *Nonlinear Dynamics, Psychology, and Life Sciences* **13**, 311 (2009).
- А. Е. Бобырев, В. А. Бурменский, Е. А. Криксунов и др., *Биофизика* **57**, 140 (2012).
- P. Turchin and A. D. Taylor, *Ecology* **73**, 289 (1992).
- H. Poincaré, *Acta Mathematica* **13**, 1 (1890).
- J.-P. Eckmann, S. O. Kamphorst, and D. Ruelle, *Europhys. Lett.* **5**, 973 (1987).
- N. Marwan, M. C. Romano, M. Thiel, and J. Kurths, *Phys. Rep.* **438**, 237 (2007).

47. A. B. Medvinsky, B. V. Adamovich, A. Chakraborty, et al., *Ecol. Complexity* **23**, 61 (2015).
48. A. Rényi, *Probability Theory* (North-Holland, Amsterdam, 1970).
49. C. Beck and F. Schlögl, *Thermodynamics of Chaotic Systems: An Introduction* (Cambridge University, Cambridge, 2001).
50. R. V. Solé and J. Bascompte, *Self-Organization in Complex Ecosystems* (Princeton University, Princeton, 2006).
51. W. M. Scheffer, *Amer. Naturalist* **124**, 798 (1984).
52. F. A. Ascoti, E. Beltrami, T. O. Caroil, and W. Creighton, *J. Plankton Res.* **15**, 603 (1993).
53. S. Ellner and P. Turchin, *Amer. Naturalist* **145**, 343 (1995).
54. G. C. Varley, *J. Animal Ecol.* **18**, 117 (1949).
55. E. C. Voles, *Mice and Lemmings: Problems in Population Dynamics* (Oxford University, Oxford, 1942).
56. A. D. Middleton, *J. Animal Ecol.* **3**, 231 (1934).
57. R. A. Rausch and A. M. Pearson, *J. Wildlife Management* **36**, 249 (1972).
58. C. Elton and M. Nicholson, *J. Animal Ecol.* **11**, 215 (1942).
59. J. W. Jones, *Fur Farming in Canada* (Commission of Conservation, Committee on Fisheries, Game, and Fur-Bearing Animals, Ottawa, 1914).
60. C. Elton and M. Nicholson, *J. Animal Ecol.* **11**, 96 (1942).
61. D. A. MacLulich, *J. Wildlife Management* **21**, 293 (1957).
62. H. N. Southern, in *Ecology of Small Mammals*, Ed. by D. M. Stoddard (Chapman & Hall, London, 1979), p. 103.
63. T. Saitoh, *Oecologia* **73**, 382 (1987).
64. H. Henttonen, J. Tas, J. Viitala, and A. Kaikusalo, *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica* **60**, 84 (1984).
65. T. Ikegami and K. Kaneko, *Chaos* **2**, 397 (1992).
66. P. Turchin and S. Ellner, *Ecology* **81**, 3099 (2000).
67. L. Becks, F. M. Hilker, H. Malchow, et al., *Nature* **435**, 1226 (2005).
68. E. Beninca, J. Huisman, R. Herkloss, et al., *Nature* **451**, 822 (2008).
69. А. Г. Аронов, Т. И. Аронова, Б. П. Власов и др., *Водные ресурсы Национального парка «Нарочанский»* (Рифтур Принт, Минск, 2012).
70. P. A. Dixon, M. J. Milicich, and G. Sugihara, *Science* **283**, 1528 (1999).

## Deterministic Chaos and the Problem of Predictability of Population Dynamics

**A.B. Medvinsky\*, N.I. Nurieva\*, A.V. Rusakov\*, and B.V. Adamovich\*\***

\**Institute of Theoretical and Experimental Biophysics, Institutskaya ul. 3, Pushchino, Moscow Region, 142290 Russia*

\*\**Belarussian State University, prosp. Nezavisimosty 4, Minsk, 220030 Belarus*

The article provides an overview of the studies of the processes that can have a significant influence on predictability of population dynamics, comparing the results of mathematical modeling of population dynamics with the time series, obtained in the course of field observations. Considerable attention is given to chaotic changes in population abundance. Some methods of numerical analysis of chaoticity and predictability of the time series are given. The importance to compare the results of mathematical modeling and observation data is tightly linked to problems in detecting chaos in the dynamics of natural populations and estimation of prevalence of chaotic regimes in nature. The study of these problems can allow us to identify the functional role of chaotic regimes in the dynamics of populations.

*Key words: deterministic chaos, predictability, population dynamics*