

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ: МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ И РЕАЛЬНОСТЬ

© 2019 г. А.Б. Медвинский*, Б.В. Адамович**, А.В. Русаков*, Д.А. Тихонов* ***,
Н.И. Нуриева*, В.М. Терешко* ****

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

**Биологический факультет Белорусского государственного университета,
220030, Минск, просп. Независимости, 4, Белоруссия

***Институт математических проблем биологии РАН – филиал Института прикладной математики
им. М.В. Келдыша РАН, 142290, Пушкино Московской области, ул. Профессора Виткевича, 1

****Объединенный институт проблем информатики НАН Беларуси,
220012, Минск, ул. Сурганова, 6, Белоруссия

E-mail: alexander_medvinsky@yahoo.com

Поступила в редакцию 05.09.2019 г.

После доработки 05.09.2019 г.

Принята к публикации 06.09.2019 г.

Присущий математическому моделированию редукционистский подход к анализу природных явлений неизбежно ставит вопрос о соответствии результатов моделирования реальным процессам. Статья посвящена анализу проблем, возникающих при сопоставлении результатов математического моделирования популяционных процессов и данных, полученных в ходе мониторинга природных экосистем. Эти проблемы обуславливаются тем, что далеко не всегда вид зависимостей между переменными, описывающими динамику популяционных процессов, равно как и выбор численных значений параметров математических моделей, удается обосновать, опираясь на результаты мониторинга конкретной экосистемы. В статье предлагается подход, позволяющий в ходе математического моделирования учитывать воздействие всего комплекса биотических и абиотических факторов на динамику популяций. Такой подход базируется на принятии во внимание данных мониторинга экосистем и прямом включении этих данных в математические модели популяционной динамики. Реализация этого подхода позволяет, в частности, оценивать степень влияния отдельных факторов среды обитания как на вариации популяционного обилия, регистрируемые в ходе мониторинга, так и на такие характеристики популяционных процессов, которые непосредственно не измеряются в ходе мониторинга, но являются результатом математического моделирования.

Ключевые слова: популяционная динамика, математическое моделирование, анализ временных рядов.

DOI: 10.1134/S0006302919060176

Популяция как динамический объект. Представление о популяции как о динамическом объекте является теоретической идеализацией. В рамках этой идеализации обычно отвлекаются от индивидуальных особенностей отдельных особей (организмов), формирующих популяцию, подобно тому, как часто пренебрегают свойствами отдельных молекул при исследовании динамики жидкостей или газов. Подобно газу и жидкости, популяция может характеризоваться плотностью (популяционным обилием), т.е. числом особей или массой на единицу площади или объема.

Плотность природных популяций подвержена изменениям как в пространстве, так и во времени. В основе таких изменений лежат биологические процессы (рост организмов, их размноже-

ние и гибель), а наряду с ними – экологические процессы (миграции, межпопуляционные трофические взаимодействия, изменения условий обитания). Сложная мозаика факторов, обуславливающих колебания популяционного обилия, во многих случаях нерегулярные, существенно затрудняет попытки выделить основные движущие факторы, ответственные за наблюдаемые в природе колебания плотности популяций.

Для того чтобы обойти это затруднение, прибегают к редукции. Такая редукция, в частности, реализуется в механистических моделях, в рамках которых динамика популяций описывается как результат суммирования независимых процессов (например, размножения и смертности). При этом в предположении, что модельная популяция

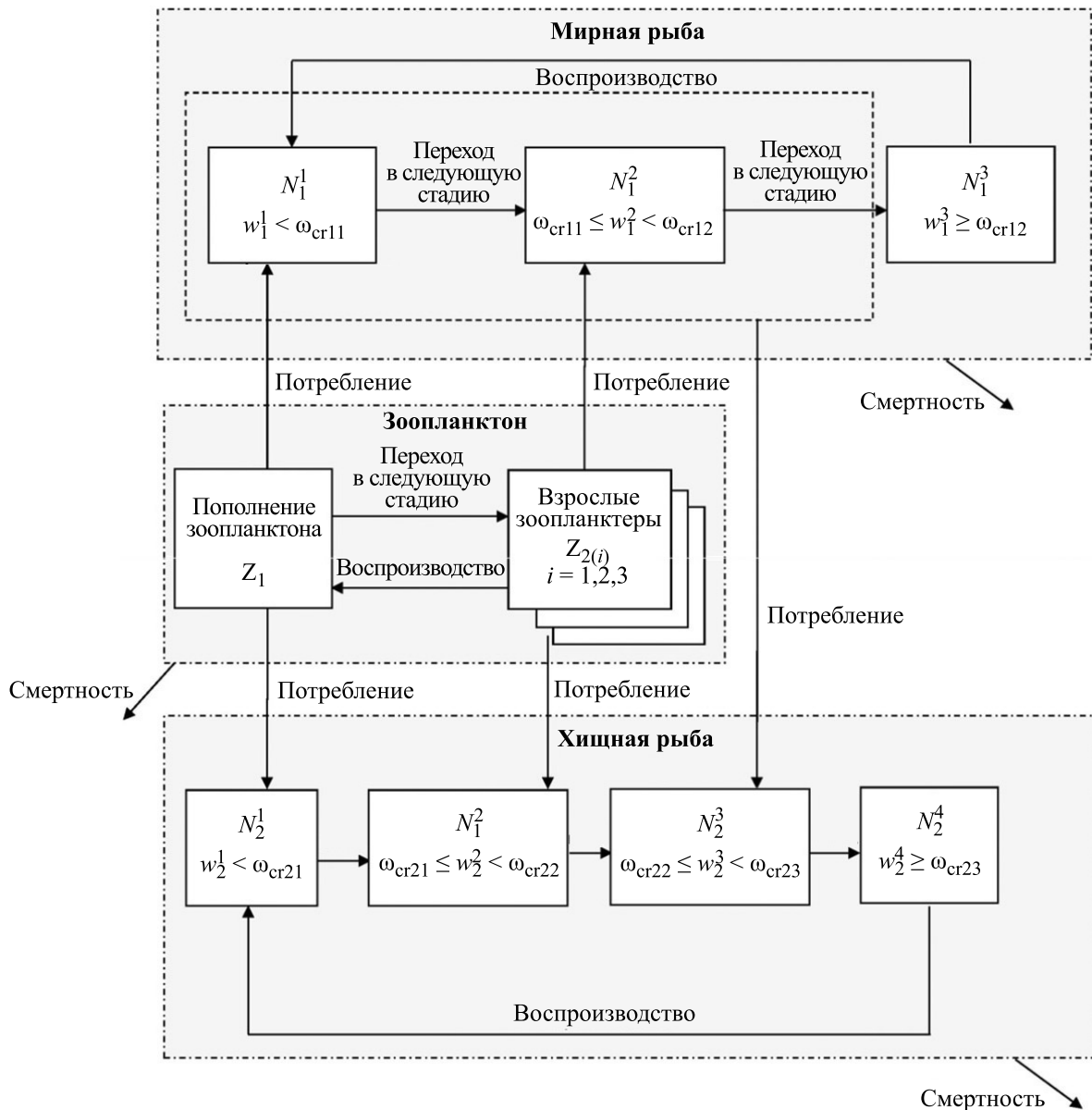


Рис. 1. Схема жизненных циклов и трофических отношений гидробионтов: N_i^k — численность мирной ($i = 1$) и хищной ($i = 2$) рыбы на k -й стадии жизненного цикла; w_i^k — средняя масса мирной ($i = 1$) и хищной ($i = 2$) рыбы на k -й стадии жизненного цикла; $\omega_{cr ij}$ — пороговое значение массы при переходе из одной стадии жизненного цикла в другую; п.с.с. — переход в следующую стадию [5].

распределена равномерно в области ее обитания и не подвергается внешним воздействиям ни со стороны других популяций, ни в результате влияния абиотических факторов, изменение во времени численности такой популяции определяется алгебраической суммой скорости размножения и скорости гибели организмов, входящих в ее состав.

В реальности — и это учитывается во многих математических моделях — популяции включены в сложную систему трофических взаимодействий [1,2]. Кроме того, в ходе моделирования популя-

ционной динамики часто принимается во внимание внутренняя структура популяций (например, их возрастной состав) [3]. В качестве примера на рис. 1 показана блок-схема математической модели, описывающей трофические взаимодействия между популяциями гидробионтов — рыбы и зоопланктона — с учетом внутренней структуры этих популяций [4,5]. Из рис. 1 видно, что популяция взрослых зоопланктеров состоит из трех возрастных групп $Z_{2(i)}$, $i = 1, 2, 3$. Схематически динамика популяции зоопланктона определяется следующими двумя соотношениями:

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

Численность зоопланктона
 в данной возрастной группе = переход
 из предыдущей возрастной группы –
 – смертность – потребление зоопланктона
 мирной рыбой – потребление зоопланктона
 хищной рыбой.

В рамках представленной на рис. 1 модели популяция мирной рыбы N_1 состоит из трех групп особей, которые различаются по массе. Кроме процессов воспроизводства представленная модель описывает динамику численности и изменение средней массы в каждой из этих групп. Переход из одной группы в другую происходит при достижении порогового значения массы. Схематически уравнение динамики численностей N_1^1 и N_1^2 (рыб, не достигших половой зрелости) имеет вид:

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

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

Молодь хищной рыбы (группы N_2^1 и N_2^2), до достижения рыбой пороговой массы, питается зоопланктоном, так же как и мирная рыба (рис. 1). Переход к хищничеству обусловлен увеличением потребности в энергии с ростом подвижности и массы тела [6]. Для хищной рыбы на стадиях, которые характеризуются потреблением зоопланктона (группы N_2^1 и N_2^2), описание динамики численности схоже с описанием динамики численности молоди мирной рыбы (группы N_1^1 и N_1^2). Существенным отличием является то, что убыль популяции хищной рыбы происходит только за счет естественной смертности. После перехода на хищничество (стадия N_2^3) пищевым ресурсом хищной рыбы является молодь мирной рыбы (группы N_1^1 и N_1^2 ; рис.1). Особи, достигшие половозрелого возраста (стадия N_1^3 мирной рыбы и стадия N_2^4 хищника; рис. 1), прекращают потребление и влияют на динамику численности популяций только путем воспроизводства (подробное описание и обоснование модели см. в работе [4]).

Несмотря на сложность взаимосвязей между популяциями зоопланктона и рыбы, представленных на рис. 1, математическая модель, описывающая динамику этих популяций, все еще не учитывает огромное число факторов, которые

могут оказывать влияние на динамику зоопланктона и рыбы, а именно: многовидовой состав рыбного сообщества, трофические взаимодействия и зоопланктона, и рыбы с фитопланктоном, колебания температуры и пр. Подобная редукция, т. е. сведение сложного к простому, широко используется при математическом моделировании популяционной динамики в попытке выявить базисные механизмы наблюдаемых эффектов. В случае модели, представленной на рис. 1, такой редукционистский подход позволил идентифицировать факторы (скорость пополнения популяции зоопланктона, величина пороговой массы, которая определяет переход рыбы к хищничеству, а также предельная длительность жизни хищной рыбы), которые могут определять наблюдаемые в природе долгопериодические (с периодом, составляющим десятки лет) колебания численности рыбных популяций [4,5].

Необходимо отметить, что представленная выше математическая модель, равно как и многие другие модели, используемые в математической экологии (см., например, работу [7]), не позволяют сделать однозначный вывод о применимости результатов математического моделирования к конкретной экосистеме. Поскольку любая математическая модель неизбежно является продуктом редукционистского подхода к изучению природы, возникает проблема уточнения того уровня редукционизма, который был бы достаточен для выявления причинных взаимосвязей между компонентами сложно организованной экосистемы с целью идентификации их вклада в динамику природных популяций и в предсказуемость этой динамики [8].

Факторы, определяющие характер и предсказуемость динамики популяций. Численность многих популяций характеризуется значительной вариабельностью во времени значений амплитуды и периода колебаний [1,9–12]. Такая нерегулярность в некоторых случаях «навязывается» популяционной динамике стохастичностью условий обитания популяций. Случайные экзогенные возмущения во взаимодействии с нелинейными эндогенными факторами, такими как трофические взаимодействия между популяциями, могут порождать хаотические колебания популяционного обилия [7].

В теоретических концепциях хаос рассматривается как режим, внутренне присущий нелинейной динамической системе или, иными словами, проявляющийся в отсутствие каких бы то ни было внешних воздействий. Под хаосом при этом подразумевается нерегулярный колебательный процесс в нелинейных системах, характеризующийся зависимостью от начальных условий, а именно – экспоненциальной неустойчивостью.

Мерой хаотичности может служить доминантный показатель Ляпунова (Λ): поведение динамической системы является хаотическим, если $\Lambda > 0$ (см., например, [13]). Хаотичность обуславливает ограниченную предсказуемость колебательного процесса. Его предсказуемость оказывается ограниченной горизонтом предсказуемости (T_{pr}) [14], т. е. длительностью временного интервала, в течение которого малое различие в начальных условиях (вызванное небольшим возмущением модельной фазовой траектории или погрешностью измерений в случае реального эксперимента) возрастает настолько, что корреляция между прогнозом и наблюдением уменьшается практически до нуля. Горизонт предсказуемости (T_{pr}) уменьшается при увеличении хаотичности поведения динамической системы [15]:

$$T_{pr} \approx \Lambda^{-1}. \quad (1)$$

В отличие от многих модельных систем природные экологические системы и их компоненты (в частности, популяции) не могут рассматриваться как объекты, изолированные от внешних воздействий. Взаимное влияние экзогенных и эндогенных факторов на динамику популяций способно приводить к неожиданным результатам. Так, например, периодические (сезонные) изменения температуры, будучи наложенными на эндогенные периодические колебания численности популяции, могут порождать хаотические колебания [16]. В неоднородной среде обитания, т. е. при наличии нескольких граничащих между собой биотопов, ограниченно предсказуемый хаос, характеризующий динамику планктона в одном из биотопов, может проникать в соседний биотоп в результате обмена биомассой планктона между этими биотопами [17,18]. Математическое моделирование такой динамической инвазии продемонстрировало, что в результате может возникнуть ситуация, когда динамика популяции становится еще менее предсказуемой, чем в случае возникновения динамического хаоса. Падение предсказуемости в этом конкретном случае обуславливается конкуренцией двух сосуществующих аттракторов — хаотического аттрактора и предельного цикла — с фрактальной структурой бассейнов притяжения к каждому из этих аттракторов. При такой структуре бассейнов притяжения даже слабый экзогенный шум индуцирует практически непредсказуемые обратимые переходы между конкурирующими аттракторами [17].

Сопоставление результатов математического моделирования с результатами мониторинга природных экосистем является необходимым шагом в процессе исследования механизмов, обуславливающих наблюдаемые режимы функционирования популяций. С этой целью первостепенной задачей является проведение анализа данных, по-

лученных в ходе мониторинга. К таким данным относятся: изменение обилия (численности, биомассы) отдельных популяций и функциональных сообществ организмов, вариации ресурсов, необходимых организмам для поддержания их жизнедеятельности, колебания условий обитания популяций (например, температуры) и пр. Часто такие данные представляются в виде временных рядов, наглядно демонстрирующих динамику измеряемых характеристик конкретной экосистемы [3].

Необходимо отметить, что данные, регистрируемые в ходе мониторинга экосистем (см., например, работы [19,20]), являют собой результат трофических взаимосвязей, а также внешних воздействий на исследуемые экосистемы (эти данные отражают, кроме того, и эффект наблюдателя, т. е. те неточности, которые неизменно присутствуют в процессе измерений). Иными словами, временные ряды, полученные в ходе мониторинга, характеризуют экосистему как целое. Мониторинг экосистем может рассматриваться как проявление холистического подхода к их исследованию, и такой подход делает актуальным математический анализ временных рядов. Одной из содержательных целей такого анализа является численная оценка предсказуемости популяционной динамики.

АНАЛИЗ ВРЕМЕННЫХ РЯДОВ

Реконструкция популяционной динамики. Популяции, связанные трофическими взаимодействиями и объединенные сходными экзогенными влияниями, образуют динамическую систему. Ее образом является аттрактор — замкнутое множество A , для которого существует окрестность N такая, что (см., например, работу [21])

$$\lim_{t \rightarrow \infty} f^t(N) = A, \quad (2)$$

где f — отображение. Различные динамические процессы (например, колебания во времени численности отдельных популяций), принадлежа одному и тому же аттрактору, взаимосвязаны. В результате, в системе «хищник — жертва», к примеру, информация об изменениях численности популяции хищника позволяет в принципе судить о свойствах динамики популяции жертвы.

В качестве примера, следуя работе [22], рассмотрим в E -мерном фазовом пространстве траектории, притягивающиеся к d -мерному ($d \leq E$) аттрактору A . Для точки $m(t)$, лежащей на одной из таких траекторий (t — время), выполняется следующее условие:

$$m(t+1) = f(m(t)).$$

При $E = 3$ точка $m(t)$ может быть представлена следующим образом: $m(t) = [X(t), Y(t), Z(t)]$. Пусть X — наблюдаемый динамический процесс, один из тех, которые задают отображение f в E -мерном

фазовом пространстве, а соответствующий временной ряд длины L : $\{X\} = \{X(1), \dots, X(L)\}$. Задавая E -мерное пространство вложения, можно получить множество A_X точек $x(t)$ с координатами $X(t)$, $X(t - \tau)$, ..., $X(t - (E - 1)\tau)$; здесь лаг $\tau > 0$. В общем случае точки $x(t)$ на множестве A_X однозначным образом связаны с точками $m(t)$ на множестве A [23].

Если два процесса — X и Y — связаны между собой причинным образом (например, в рамках системы «хищник — жертва»), то, поскольку они имеют общий аттрактор A , появляется возможность провести реконструкцию $(\hat{Y}(t)|A_X)$ временного ряда $Y(t)$, используя для этого временной ряд $X(t)$, и затем сравнить результат такой реконструкции с исходным временным рядом $Y(t)$. Иными словами, характер динамики популяции жертвы может быть восстановлен на основе имеющейся информации (временного ряда) для популяции хищника (или наоборот). Алгоритм такой реконструкции состоит в следующем [22].

Рассматриваются два временных ряда: $\{X\} = \{X(1), \dots, X(L)\}$ и $\{Y\} = \{Y(1), \dots, Y(L)\}$. Для временного ряда $\{X\}$ находятся векторы $\vec{x}(t)$ с координатами $X(t)$, $X(t - \tau)$, ..., $X(t - (E - 1)\tau)$, которые формируют множество A_X . Затем находятся такие моменты времени t_1, \dots, t_{E+1} , которые соответствуют векторам, отличающимся от каждого из векторов $\vec{x}(t)$ на величину меньше пороговой, определяя таким образом ближайших соседей векторов $\vec{x}(t)$. Эти ближайшие соседи используются для идентификации предполагаемых ближайших соседей $Y(t_i)$, $i = 1, \dots, E+1$, которые и используются для реконструкции:

$$\hat{Y}(t) | A_X = \sum w_i Y(t_i),$$

где

$$w_i = \frac{u_i}{\sum u_i},$$

$$u_i = \exp \left\{ - \frac{d[x(t), x(t_i)]}{d[x(t), x(t_1)]} \right\},$$

а $d[x(t), x(t_j)]$ суть эвклидово расстояние между соответствующими векторами. Аналогично проводится реконструкция временного ряда $X(t)$, для этого используется временной ряд $Y(t)$. Если процессы X и Y взаимосвязаны, то при увеличении длины ряда L реконструкция $\hat{Y}(t)|A_X$ будет приближаться к $Y(t)$, а реконструкция $\hat{X}(t)|A_Y$ — к $X(t)$; в результате реконструируемые и наблюдаемые временные ряды оказываются хорошо коррелированными [22]. Тем самым может быть проверена взаимосвязанность процессов X и Y .

Реконструкция динамических процессов была использована, в частности, для анализа данных вылова сардины и хамсы в Тихом океане. Предполагалось при этом, что данные вылова отражают реальные колебания численности популяций рыбы. Временные ряды, построенные по этим данным, характеризуются двумя очевидными свойствами: во-первых, нерегулярностью колебаний, а во-вторых — тем, что периоды максимальной численности сардины приходятся на падение численности хамсы. На основании этого обстоятельства были высказаны предположения о том, что (1) сардина и хамса могут являться конкурентами [24] или (2) сардина и хамса хотя и совместно, но по-разному реагируют на изменения каких-то экзогенных факторов, характеризующих общую для сардины и хамсы среду обитания [25]. С помощью метода реконструкции временных рядов было продемонстрировано [22], что колебания обилия популяций хамсы и сардины слабо коррелируют с соответствующими реконструируемыми временными рядами, а значит, не могут описываться в рамках представления о едином для этих колебаний аттракторе. Ответственными за наблюдаемый характер динамики рыбных популяций оказались экзогенные факторы (в первую очередь — колебания температуры).

Предсказуемость популяционной динамики. Для количественной оценки предсказуемости нерегулярных колебаний часто используется алгоритм, предложенный в работе [26]. Этот алгоритм делает возможным сравнение участков временных рядов, которые соответствуют наблюдаемым колебаниям, с прогнозом. Для временного ряда N_t , где $t \in [0, T]$, этот алгоритм подразумевает следующие этапы:

(1) построение вектора

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

где d — размерность пространства вложения [27];

(2) поиск на интервале $[0, T/2]$ вектора

$$\vec{P}_i = \left(P_i, P_{i-1}, P_{i-2}, \dots, P_{i-(d-1)} \right), \quad i = 1, 2, \dots, m,$$

такого, что $|\vec{N}_{T/2} - \vec{P}_i| < \varepsilon \ll 1$;

(3) предсказание значения на один шаг вперед во времени:

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

(4) построение вектора $N'_{(T/2)+1}$ в соответствии с пунктом (1), используя предсказанное значение $N'_{(T/2)+1}$ в качестве уже известного;

(5) следующая итерация на интервале $[0, T/2+1]$, и так далее вплоть до достижения предсказания в точке T ;

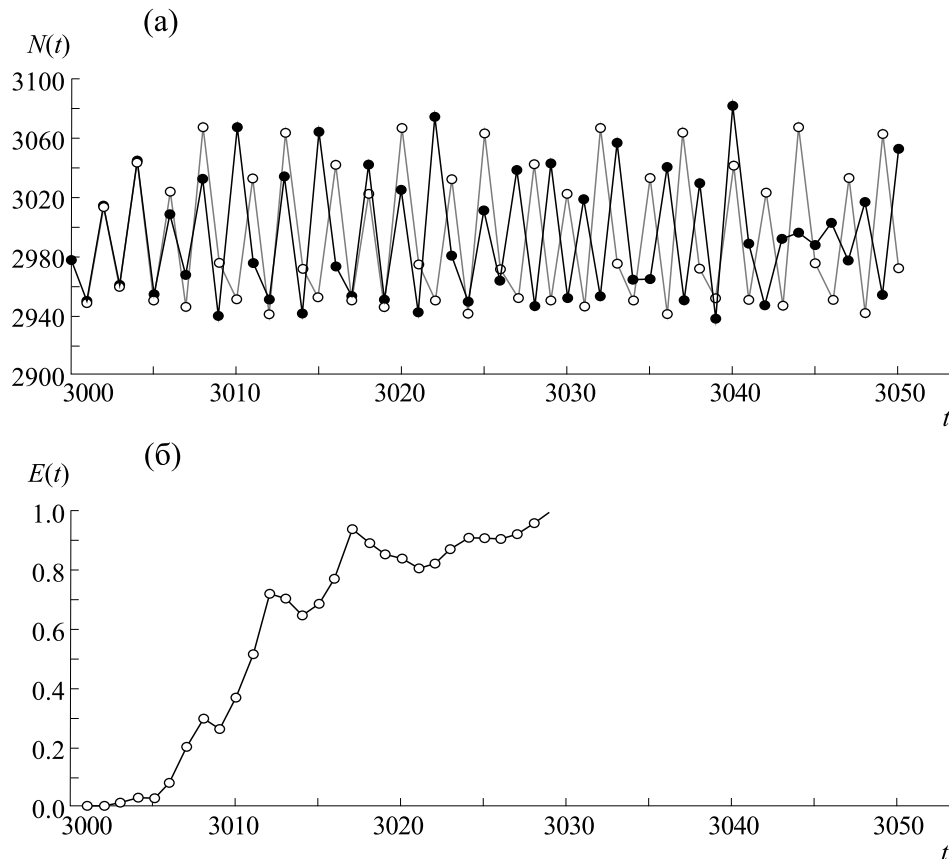


Рис. 2. (а) – Участок хаотического временного ряда $N(t)$. Предсказанные значения отмечены светлыми кружками, а реальные – темными ромбами. (б) – Ошибка предсказания $E(t)$, вычисленная по формуле (3). Вертикальная пунктирная линия обозначает момент начала предсказания. В данном случае оценка величины $T_{\text{пр}}$ проведена, исходя из значения $E_L = 0,1$, что соответствует горизонту предсказуемости, равному четырем временным шагам [28].

(б) расчет ошибки предсказания на n -й итерации [28]:

$$E(n) = \frac{1}{n} \sum_{t=T/2+2}^{T/2+n} \left| \frac{N'_t - N'_{t-1}}{N_t - N_{t-1}} - 1 \right|; \quad (3)$$

(7) оценка горизонта предсказуемости ($T_{\text{пр}}$). Для количественной оценки $T_{\text{пр}}$ устанавливается предельное значение ошибки предсказания $E_L \ll 1$.

Из выражения (3) видно, что чем ближе предсказанное значение N' к реальной величине N , тем меньше ошибка предсказания. Численное значение горизонта предсказуемости $T_{\text{пр}}$ при этом возрастает, т.е. динамика становится более предсказуемой при уменьшении численного значения $E(n)$. Пример предсказания хаотического временного ряда с использованием приведенного выше алгоритма показан на рис. 2. Отметим, что точность предсказания существенно зависит от числа зарегистрированных осцилляций, предваряющих процесс предсказания. Это обстоятельство существенно ограничивает применимость

приведенного выше алгоритма к «реальным» популяционным процессам в связи с тем, что длина соответствующих временных рядов, полученных в ходе полевых наблюдений, часто недостаточна для релевантной оценки горизонта предсказуемости этих процессов.

Примечательно, что горизонт предсказуемости может зависеть от временного масштаба. В работе [29] было продемонстрировано, что интервалы времени, характеризующиеся хаотичностью колебаний популяционного обилия, способны периодически воспроизводиться. В результате в то время как на сравнительно небольших временных интервалах динамика популяции является хаотической и, следовательно, ее предсказуемость ограничена величиной $T_{\text{пр}}$, на больших временных масштабах, характерных для воспроизводства хаоса, такая динамика проявляет регулярность, свойственную периодическим процессам.

Предсказуемость хаотической динамики, ввиду соотношения (1), может быть связана с величиной доминантного показателя Ляпунова

($\Lambda > 0$): чем сильнее хаос, т.е. чем больше положительное значение доминантного показателя Ляпунова, тем хуже предсказуемость, т.е. тем меньше T_{pr} . Однако следует принимать во внимание, что взаимозависимость Λ и T_{pr} , задаваемая соотношением (1), в некоторых случаях нарушается. К таким случаям относятся:

(а) – сосуществование и конкуренция нескольких аттракторов. Если бассейны притяжения к каждому из конкурирующих аттракторов имеют сложную структуру, уже небольшой внешний шум способен заставить систему постоянно дрейфовать, перемещаясь из бассейна в бассейн. Динамика при этом становится практически непредсказуемой, невзирая на динамические свойства – хаотичность или регулярность – каждого из конкурирующих аттракторов [17,30];

(б) – хорошо предсказуемый хаос, для которого (в отсутствие внешних воздействий) доминантный показатель Ляпунова Λ является конечной и положительной величиной, в то время как $T_{\text{pr}} \rightarrow \infty$. Хорошо предсказуемый хаос реализуется тогда, когда вариации максимальных и минимальных значений хаотических колебаний существенно меньше разницы между этими максимальными и минимальными значениями [28].

Отметим, что для временных рядов, полученных не в результате математического моделирования, а в ходе полевых наблюдений, величина T_{pr} зависит от множества эндогенных и экзогенных факторов, таких как трофические взаимодействия между популяциями, колебания температуры и пр. Это означает, что величина горизонта предсказуемости колебаний численности конкретной популяции отражает не только лишь характер самой этой динамики, но является отражением динамических свойств исследуемой экосистемы во всей их полноте. Поэтому численное значение горизонта предсказуемости может рассматриваться как холистическая величина.

Методы численной оценки хаотичности и предсказуемости динамики популяций. В соответствии с выражением (1) численные значения горизонта предсказуемости T_{pr} хаотического процесса и доминантного показателя Ляпунова Λ взаимосвязаны. Однако оценка положительного значения Λ на основании анализа временного ряда может быть проведена и независимо от оценки горизонта предсказуемости [31]. Для этого, как и выше, временному ряду $\{X\} = \{X(1), \dots, X(L)\}$ ставится в соответствие вектор $\mathbf{X}(t) = [X(t), X(t - \tau), \dots, X(t - (E - 1)\tau)]$ в E -мерном пространстве вложения. Затем для некоторого значения $t = t^*$ находят $k(t^*)$ векторов $\mathbf{X}(i)$, попадающих в малую евклидову ε -окрестность ($U(t^*)$) вектора $\mathbf{X}(t^*)$, после чего определяется среднее изменение нормы $\|\mathbf{X}(t^*) - \mathbf{X}(i)\|$ за время τ . Функция

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

где $M = t - (E - 1)\tau$, возрастает линейно до тех пор, пока норма разности между векторами $\mathbf{X}(t^* + \tau)$ и $\mathbf{X}(i + \tau)$ остается меньше размера хаотического аттрактора. Наклон линейного участка $S(\tau)$ позволяет (при удачном выборе параметров E и ε ; подробности см. в работе [31]) оценить величину доминантного показателя Ляпунова Λ .

Поскольку природные экосистемы, а значит, и динамика заселяющих их популяций, открыты для воздействия внешних факторов (прежде всего – температуры), то численное значение Λ , полученное при анализе колебаний популяционного обилия, характеризует не только собственные свойства таких колебаний, но и их чувствительность к изменениям внешних факторов. При этом положительная величина Λ может соответствовать не столько собственной хаотичности популяционной динамики, сколько ее неустойчивости по отношению к внешним воздействиям. Хаос в подобных случаях является наведенным [9].

Необходимо указать на то, что точность оценки горизонта предсказуемости T_{pr} и точность вычисления доминантного показателя Ляпунова Λ существенно зависят от длины временного ряда. В частности, для коротких временных рядов обычно не удается воспроизводить линейный участок функции $S(\tau)$, и это препятствует численной оценке величины Λ .

В то время как длина временных рядов, генерируемых в ходе математического моделирования, в основном определяется самими исследователями в зависимости от решаемых ими задач и от инструментов, находящихся в их распоряжении, длина временных рядов, характеризующих колебания численности природных популяций, существенно определяется периодичностью и длительностью полевых наблюдений, а они не в полной мере зависят от самого исследователя. Для анализа сравнительно коротких временных рядов был предложен метод [9], в рамках которого полученный в ходе наблюдений временной ряд используется для реконструкции динамики за пределы того короткого интервала, в течение которого проводились наблюдения. С этой целью исследуемый динамический процесс $u(t)$ представляется в виде функции $F(u(t - 1), u(t - 2), \dots, u(t - p), \varepsilon(t))$, где t – время, ε – экзогенная переменная, описывающая воздействия (например, вариации температуры), не связанные непосредственно с внутрисистемными взаимодействиями, а p – временной лаг, за пределами которого угасает функциональная связь динамики с величиной $u(t)$. Далее строится временной ряд $u^*(t)$, такой что $u^*(t) = u^*(t - 1)\exp[f(t) + \varepsilon(t)]$. При этом пред-

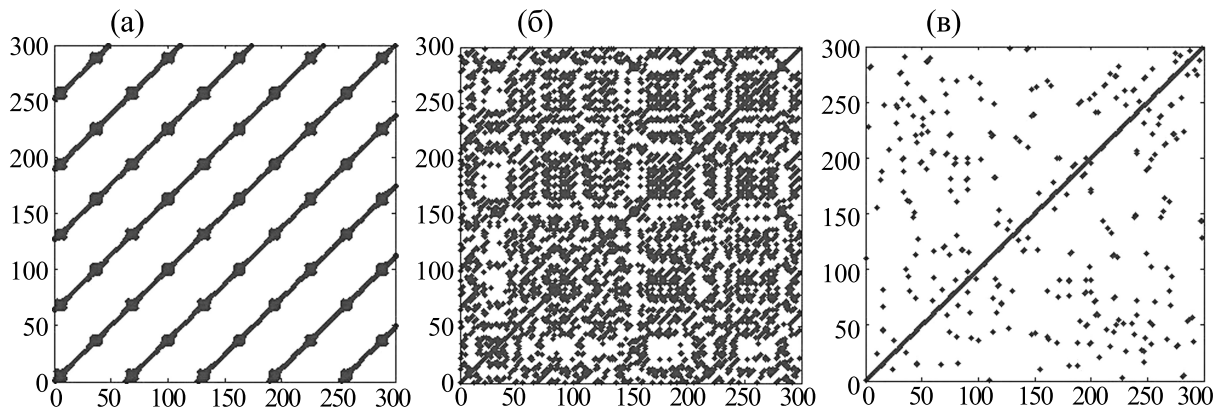


Рис. 3. Рекуррентные диаграммы, соответствующие периодическому процессу (а), хаосу (б) и случайному процессу (в) [10].

полагается, что функция $f(t)$, описывающая эндогенные процессы, задается полиномом $a_0 + a_1X + a_2Y + a_3X^2 + a_4Y^2 + a_5XY$, где a_j ($j = 1, 2, 3, 4, 5$) – константы, $X = u(t-1)^{\vartheta_1}$, а $Y = u(t-2)^{\vartheta_2}$. Подбор численных значений параметров a_j и ϑ_i ($i = 1, 2$) производится таким образом, чтобы функция $u^*(t)$ максимально приближала функцию $u(t)$. Теперь временной ряд $u^*(t)$, достаточно хорошо воспроизводящий реальный динамический процесс, может быть продлен за пределы промежутка, в течение которого проводились наблюдения. С помощью такой реконструкции снимаются те ограничения на определение численного значения доминантного показателя Ляпунова, которые накладываются длиной временных рядов.

Метод реконструкции был использован для оценки численных значений Λ в приложении к реальным временным рядам, базирующимся на данных наблюдений над колебаниями обилия популяций различных животных [9]. Для большинства таких временных рядов величина Λ оказывалась отрицательной, но и положительные ее значения были близки к нулю, т.е. мало отличались от величины, разделяющей хаос и регулярную динамику. Этот факт явился одним из аргументов в пользу гипотезы о «жизни на краю хаоса» [32,33].

Еще один подход к анализу временных рядов, численный рекуррентный анализ, базируется на том, что динамическая система может возвращаться к своему начальному состоянию [34]. Повторяемость (рекуррентность) состояний динамической системы может быть представлена в виде рекуррентной матрицы

$$R_{ij}(\varepsilon) = H(\varepsilon - \|X(i) - X(j)\|), \quad i, j = 1, \dots, N, \quad (4)$$

где $X(k)$, $k = i, j$, – вектор, описывающий состояние исследуемой системы, N – число точек временного ряда, ε – малый параметр (феноменологические критерии выбора численного значения ε представлены в [35]), H – функция Хевисайда,

$\|\dots\|$ – евклидова норма. Матрица (4) используется для визуализации рекуррентности в виде рекуррентных диаграмм. Рекуррентные диаграммы могут быть представлены в виде набора точек в системе координат (i, j) ; черные точки при этом соответствуют значениям $R_{ij} = 1$, а белые – значениям $R_{ij} = 0$. Такие рекуррентные диаграммы симметричны относительно линии $R_{ii} = 1$. На рис. 3 показаны рекуррентные диаграммы, соответствующие разным динамическим режимам: периодическим колебаниям, хаотической динамике и случайному процессу.

Из рис. 3 видно, что периодические колебания на рекуррентной диаграмме предстают в образе периодических диагональных линий; хаотической динамике соответствуют аperiodические структуры, а случайному процессу – случайное распределение точек. В случае хаотической динамики сравнительно короткие диагональные отрезки длиной l , параллельные диагональной линии $R_{ii} = 1$, порождаются рекуррентностью фазовой траектории [34], так что в течение l моментов времени сегмент этой фазовой траектории оказывается практически параллельным другому, близко расположенному к нему сегменту. Длина таких диагональных отрезков удовлетворяет следующему тождеству [35]:

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

где $R_{i-1, j-1} = 0$, если $R_{1, j} = 1$ или $R_{i, 1} = 1$ и $R_{i+k, j+k} = 0$, если $R_{N, j} = 1$ или $R_{i, N} = 1$ [4]. Горизонт предсказуемости в этом случае – это усредненная длина диагональных отрезков:

$$T_{\text{пр}} = \frac{\sum_{l=l_{\min}}^N lP(l)}{\sum_{l=l_{\min}}^N P(l)}, \quad (5)$$

где $P(l)$ – это гистограмма распределения диагональных отрезков длиной l :

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

где l_{\min} – пороговое значение длины диагонального отрезка, позволяющее исключить из рассмотрения те короткие отрезки, которые соответствуют временным интервалам, в течение которых автокорреляция, заметная вначале, приближается к нулю.

Отметим, что численный рекуррентный анализ хорошо адаптирован к оценкам предсказуемости сравнительно коротких временных рядов, типичных для результатов многих полевых наблюдений. Это связано с отсутствием необходимости восстанавливать линейный участок функции $S(\tau)$, которая возникает в описанном выше методе оценки горизонта предсказуемости, предусматривающим предварительное восстановление такого участка и определение численного значения доминантного показателя Ляпунова с последующим использованием зависимости (1) между показателем Ляпунова и горизонтом предсказуемости. С помощью численного рекуррентного анализа удалось, в частности, провести оценку горизонта предсказуемости сравнительно коротких временных рядов, полученных в результате мониторинга экосистемы Нарочанских озер [11]. Численные значения горизонта предсказуемости колебаний обилия фитопланктона в каждом из водоемов, входящих в систему Нарочанских озер, составили 2,4 месяца для малого плеса оз. Нарочь, 2,3 месяца для большого плеса оз. Нарочь и 2,5 месяца для оз. Мястро и оз. Баторино [11]. Детальное описание методов анализа временных рядов представлено в работах [26] и [31].

Методы численной оценки взаимосвязей популяционных колебаний и их сопряженности с экзогенными факторами. Необходимо отметить, что анализ временных рядов позволяет не только оценивать степень хаотичности популяционной динамики, но и выявлять степень влияния внешних факторов, например колебаний температуры, на регистрируемые в ходе мониторинга природных экосистем вариации популяционного обилия. Один из подходов к выявлению таких факторов заключается в вычислении индекса захвата фазы (Phase Locking Index, PLI), величина которого может характеризовать степень фазовой синхронизации двух колебательных процессов [36]:

$$PLI = \frac{1}{N} \left| \sum_{j=0}^{N-1} e^{-i\Delta\varphi(j)} \right|, \quad (6)$$

где N – число измерений (длина дискретного временного ряда), $\Delta\varphi$ – разница фаз исследуемых

колебательных процессов; фаза φ здесь является линейной функцией времени [37]:

$$\varphi(j) = 2\pi \left(n + \frac{j - j_n}{j_{n+1} - j_n} \right), j_n \leq j \leq j_{n+1}.$$

Здесь j_k ($k = n, n+1$) – это моменты времени (k – их последовательные номера), которые соответствуют одинаковым фазам (например – локальным максимумам временного ряда). Для строго синхронизованных временных рядов $PLI = 1$, а при полном отсутствии синхронизации $PLI = 0$. Разумеется, для большинства случаев, соответствующих реальной динамике, численные значения PLI лежат в промежутке между 0 и 1. Для проверки статистической значимости численных оценок степени фазовой синхронизации между временными рядами используется метод суррогатных данных [31].

На рис. 4 представлены временные ряды, характеризующие динамику планктонных популяций и колебания температуры воды в каждом из озер Нарочанской группы.

В качестве примера численной оценки синхронизации эндогенных воздействий и планктонной динамики рассмотрим влияние колебаний температуры на динамику фитопланктона. С этой целью представим результаты вычисления индекса захвата фазы, PLI , определяя тем самым степень фазовой синхронизации динамики фитопланктона и температуры. Рис. 5 демонстрирует численные значения PLI , а также распределения величины PLI для соответствующих суррогатных данных, полученных с помощью случайного перемешивания исходных данных, характеризующих динамику температуры и популяций фитопланктона.

Видно, что значения PLI для оз. Нарочь (рис. 5а,б) и оз. Мястро (рис. 5в) лежат внутри распределений численных значений PLI , полученных для соответствующих суррогатных данных. Это означает, что динамика фитопланктона в этих водоемах не синхронизуется с колебаниями температуры. Однако такая синхронизация имеет место в оз. Баторино (рис. 5г). Отметим, что отсутствие синхронизации не обязательно предполагает отсутствие влияния температуры на динамику популяции. В данном случае это просто означает, что воздействие температуры на динамику фитопланктона не является определяющим (помимо температуры на динамику фитопланктона могут влиять колебания концентрации биогенов и трофические взаимодействия между популяциями озерной экосистемы).

В отличие от фитопланктона колебания обилия бактериопланктона продемонстрировали фазовую синхронизацию с вариациями температуры во всех озерах Нарочанской группы. Оказалось, что выявленная таким образом неоднозначность влияния температуры на планктонную

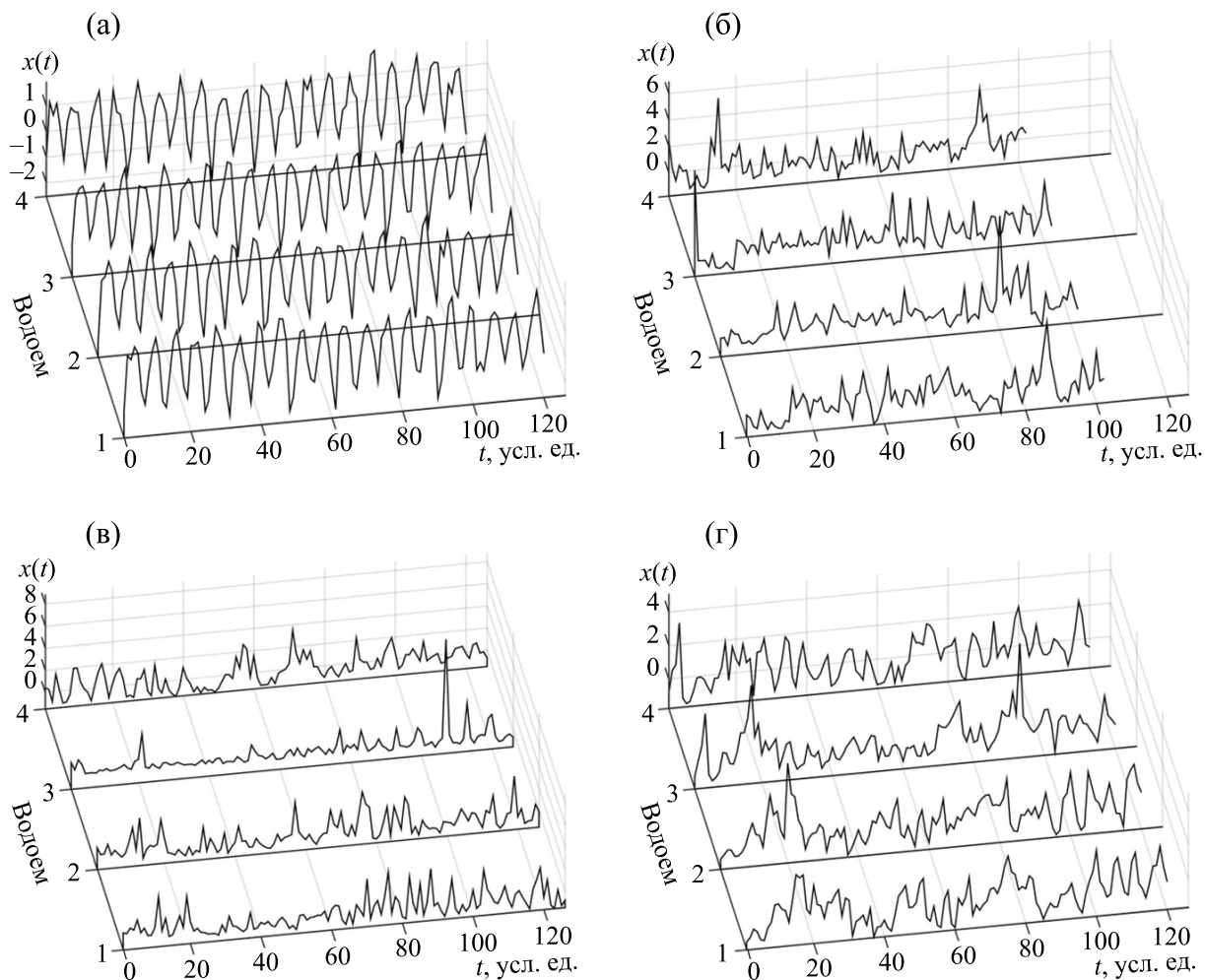


Рис. 4. Динамика планктонных популяций и динамика температуры в каждом из водоемов Нарочанской группы озер: (а) – температура, (б) – зоопланктон, (в) – фитопланктон, (г) – бактериопланктон (1 – Малый плес оз. Нарочь, 2 – Большой плес оз. Нарочь, 3 – оз. Мястро, 4 – оз. Баторино); один шаг во времени (t) на представленных графиках соответствует одному месяцу реального времени. Исходные данные, на основании которых построены показанные здесь временные ряды, представляют собой результаты мониторинга колебаний во времени температуры ($^{\circ}\text{C}$), а также вариаций обилия планктона: зоопланктона ($\text{г}/\text{м}^3$) – с 1994 по 2013 гг., фитопланктона ($\text{г}/\text{м}^3$) – с 1993 по 2013 гг. и бактериопланктона (10^6 кл./мл) – с 1995 по 2013 гг. [11,38,44]. Исходные данные приведены к нулевому среднему и единичной дисперсии.

динамику может объясняться не столько прямым воздействием колебаний температуры на динамику планктонных популяций, сколько наличием или отсутствием взаимосвязанности колебаний обилия фитопланктона и динамики бактериопланктона (см. работу [38]). Такая взаимосвязанность, в свою очередь, существенно определяется воздействиями со стороны других трофических уровней – обилия зоопланктона [39–41] и концентрации биогенов в воде [42,43].

Необходимо отметить, что точность и адекватность результатов математического анализа временных рядов, являющихся итогом мониторинга природных экосистем, в значительной мере зависят от объема и качества данных, полученных в ходе полевых наблюдений. Возникает необходимость использования отличающихся друг от друга

методов анализа для сопоставления результатов, полученных этими методами. Такое сопоставление может быть полезно для оценки относительной роли различных экзогенных факторов в формировании наблюдаемых колебаний популяционного обилия. Ниже с этой целью будет проведено сравнение результатов метода, предполагающего оценку степени фазовой синхронизации временных рядов, характеризующих колебания планктонного обилия и температуры в Нарочанских озерах [38], с методом, в рамках которого фазовая синхронизация экологических процессов непосредственно не учитывается. При этом необходимо принимать во внимание ограниченность объема данных, полученных в ходе мониторинга экосистемы Нарочанских озер. В результате оказывается практически невозмож-

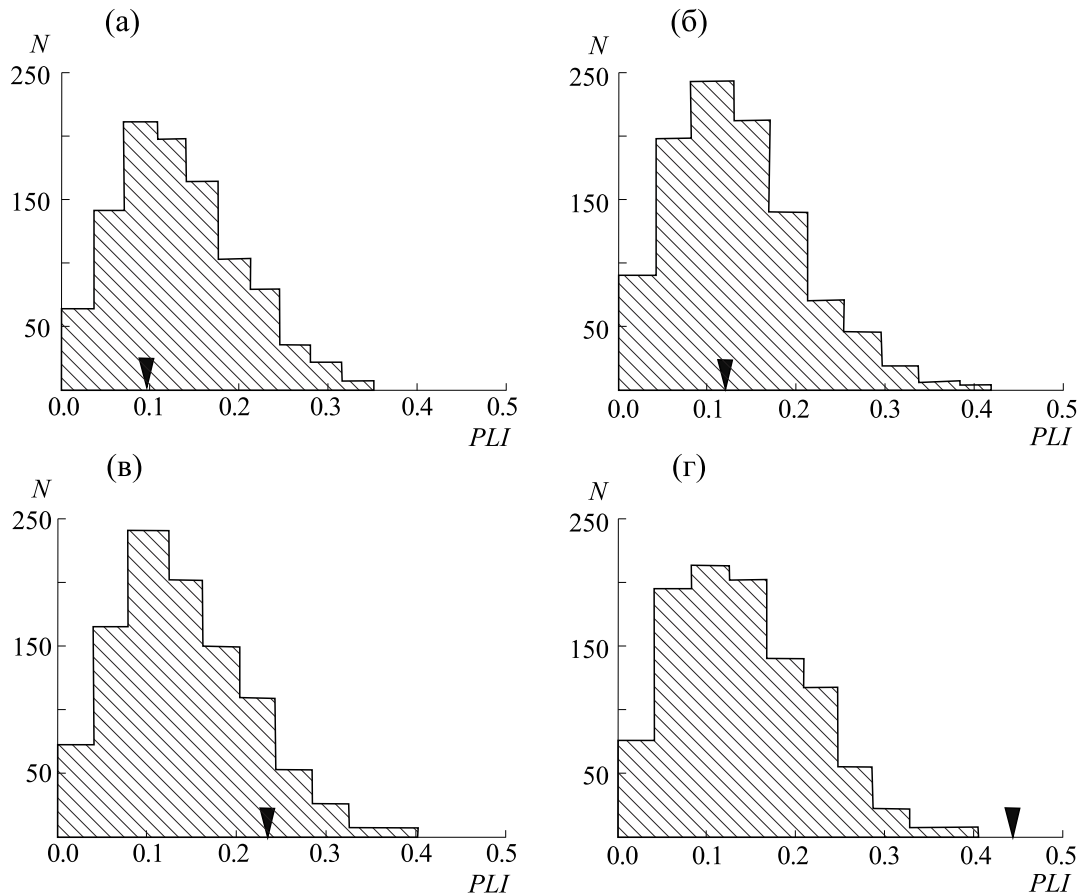


Рис. 5. Численные значения PLI (показаны стрелками), характеризующие фазовую синхронизацию динамики фитопланктона и вариаций температуры, а также распределения значений PLI для 1000 наборов суррогатных данных: (а) – Малый плес оз. Нарочь ($PLI = 0,11$), (б) – Большой плес оз. Нарочь ($PLI = 0,13$), (в) – оз. Мястро ($PLI = 0,23$), (г) – оз. Баторино ($PLI = 0,44$) [38].

ным использовать статистические подходы и усреднение по ансамблю наборов данных для оценки сопряженности исследуемых колебаний.

Для анализа взаимного влияния двух процессов – $x(t)$ и $y(t)$ – мы воспользуемся величиной нормированного спектра взаимных корреляций двух сигналов, который определяется следующей формулой:

$$f_{xy}(\omega) = \lambda |\hat{x}(\omega) \hat{y}(\omega)| \quad (7)$$

В формуле (7) \hat{x} и \hat{y} – фурье-образы функций x и y , нормировочная константа λ выбирается из условия:

$$\int_{\omega_{\min}}^{\omega_{\max}} f_{xy}(\omega) d\omega = 1,$$

где ω_{\min} и ω_{\max} – границы спектра (7). Границы спектров заданы, коль скоро задан временной шаг и число отсчетов временных рядов (в соответствии с теоремой Уиттакера–Найквиста–Котельникова–Шеннона). В диагональном случае

$f_{xx}(\omega)$ является нормированным спектром автокорреляционной функции для временного ряда x , или нормированным спектром мощности $|\hat{x}(\omega)|$.

На рис. 6 представлены спектры $f_{xy}(\omega)$, характеризующие взаимные корреляции колебаний обилия бактериопланктона, фитопланктона, зоопланктона и вариаций температуры в каждом из водоемов Нарочанской группы (см. рис. 4). Видно, прежде всего, что корреляции колебаний температуры с колебаниями обилия планктонных популяций характеризуются ярко выраженными пиками. Эти пики отражают сезонные колебания температуры [44]. Сезонность гораздо менее выражена во взаимных корреляциях колебаний планктонного обилия, что отражает наличие дополнительных факторов, влияющих на эти корреляции (например, трофические взаимодействия и связанные с ними колебания концентрации биогенов).

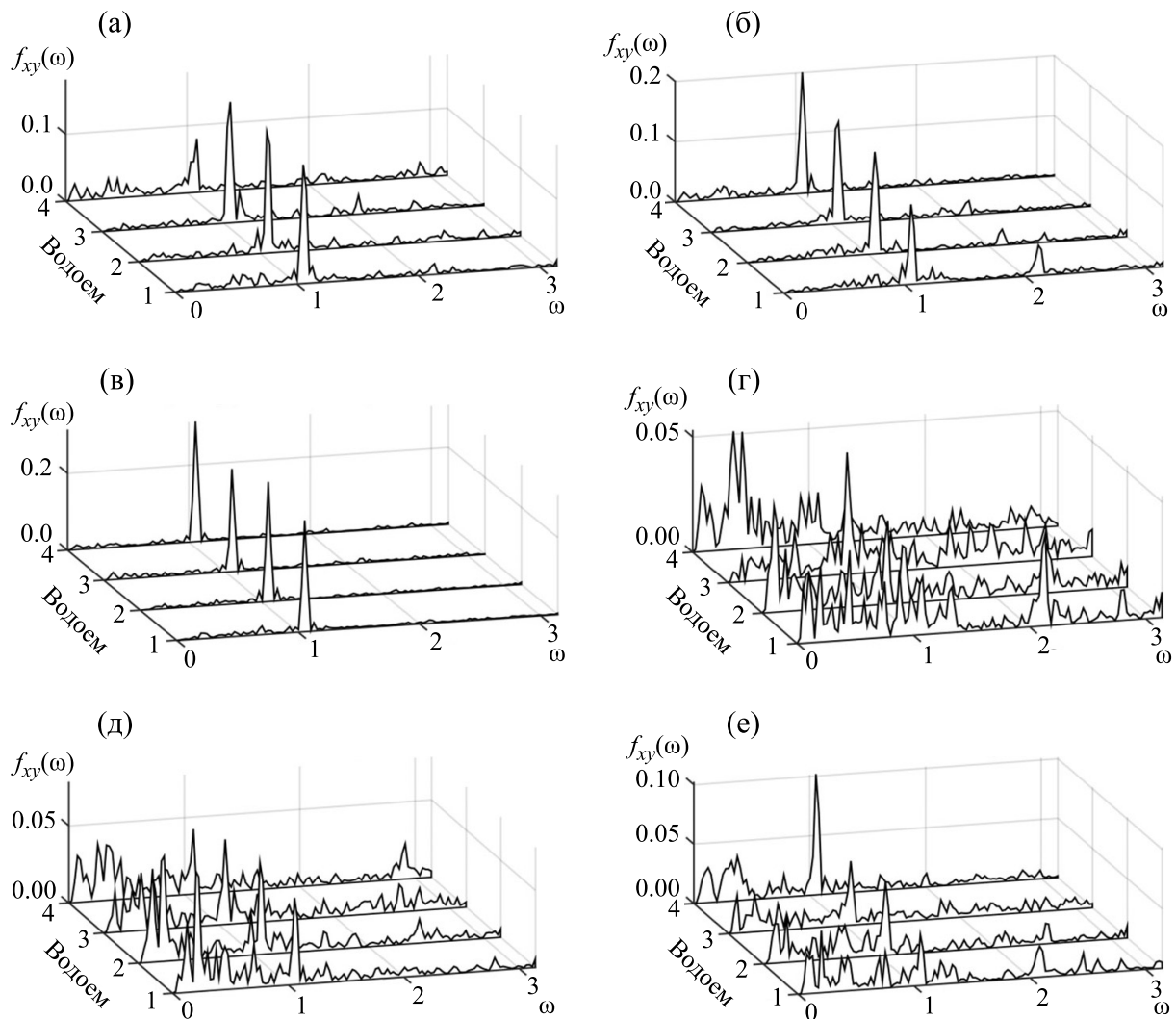


Рис. 6. Спектры взаимных корреляций колебаний временных рядов, представленных на рис. 5: (а) – температура – зоопланктон, (б) – температура – фитопланктон, (в) – температура – бактериопланктон, (г) – зоопланктон – фитопланктон, (д) – зоопланктон – бактериопланктон, (е) – фитопланктон – бактериопланктон (1 – Малый плес оз. Нарочь, 2 – Большой плес оз. Нарочь, 3 – оз. Мястро, 4 – оз. Баторино) [44].

Для количественной оценки информативности спектров нами используется энтропия Шеннона

$$S(n) = -\sum_{i=1}^n f_i \ln(f_i),$$

которая численно характеризует распределение по частотам спектров взаимных корреляций; в данном случае $n = 126$ (это – длина дискретных временных рядов, представленных на рис. 4, а также число точек на осях абсцисс каждого из спектров взаимных корреляций, представленных на рис. 6). В диагональном случае, когда спектр является спектром мощности или, что то же самое, косинус-фурье-преобразованием симметричной и четной автокорреляционной функции

[45], такой метод хорошо известен. Он получил название спектральной энтропии и широко применяется в различных приложениях, таких как: распознавание речи, энцефалография, механика, исследования климата (см., например, работы [46–49]). В табл. 1 представлены численные значения кросс-корреляционной энтропии Шеннона для каждого из водоемов системы Нарочанских озер.

Из табл. 1 видно, что кросс-корреляционная энтропия спектров взаимных корреляций, характеризующихся непрерывной структурой, выше, чем кросс-корреляционная энтропия спектров, которые имеют прерывную структуру (ср. с рис. 6). Среди последних наименьшие значения энтропии характеризуют спектры взаимных корреляций температуры и бактериопланктона

Таблица 1. Кросс-корреляционная энтропия Шеннона спектров взаимных корреляций [44]

Корреляция	Нарочь 1	Нарочь 2	Мястро	Баторино
Температура – зоопланктон	3,757	3,816	3,719	4,372
Температура – фитопланктон	4,002	3,793	3,774	3,730
Температура – бактериопланктон	3,252	3,134	3,505	3,149
Зоопланктон – фитопланктон	4,361	4,459	4,565	4,362
Зоопланктон – бактериопланктон	4,106	4,178	4,433	4,393
Фитопланктон – бактериопланктон	4,291	4,310	4,533	4,140

Примечание. Нарочь 1 – Малый плес оз. Нарочь, Нарочь 2 – Большой плес оз. Нарочь. Отметим, что значения энтропии спектров взаимных корреляций заметно меньше величин энтропии случайного сигнала длиной n , для которого на всех частотах (с учетом нормировки) спектр $f = 1/n$. Для такого случайного сигнала энтропия Шеннона $S = \ln n$, так что при $n = 126$ $S = 4,836$.

(табл. 1). Интересно, что при этом динамика бактериопланктона оказывается статистически значимо синхронизованной (по фазе) с вариациями температуры во всех водоемах системы Нарочанских озер [38]. Однако такая сопряженность величин кросс-корреляционной энтропии Шеннона с численными значениями PLI , характеризующими уровень фазовой синхронизации динамики гидробионтов и вариаций температуры, не в полной мере распространяется на связь вариаций температуры с колебаниями обилия фитопланктона. Из табл. 1 видно, что кросс-корреляционная энтропия Шеннона спектров взаимных корреляций температуры и фитопланктона выше соответствующих величин для связи «температура – бактериопланктон» во всех водоемах, включая оз. Баторино. Однако именно в этом озере, которое отличается от других водоемов Нарочанской группа озер степенью эвтрофирования [50], вариации температуры и колебания биомассы фитопланктона статистически значимо синхронизованы по фазе (см. рис. 5). Таким образом, сравнительно высокие значения энтропии в этом случае, тем не менее, сочетаются с фазовой синхронизацией колебаний. Это сочетание, по-видимому, обуславливается разной чувствительностью кросс-корреляционной энтропии и фазовой синхронизации вариаций температуры с динамикой фитопланктона к процессам, влияющим на трофический статус водоема. В общем случае фазовая синхронизация и кросс-корреляционная энтропия Шеннона могут, по-видимому, рассматриваться как независимые и дополняющие друг друга характеристики степени сопряженности колебательных процессов (в том числе – процессов, протекающих в экосистемах).

Содержательное изучение механизмов, лежащих в основе синхронизации и взаимной корреляции

экологических процессов, требует (наряду с проведением долговременных наблюдений за состоянием экосистем) развития адекватных математических моделей. При этом необходимо принимать во внимание неизбежность редукции исследуемых процессов до уровня, позволяющего формулировать математические модели таким образом, чтобы результаты их анализа (например, в пространстве параметров) были достаточно прозрачны и открывали возможность интерпретации этих результатов. При этом, естественно, возникает вопрос о соответствии результатов анализа редуцированной модельной системы процессам, протекающим в реальных экосистемах.

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ И РЕАЛЬНОСТЬ

Пролегомены. Математическая модель – это инструмент, который необходим для того, чтобы формализовать и подвергнуть анализу гипотезу о механизмах изучаемого исследователем явления. И гипотеза, и математическая модель, будучи продуктами человеческого сознания, отсекают те свойства реальности, которые представляются (в рамках данного исследования) менее существенными. Конечно, любая математическая модель развивается на основе ранее накопленных данных, полученных в ходе ранее проведенных экспериментов и наблюдений. Однако планирование этих экспериментов и наблюдений уже само по себе предполагает избирательность и тем самым – редукцию картины мира. В результате все теоретические конструкторы и представляющие их переменные, параметры, операторы математических моделей являются результатом подобной редукции. В качестве примера рассмотрим динамику модельной системы «фитофаг – энтомофаг».

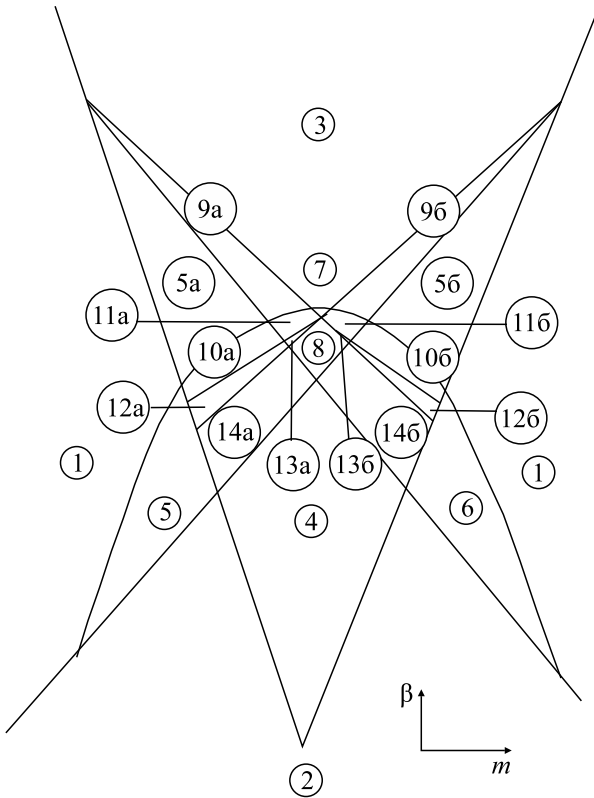


Рис. 7. Параметрический портрет модели (8) [55].

Цель этой математической модели — выявление существенных особенностей функционирования популяций насекомых. Модели динамики насекомых, а именно лесных насекомых, развивались многими авторами [51–54]. Приведенные ниже результаты представлены в работе [55]. В этой работе предложена нелинейная пятипараметрическая модель динамики системы «фитофаг — энтомофаг», учитывающая миграцию насекомых:

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} &= u(u-l)(1-u) - uv + \alpha, \\ \frac{dv}{dt} &= -\gamma v(m-u + \beta v). \end{aligned} \quad (8)$$

Здесь u и v — суть плотности популяций фитофага и энтомофага соответственно; α , β , γ , l , m — параметры модели, их биологический смысл таков: $l < 1$ — отношение нижней критической плотности популяции фитофага к плотности, обусловленной ресурсами этой популяции в отсутствие энтомофага; $m\gamma$ — мальтузианский параметр, причем γ — это коэффициент переработки биомассы фитофагов в биомассу энтомофагов; α — скорость миграционного потока насекомых; β — параметр, характеризующий конкуренцию между энтомофагами.

Параметрический портрет модели (8) в виде среза на плоскость (m, β) представлен на рис. 7.

Портрет содержит 21 область. Эти области характеризуются разными фазовыми портретами, при этом некоторые из фазовых портретов оказываются топологически тождественными, так что в результате параметрический портрет обладает определенной симметрией [56]. Фазовые портреты показаны на рис. 8 и 9. В частности, рис. 8 демонстрирует стереотипы модельной динамики, т. е. те динамические режимы, которым могут быть поставлены в соответствие данные, полученные в ходе наблюдений, касающихся численности различных видов лесных насекомых [54]: устойчивое равновесие (рис. 8, 1), автоколебания (рис. 8, 2), вспышки массовых размножений (прочие фазовые портреты, представленные на рис. 8).

На рис. 9 показаны фазовые портреты, которые характеризуются зависимостью типа динамики от начальных условий. Такую зависимость часто рассматривают как проявление динамического хаоса [21]. Однако в модели (8), представленной лишь двумя дифференциальными уравнениями, возникновение хаоса невозможно [57]. В данном случае зависимость от начальных условий отражает конкуренцию между сосуществующими нехаотическими притягивающими множествами (аттракторами). Примечательно, что богатство динамических режимов, представленное на рис. 8 и 9, описывается простой моделью (8). Вместе с тем такое богатство является прямым вызовом при попытке сопоставить модельный динамический режим динамике насекомых в конкретной лесной экосистеме.

Очевидная трудность связана, например, с возможной зависимостью (как на рис. 9) характера динамики природных, а не модельных популяций от начальных условий. Если такая зависимость действительно имеет место в реальности, то предсказуемость изменения численности насекомых существенно ограничивается вероятностью переключений между различными типами динамики, обусловленной сосуществованием конкурирующих аттракторов. Но, кроме того, идентификация конкретного динамического режима с использованием модели (8) требует сопоставления численных значений модельных параметров результатам полевых измерений. При этом возникает вопрос: возможно ли в полевых условиях реализовать достаточно точные измерения численных значений отношения нижней критической плотности популяции фитофага к плотности, обусловленной ресурсами этой популяции в отсутствие энтомофага (параметр l модели (8)), или мальтузианского параметра $m\gamma$, или параметра β , характеризующего конкуренцию между энтомофагами? Такое сопоставление модельных параметров и реальности представляется нам маловероятным.

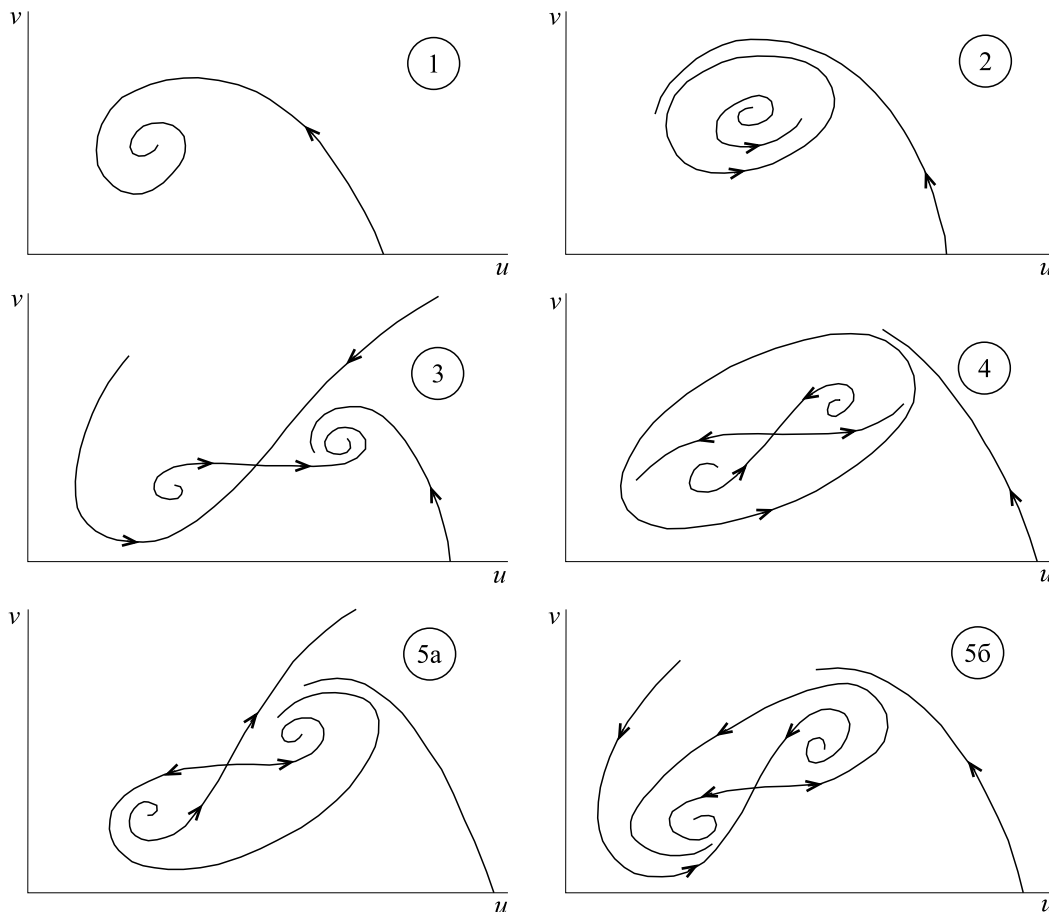


Рис. 8. Стереотипы динамики модели (8), нумерация которых соответствует областям параметрического пространства (рис. 7) [55].

В тех случаях, когда выбор численных значений модельных параметров все же базируется на результатах полевых измерений (как это имеет место в математической модели водного сообщества, представленной схемой на рис. 1), часто оказывается, что эти измерения проводились при разных условиях и на разных объектах (в частности, в разных водоемах). Таким образом, в таких случаях результаты моделирования сопоставляются не с конкретной экосистемой, а скорее — с некоторой обобщенной ситуацией.

Отметим, что в реальности сеть трофических взаимодействий между популяциями гораздо более сложна, чем те схемы, которые обычно рассматриваются в рамках математического моделирования. Чтобы убедиться в этом, достаточно сравнить рис. 1, на котором представлена схема отношений между модельными гидробионтами, с рис. 10, демонстрирующим схему взаимодействий (упрощенную!) между популяциями, обитающими в прибрежной зоне Атлантического океана.

Понятно, что использование математических моделей с целью исследования механизмов, которые обуславливают характер и предсказуемость динамики популяций, вовлеченных в сложную сеть трофических взаимодействий (подобную той, что показана на рис. 10) и к тому же подверженных воздействию экзогенных факторов, практически невозможно без привлечения существенной редукции исходной природной структуры взаимодействий между популяциями, а также — между популяциями и факторами внешней среды. Острота проблемы, связанной с необходимостью совмещения редукционистского подхода с полнотой описания популяционной динамики, при этом очевидна.

Математическое описание динамики популяций: выбор функций, описывающих популяционные процессы. Многие математические модели динамических взаимодействий между популяциями фактически являются частными случаями модели Гаузе—Колмогорова [58,59]:

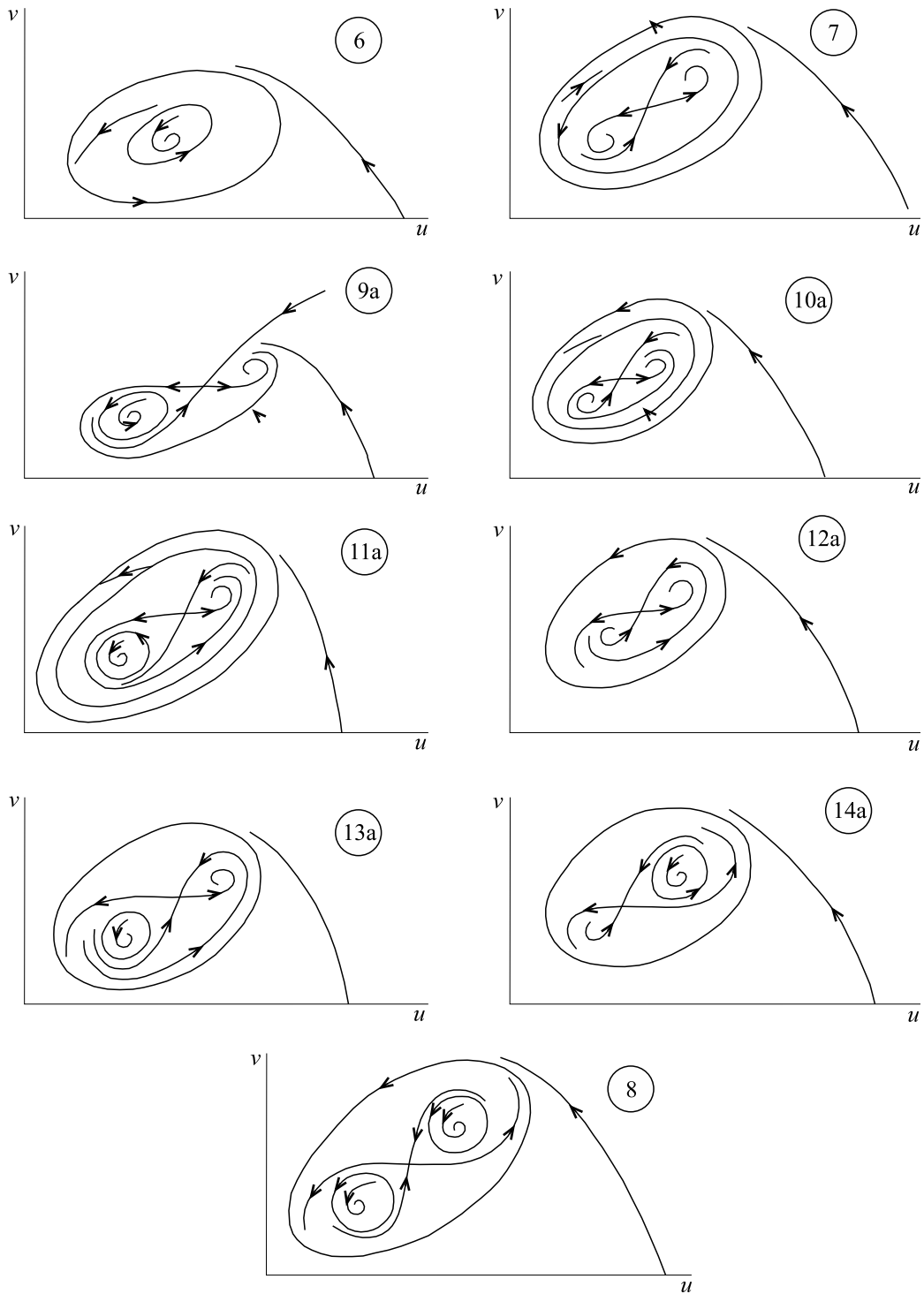


Рис. 9. Фазовые портреты, характеризующиеся наличием более одного притягивающего множества. Нумерация соответствует областям параметрического пространства на рис. 7 [55].

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rg(N)N - f(N, P)P, \\ \frac{dP}{dt} &= ef(N, P)P - mP. \end{aligned}$$

(9)

В уравнениях (9) t – время, N и P – размер, соответственно, популяций жертв и хищников, r – коэффициент воспроизводства популяции жертв, m – коэффициент смертности хищников,

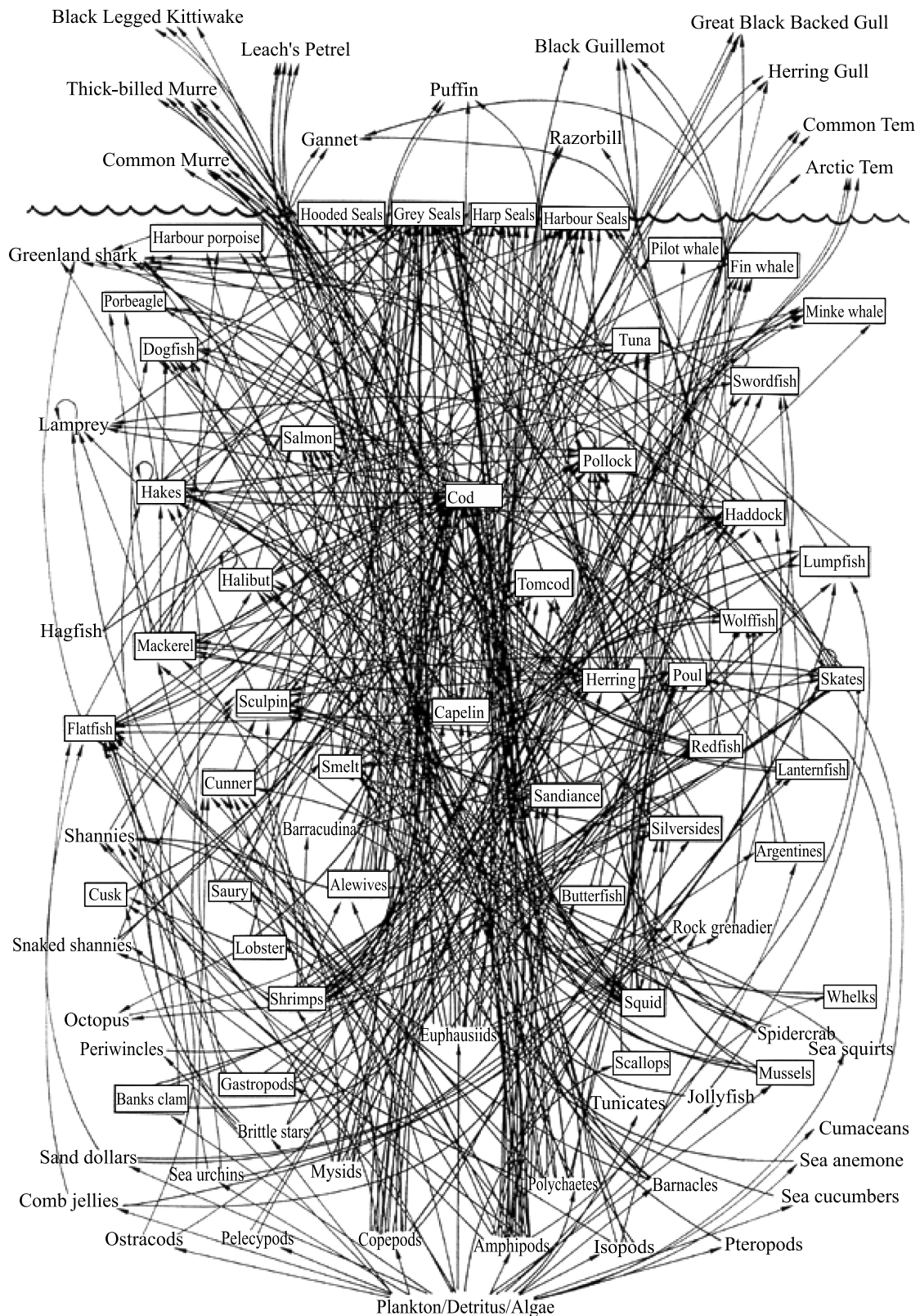


Рис. 10. Упрощенная структура трофических взаимодействий между популяциями в северо-западной части Атлантического океана. Здесь учтены не все детали таких взаимодействий. Кроме того, часть видов, представленных в этой структуре, не обитает постоянно в этой части Атлантики (<https://ru.scribd.com/document/78539365/Northwest-Atlantic-Partial-Food-Web>).

Таблица 2. Примеры вида трофической функции $f(N, P)$ [9, 60]

Корреляция	Вид зависимости
Постоянная функция	c
Линейная функция	aN
Гиперболическая функция	$aN/(1 + ahN)$
Экспоненциальная (функция Ивлева)	$R(1 - \exp(-N/a))$
То же, но $g(N) \rightarrow g(N/P)$	$R(1 - \exp(-bN/P))$
Сигмоидная функция № 1	$cN^2/(d^2 + N^2)$
Сигмоидная функция № 2	$kN^2/(1 + gN + khN^2)$
θ -сигмоидная функция	$cN^\theta/(d^\theta + N^\theta)$
Механистическая интерференция функция	$aN/(1 + awP)$
Линейная интерференция	cN/P
Функция Хассела–Варли (Hassell–Varley)	cN/P^m
Функция Хассела–Варли–Холлинга (Hassell–Varley–Holling)	$c(N/P^m)/(1 + aw(N/P^m))$
Функция Беддингтона–ДеАнжелиса (Beddington–DeAngelis)	$aN/(1 + awP + ahN)$
Функция Ардити–Гинзбурга (Arditi–Ginzburg)	$\min(aN/P, R)$
Функция Ардити–Гинзбурга–Контюа (Arditi–Ginzburg–Contois)	$a(N/P)/(1 + ah(N/P))$
Функция Базыкина–Кроули (Bazykin–Crowley)	$(aN/(1 + ahN))(1/(1 + \beta P))$
Функция Трана (Trân) № 1	$(N/P)(1 - (1 - \varepsilon P)^{P/\varepsilon})$
Функция Трана (Trân) № 2	$(N/P)(1 - \exp(\varepsilon P))$
Функция Тютюнова № 1	$(aN)/((P/P_0) + \exp(-P/P_0) + ahN)$
Функция Тютюнова № 2	$(aN)/((P/P_0) + (1/(1 + P/P_0)) + ahN)$

e – коэффициент, описывающий преобразование потребляемых хищниками жертв в численность популяции хищников. Выбор численных значений параметров модели (9), а также функций $g(N)$ и $f(N, P)$ определяется динамическими свойствами моделируемых популяционных процессов – воспроизводство популяции жертв и потребление жертв хищниками соответственно. Отметим, что в некоторых математических моделях, в которых не принимается во внимание конкуренция хищников за ресурс (взаимная интерференция хищников), $f(N, P) \rightarrow f(N)$, а в ряде других, где взаимная интерференция учитывается, $f(N, P) \equiv f(N/P)$. Некоторое представление о том многообразии вида трофической функции $f(N, P)$, которое было предложено исследователями популяционной динамики, дает табл. 2.

Слагаемое $rg(N)N$ в первом уравнении модели (9), которое описывает воспроизводство популяции жертв, чаще всего представляется (см. работу [7]) или в виде логистической зависимости

$$rg(N)N = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right), \quad (10)$$

или в виде функции Гомперца

$$rg(N)N = rN \ln \left(\frac{N}{K}\right). \quad (11)$$

В уравнениях (10) и (11) r и K – константы.

Здесь необходимо отметить, что результаты математического моделирования популяционной динамики очень чувствительны, во-первых, к численным значениям модельных параметров и, что не менее важно, к выбору вида функций, описывающих популяционные процессы. По этой причине такой выбор (наряду с параметризацией) существенно определяет адекватность математических моделей динамики популяций, т. е. их соответствие реальности [61].

Математическое описание динамики популяций: гибридные модели. Данные, накопленные в ходе мониторинга процессов, протекающих в экосистемах, представляют собой тот материал, на котором базируется математическое моделирова-

ние, а именно: выбор размерности той или иной модели, выбор функций, выбор параметров, а также — численных значений этих параметров. Такой выбор является проявлением редукционизма, неизбежно сопутствующего математическому моделированию. В то же время результаты полевых измерений, к примеру, временные ряды, демонстрирующие динамику конкретных популяций, являются продуктом взаимодействия множества биотических и абиотических процессов, влияющих на динамику данной популяции. Отметим, что в результате такой временной ряд отражает свойства исследуемой системы как целого (при этом он также несет в себе отпечаток процесса измерений, проводимых в ходе мониторинга; таким образом проявляется «эффект наблюдателя»). Взаимодействия между популяциями, а также взаимосвязь между популяциями и факторами окружающей среды позволяют, в частности (при наличии достаточного объема данных), проводить реконструкцию колебаний популяционного обилия и судить как о характере таких колебаний, так и о факторах, которые могут обуславливать наблюдаемые эффекты (см. раздел «Реконструкция популяционной динамики»).

Гибридные математические модели (см. ниже), учитывающие результаты мониторинга природных экосистем, представляют собой другой подход к исследованию популяционной динамики. А именно, такой подход предполагает непосредственное включение данных мониторинга в математическую модель. В качестве примера рассмотрим простейшую трофическую цепочку: фитопланктон (популяция жертвы), P — зоопланктон (популяция-потребитель), Z . Такая цепочка может описываться разностным уравнением:

$$P(t+1) - P(t) = G(\mathbf{c}, P(t)) - f(\mathbf{m}, P(t))Z(t). \quad (12)$$

В уравнении (12) t — время, G — функция, описывающая пополнение популяции фитопланктона (она может принимать как положительные, так и отрицательные значения), f — трофическая функция. Функция G зависит как от обилия популяции фитопланктона P , так и от большого числа параметров, влияющих на воспроизводство планктона; эти параметры задаются вектором \mathbf{c} , размерность которого велика и заранее не определена. Трофическая функция f в уравнении (12) предполагается зависимой от P , а также от параметров, число которых обычно не превышает 3 (см. табл. 2). В качестве примера трофической функции мы в данном случае выбираем функцию Ивлева [62], а именно:

$$f(\mathbf{m}, P(t)) = A \left(1 - e^{-\frac{P(t)}{b}} \right). \quad (13)$$

В уравнении (13) $\mathbf{m} = (A, b)$. Выбор функции Ивлева обусловлен тем обстоятельством, что эта

Таблица 3. Средние значения $\langle Z \rangle$ и $\langle P \rangle$ в г/м³

	Нарочь 1	Нарочь 2	Мястро	Баторино
$\langle Z \rangle$	0,9811	1,0569	1,4286	2,3605
$\langle P \rangle$	0,5372	0,5816	2,6513	9,1592

Примечание. Нарочь 1 — Малый плес оз. Нарочь, Нарочь 2 — Большой плес оз. Нарочь.

функция уже ранее использовалась при моделировании динамики фитопланктона [63].

Неизвестная функция G может быть найдена в виде временного ряда непосредственно из уравнения (12) с учетом задания трофической функции, которая в данном случае определяется уравнением (13), при условии, что известны временные ряды $P(t)$ и $Z(t)$. После введения новых переменных

$$\hat{P}(t) = \frac{P(t)}{\langle P \rangle}, \quad \hat{Z}(t) = \frac{Z(t)}{\langle Z \rangle},$$

где $\langle P \rangle$ и $\langle Z \rangle$ — средние значения биомасс фитопланктона и зоопланктона соответственно, уравнение, описывающее динамику пополнения популяции фитопланктона, с учетом уравнения (13) принимает следующий вид:

$$\hat{G}(t) = \Delta \hat{P}(t) + \hat{A} \left(1 - e^{-\frac{\hat{P}(t)}{\hat{b}}} \right) \hat{Z}(t) \quad (14)$$

где

$$\hat{G}(t) = \frac{G(t)}{\langle P \rangle}, \Delta \hat{P}(t) = \hat{P}(t+1) - \hat{P}(t), \hat{A} = A \frac{\langle Z \rangle}{\langle P \rangle},$$

$$\hat{b} = \frac{b}{\langle P \rangle}.$$

Средние значения $\langle P \rangle$ и $\langle Z \rangle$ приведены в табл. 3

Из табл. 3 видно, что численные значения как $\langle Z \rangle$, так и $\langle P \rangle$ монотонно возрастают в цепочке «оз. Нарочь → оз. Мястро → оз. Баторино», что особенно заметно для среднего значения биомассы фитопланктона. Такой рост отражает установленный в ходе мониторинга экосистемы Нарочанских озер факт — увеличение продуктивности водоемов в указанной выше цепочке [64].

В уравнении (14) используются временные ряды $P(t)$ и $Z(t)$. Эти временные ряды представляют колебания во времени обилия фитопланктона и зоопланктона в каждом из Нарочанских озер за период с 1993 по 2017 гг. (примеры таких временных рядов, но на более узком временном интервале, с 1993 по 2013 гг., представлены на рис. 4). Зависимость $G(t)$ непосредственно не измеряется в ходе мониторинга. Тем не менее эта зависимость, которая в виде временного ряда, аппроксимирующего зависимость $G(t)$, отражает динамику по-

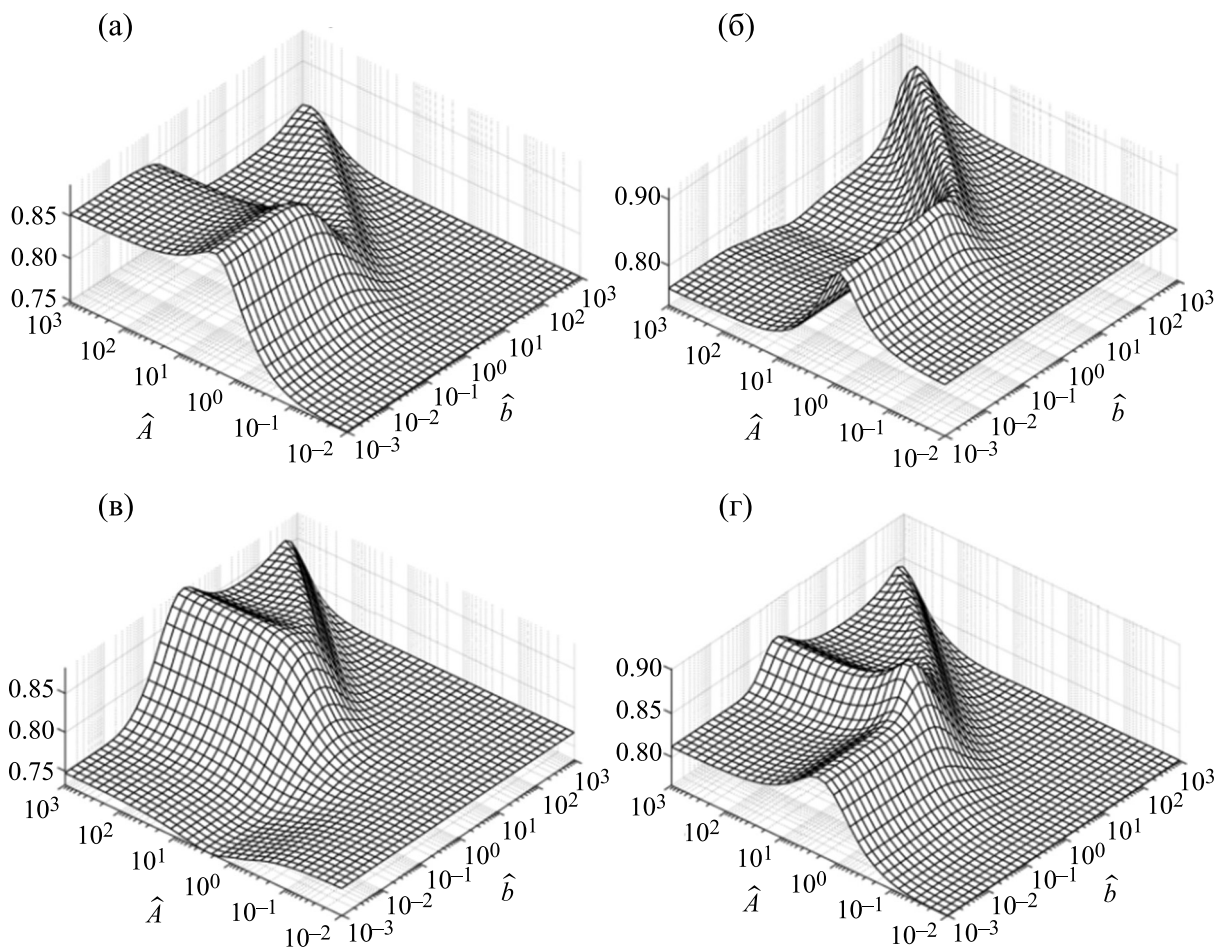


Рис. 11. Зависимости кросс-корреляционной энтропии от коэффициентов \hat{A} и \hat{b} при учете корреляции между $G(t)$ и температурой: (а) – Малый плес оз. Нарочь, (б) – Большой плес оз. Нарочь, (в) – оз. Мястро, (г) – оз. Баторино.

полнения популяции фитопланктона, может быть выявлена с помощью уравнения (14).

Скорость пополнения популяций фитопланктона зависит как от численности этих популяций, так и от экзогенных факторов, таких, например, как температура и концентрация биогенов в воде водоемов. В частности, представляет интерес корреляция между функцией $G(t)$ и отношением концентрации растворенного в воде азота к концентрации растворенного в воде фосфора (N/P) [64]. Многолетний мониторинг экосистемы Нарочанских озер позволяет соотнести характеристики временных рядов, характеризующих вариативность факторов, которые могут влиять на динамику популяций, с зависимостью $G(t)$. С этой целью оказываются полезными численные оценки кросс-корреляционной энтропии (подробнее об использовании кросс-корреляционной энтропии для анализа временных рядов см. раздел «Методы численной оценки взаимосвязей популяционных колебаний и их сопряженности с экзогенными факторами»).

Сравнение графиков зависимостей кросс-корреляционной энтропии от коэффициентов \hat{A} и \hat{b} уравнения (14) показывает, что численные значения этих коэффициентов для минимальных величин энтропии при учете корреляции между $G(t)$ и температурой, могут отличаться от соответствующих значений коэффициентов для корреляции между $G(t)$ и $N(t)/P(t)$ (см. рис. 11 и 12).

Выбор минимальных значений кросс-корреляционной энтропии определяется несколькими обстоятельствами. Во-первых, необходимо принять во внимание тот факт, что отношение N/P, отражающее процессы лимитирования роста фитопланктона при недостаточно высокой концентрации растворенных в воде биогенов азота [65] и/или фосфора [66], в значительной мере влияет на скорость пополнения популяций фитопланктона. Во-вторых, оказывается, что при выборе минимальных значений кросс-корреляционной энтропии, характеризующих сопряженность временных рядов $G(t)$ и $N(t)/P(t)$, численные значе-

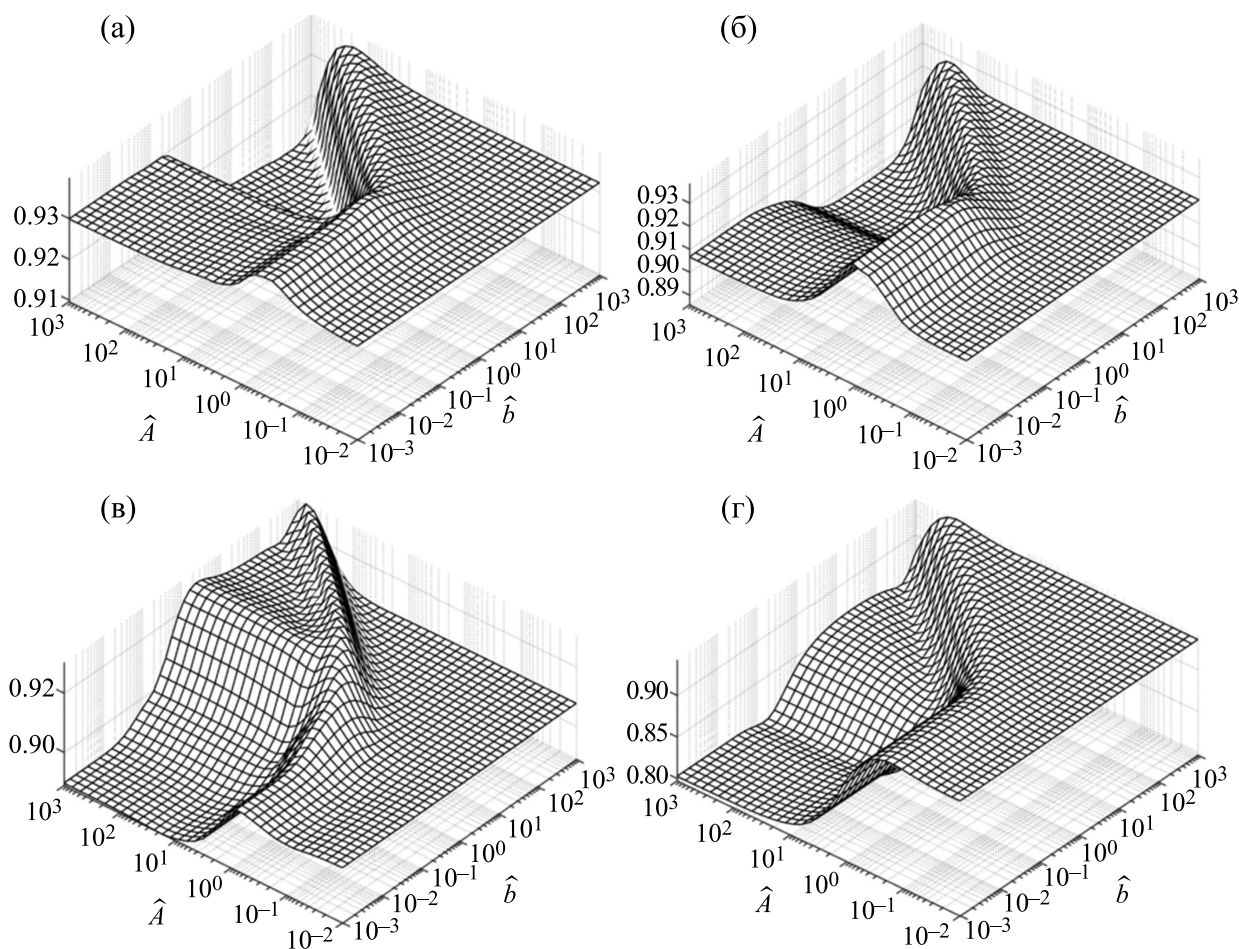


Рис. 12. Зависимости кросс-корреляционной энтропии от коэффициентов \hat{A} и \hat{b} при учете корреляции между $G(t)$ и $N(t)/P(t)$: (а) – Малый плес оз. Нарочь, (б) – Большой плес оз. Нарочь, (в) – оз. Мястро, (г) – оз. Баторино.

ния кросс-корреляционной энтропии, характеризующие сопряженность колебаний $G(t)$ и температуры, хотя и несколько возрастают, но при этом остаются меньшими, чем соответствующие значения для корреляций между $G(t)$ и $N(t)/P(t)$. Это свидетельствует о существенной роли температуры в поддержании роста фитопланктона. Наконец, в третьих, именно при выборе тех минимальных значений кросс-корреляционной энтропии, которые соответствуют корреляциям между $G(t)$ и $N(t)/P(t)$, величины энтропии для каждого из водоемов Нарочанской группы озер, соответствуют росту продуктивности водоемов в цепочке оз. Нарочь → оз. Мястро → оз. Баторино. А именно, наименьшие значения энтропии имеют место для оз. Баторино, которое характеризуется наибольшей продукцией планктона (табл. 3). Численные значения кросс-корреляционной энтропии приведены в табл. 4.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Присущий математическому моделированию редукционистский подход к анализу природных явлений неизбежно ставит вопрос о соответствии результатов моделирования реальным процессам. Важность такого вопроса становится вполне очевидной в тех случаях, когда исследуются системы, характеризующиеся сложной организацией процессов, поддерживающих функционирование подобных систем (в качестве примера см. рис. 10). В поисках ответа на этот вопрос необходимо принимать во внимание то обстоятельство, что реальность обычно предстает перед исследователем в виде экспериментальных результатов и/или данных, полученных в ходе наблюдений. При этом планирование и постановка экспериментов, равно как и организация наблюдений неизбежно предполагают некоторую заведомую редукцию реальности.

Таблица 4. Кросс-корреляционная энтропия Шеннона (нормированная на энтропию случайного сигнала) спектров взаимных корреляций между $G(t)$ и экзогенными факторами в водоемах Нарочанской группы озер

Факторы	Нарочь 1	Нарочь 2	Мястро	Баторино
Температура	0,79	0,75	0,74	0,82
N/P	0,91	0,89	0,89	0,80

Примечание. Нарочь 1 – Малый плес оз. Нарочь, Нарочь 2 – Большой плес оз. Нарочь.

В этом смысле исследование популяционных процессов не является исключением. Изучение механизмов, лежащих в основе таких процессов, требует сочетания математического моделирования, лабораторных экспериментов и мониторинга природных экосистем. В тех случаях, когда речь идет об изучении конкретной экосистемы, далеко не всегда выбор численных значений параметров математической модели, а также функциональных зависимостей между переменными, описывающих динамику популяционных процессов в конкретной экосистеме, удается обосновать, опираясь исключительно на результаты полевых наблюдений. Это может быть связано как с недостаточным объемом данных, полученных в ходе мониторинга исследуемой экосистемы, так и с неоднозначностью, характерной для выделения из целостной системы процессов и функциональных зависимостей, включаемых в математическую модель [61,67].

В качестве альтернативы математическому моделированию с целью исследования характера колебаний и предсказания популяционного облика динамики были предложены подходы реконструкции динамики популяций с использованием временных рядов, которые были получены в ходе экспериментов или полевых наблюдений [68]. В ряде случаев эти подходы, использующие методы нелинейной динамики [21,26,27,31] (см. также раздел «Анализ временных рядов» в настоящей статье), продемонстрировали свою эффективность. В частности, методы реконструкции динамики популяций показали, что не межвидовая конкуренция, а фактор окружающей среды, температура, ответственен за вариации во времени численности тихоокеанских популяций хамсы и сардины [22] (подробнее см. раздел «Реконструкция популяционной динамики»).

В свою очередь, непосредственное включение в математическую модель временных рядов, полученных в результате мониторинга природных экосистем (гибридное моделирование популяционной динамики), позволяет выявлять характер колебаний таких популяционных характеристик,

которые непосредственно не регистрируются в ходе мониторинга. Например, в модели (12) такой характеристикой является скорость пополнения популяции фитопланктона. Поскольку временные ряды, включаемые в гибридную модель, являются результатом не только тех трофических взаимодействий, которые прямо описываются моделью, но также множества биотических и абиотических факторов, воздействующих на конкретную исследуемую экосистему, использование гибридных моделей позволяет до некоторой степени снять противоречие между редукционизмом, неизбежно сопутствующим математическому моделированию, и холизмом как взглядом на природу, не сводящим целое к сумме частей. Принятие во внимание дополнительной информации (например, учет временных рядов, характеризующих колебания концентрации биогенов, как в разделе «Математическое описание динамики популяций: гибридные модели») позволяет соотнести эту информацию с результатами математического моделирования. Такое соотнесение в случае модели (12) проявляется в виде корреляции спектров колебаний факторов окружающей среды – температуры и отношения концентраций растворенных в воде биогенов азота и фосфора – с полученными в результате моделирования спектрами колебаний пополнения популяций фитопланктона. В модели (12) трофическая функция $f(\mathbf{m}, P(t))$ задана в виде функции Ивлева (13). В общем случае выбор трофической функции (см., например, табл. 2), равно как и выбор области изменения численных значений (пусть и сравнительно небольшого числа) параметров трофической функции, определяется самим исследователем и в оптимальном случае должен базироваться на результатах мониторинга исследуемой экосистемы. Представленная выше модель (12) описывает простую двухзвенную трофическую цепь типа «ресурс – потребитель». Усложнение гибридной модели может быть реализовано при условии, что имеется достаточно полная информация о трофических взаимодействиях и о факторах, влияющих на динамику сообществ исследуемой экосистемы.

Как реконструкция популяционной динамики, так и непосредственное включение в математическую модель данных полевых наблюдений предполагает тесное сотрудничество теоретиков и исследователей, проводящих мониторинг экосистем. Такое сотрудничество предполагает, в частности, совместное участие соответствующих исследовательских групп и/или координацию их деятельности в ходе организации и проведения как полевых, так и математических исследований с целью выявления и изучения факторов, существенно влияющих на предсказуемость и характер динамики природных популяций.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Авторы благодарны Российскому фонду фундаментальных исследований за финансовую поддержку проводимой ими работы (грант РФФИ 17-07-00048) и Белорусскому республиканскому фонду фундаментальных исследований за поддержку исследований на Нарочанских озерах.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая работа не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. I. Valiela, *Marine Ecological Processes* (New York: Springer, 1995).
2. Г. Ю. Ризниченко и А. Б. Рубин, *Биофизическая динамика продукционных процессов* (Институт компьютерных исследований, Москва–Ижевск, 2004).
3. В. Д. Фёдоров и Т. Г. Гильманов, *Экология* (Изд-во МГУ, М., 1980).
4. А. В. Medvinsky, et al., *Rus. J. Num. Analysis Math. Model.* **30**, 55 (2015).
5. А. В. Русаков и др., *Компьютерные исследования и моделирование* **8**, 229 (2016).
6. G. G. Mittelbach, et al., in *Size-structured Populations*, Ed. by V. Ebenman and L. Persson (Springer, Berlin, Heidelberg, 1988), p. 219.
7. M. Kot, *Elements of Mathematical Ecology* (Cambridge University, Cambridge, 2001).
8. O. J. Schmitz, *Resolving Ecosystem Complexity* (Princeton University, Princeton, Oxford, 2010).
9. P. Turchin, *Complex Population Dynamics. A Theoretical/Empirical Synthesis* (Princeton University, Princeton, Oxford, 2003).
10. А. Е. Бобырев и др., *Биофизика* **57**, 140 (2012).
11. А. В. Medvinsky, et al., *Ecol. Complexity* **23**, 61 (2015).
12. E. Benincà, et al., *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **112**, 6389 (2015).
13. А. Ю. Лоскутов, *Успехи физ. наук* **180** 1305 (2010).
14. J. Lighthill, *Proc. Roy. Soc. Lond. A* **407**, 35 (1986).
15. G. Boffetta, et al., *Phys. Reports* **356**, 367 (2002).
16. Kot M et al., *Bul. Math. Biol.* **54**, 619 (1992).
17. А. Б. Медвинский и др., *Успехи физ. наук* **172**, 31 (2002).
18. А. В. Medvinsky, et al., *Biol. Invasions* **7**, 877 (2005).
19. H. W. Ducklow, S. C. Doney, and D. K. Steinberg, *Annu. Rev. Marine Sci.* **1**, 279 (2009).
20. M. Ushio, et al., *Nature* **554**, 360 (2018).
21. N. Vuccara, *Modeling Complex Systems* (Springer, New York, 2004).
22. G. Sugihara, et al., *Science* **338**, 496 (2012).
23. F. Takens, *Dynamical Systems and Turbulence* **898**, 366 (1981).
24. G. I. Murphy and J. D. Isaacs, *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations* **7**, 1 (1964).
25. R. Lasker and A. Mac Call, In *Proc. Joint Oceanographic Assembly 1982. General Symposia* (1983), p. 110.
26. D. Kaplan and L. Glass, *Understanding Nonlinear Dynamics* (Springer, New York, 1995).
27. E. Ott, *Chaos in Dynamical Systems* (Cambridge University, Cambridge, 2002).
28. А. В. Medvinsky and А. V. Rusakov, *Chaos, Solitons and Fractals* **44**, 390 (2011).
29. А. В. Medvinsky, А. V. Rusakov, and N. I. Nurieva, *Ecol. Complexity* **14**, 108 (2013).
30. А. С. Братусь, А. С. Новожилов и А. П. Платонов, *Динамические системы и модели биологии* (Физматлит, Москва, 2010).
31. H. Kantz and T. Schreiber, *Nonlinear Time Series Analysis* (Cambridge University, Cambridge, 1997).
32. S. Kauffman, *The Origins of Order: Self-Organization and Selection in Evolution* (Oxford University, Oxford, 1993).
33. R. V. Solé and J. Bascompte, *Self-Organization in Complex Ecosystems* (Princeton University, Princeton, 2006).
34. H. Poincaré, *Acta Mathematica* **13**, 1 (1890).
35. N. Marwan, et al., *Phys. Reports* **438**, 237 (2007).
36. Y. Kuramoto, *Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence* (Springer, Berlin, 1984).
37. A. Pikovsky, M. Rosenblum, and J. Kurth, *Synchronization. A Universal Concept in Nonlinear Sciences* (Cambridge University, Cambridge, 2001).
38. А. В. Medvinsky, et al., *Ecol. Complexity* **32**, 90 (2017).
39. R. D. Gulati, *Hydrobiologia* **200–201**, 99 (1990).
40. R. Perissinotto, *Marine Ecol. Progr. Series* **79**, 243 (1992).
41. T. B. Gurung, M. Nakanishi, and J. Urabe, *Limnol. Oceanography* **45**, 1689 (2000).
42. J. Le, J. D. Wehr, and L. Campbell, *Appl. Environ. Microbiol.* **60**, 2086 (1994).
43. K Vrede, et al., *Limnol. Oceanography* **44**, 1616 (1999).
44. Д. А. Тихонов и А. Б. Медвинский, *Биофизика* **64** (4), 747 (2019).
45. C. V. Heer, *Statistical Mechanics, Kinetic Theory, and Stochastic Processes* (Acad. Press, New York, London, 1972).
46. J.-L. Shen, J. Hung, and L.-S. Lee, In *Int. Conf. on Spoken Language Processing* (1998), Paper 0232.
47. X. Li, et al., In *Bio-Inspired Computational Intelligence and Applications*, Ed. by M. Fei, G. W. Irwin, and S. Ma (Springer, Berlin, Heidelberg), p. 36.
48. W. Yi, et al., *J. NeuroEngineer. Rehabilitation* **10**, 106 (2013).
49. V. Sharma and A. Parey, *Proc. Engineer.* **144**, 253 (2016).
50. B. V. Adamovich, et al., *Ecol. Indicators* **97**, 120 (2019).
51. V. A. Kostitzin, *La Biologie Mathématique* (A. Colin, Paris, 1937).

52. Ю. М. Свирежев и Д. О. Логофет, *Устойчивость биологических сообществ* (Наука, Москва, 1978).
53. A. A. Berryman, N. C. Stenseth, and A. S. Isaev, *Oecologia* **71**, 174 (1987).
54. А. С. Исаев и др., *Популяционная динамика лесных насекомых* (Наука, Москва, 2001).
55. А. Д. Базыкин и др., Докл. РАН **333**, 673 (1993).
56. А. Д. Базыкин, *Нелинейная динамика взаимодействующих популяций* (Институт компьютерных исследований, Москва–Ижевск, 2001).
57. В. С. Анищенко, *Знакомство с нелинейной динамикой* (URSS, Москва, 2008).
58. G. F. Gause, *The Struggle for Existence* (Williams and Wilkins, Baltimore, 1934).
59. А. Н. Колмогоров, Проблемы кибернетики **25**, 100 (1972).
60. Ю. В. Тютюнов и Л. И. Титова, Журн. общ. биологии **79**, 428 (2018).
61. M. W. Adamson and A. Y. Morozov, *Proc. Roy. Soc. Lond. A* **469**, 20120500 (2013).
62. В. С. Ивлев, *Экспериментальная экология питания рыб* (Пищепромиздат, Москва, 1955).
63. W. C. Gentleman and A. B. Neuheimer, *J. Plankton Res.* **30**, 1215 (2008).
64. Б. В. Адамович и др., Водные ресурсы **43**, 535 (2016).
65. D. W. Schindler, *Limnol. Oceanography* **51**, 356 (2006).
66. R. G. Wetzel, *Limnology. Lake and River Ecosystems* (Acad. Press, San Diego, 2001).
67. S. N. Wood and M. B. Thomas, *Proc. Roy. Soc. Lond. B* **266**, 565 (1999).
68. C. T. Perretti, S. B. Munch, and G. Sugihara, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **110**, 5253 (2013).

Population Dynamics: Mathematical Modeling and Reality

A.B. Medvinsky*, B.V. Adamovich**, A.V. Rusakov*, D.A. Tikhonov* ***,
N.I. Nurieva*, and V.M. Tereshko* ****

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

***Faculty of Biology, Belorussian State University, prosp. Nezavisimosti 4, Minsk, 220030 Belarus*

****Institute of Mathematical Problems of Biology – Branch of Keldysh Institute of Applied Mathematics,
ul. Professora Vitkevicha 1, Pushchino, Moscow Region, 142290 Russia*

*****United Institute of Informatics Problems, ul. Surganova 6, Minsk, 220012 Belarus*

Model reduction technique applied in mathematical modeling for the analysis of natural phenomena inevitably raises the question about whether simulation results reflect real processes. The paper presents the analysis of problems associated with a comparison of the results obtained with mathematical modeling of population processes and data collected while monitoring natural ecosystems. These problems arise because it is often not possible even based on monitoring data from a particular ecosystem to substantiate the type of dependencies between variables that determine population dynamics, as well as to justify the choice of numerical values assigned to the parameters of mathematical models. In this paper, we propose an approach to take into account the impact of the whole complex of biotic and abiotic factors on population dynamics in mathematical modeling. Consideration and application of ecosystem monitoring data in mathematical models of population dynamics is the core of this approach. This approach would make it possible, in particular, to assess the degree of influence of individual environmental factors both on variations in population abundance recorded during monitoring and on those characteristics of population processes that are not directly measured during monitoring, but are the result of mathematical modeling.

Keywords: population dynamics, mathematical modeling, time series analysis