ИССЛЕДОВАНИЕ СЛОЖНЫХ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМ С ПОМОЩЬЮ МАТЕМАТИЧЕСКИХ МЕТОДОВ АНАЛИЗА ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ: РЕДУКЦИОНИСТСКИЙ И ХОЛИНИСТИЧЕСКИЙ ПОДХОДЫ

Медвинский А.Б., Нуриева Н.И., Русаков А.В.

Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН, Пущино, Московская область, Россия

ЭМЕРДЖЕНТНОСТЬ

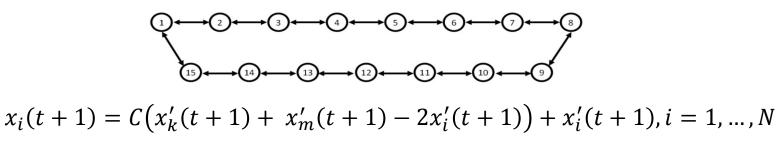
ПОД ЭМЕРДЖЕНТНОСТЬЮ ОБЫЧНО ПОНИМАЮТ НЕСВОДИМОСТЬ СВОЙСТВ ЦЕЛОСТНОЙ СИСТЕМЫ К СУММЕ СВОЙСТВ ЕЁ КОМПОНЕНТ ПРИ ОТСУТСТВИИ СВЯЗЕЙ МЕЖДУ ЭТИМИ КОМПОНЕНТАМИ



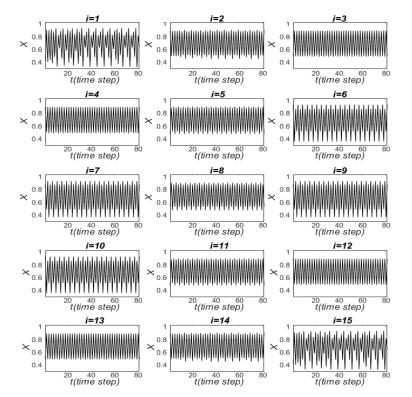
Эмерджентное поведение присуще, например, рыбным стаям. Движение каждой из рыб в стае зависит от усреднённого направления движения её соседей. В результате может возникать достаточно сложное поведение стаи как целого. Такое поведение, в частности, позволяет стае мирных рыб минимизировать потери, связанные с нападением хищников [Радаков, 1972].

Радаков Д.В. (1972) Стайность рыб как экологическое явление. Москва: Наука

ЭМЕРДЖЕНТНОСТЬ НА ПРИМЕРЕ ПРОСТОЙ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ



$$k = \left\{ egin{aligned} i + 1, & i < N \\ 1, & i = N \end{array} \right.$$
 $m = \left\{ egin{aligned} i - 1, & i > 1 \\ N, & i = 1 \end{array} \right.$ Здесь i — номер осциллятора, t — время, C — константа. $x_i'(t+1) = F(x_i(t)), i = 1, \cdots$, N



$$C = 0.075; F(x_i(t)) = rx(t)(1 - x(t)).$$

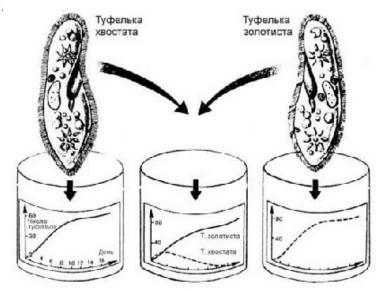
Система изначально хаотических осцилляторов распадается на два домена, отличающихся друг от друга характером колебаний. В результате формирования двух доменов, характеризующихся качественно разными типами колебаний, динамика системы как целого не может рассматриваться просто как результат простого суммирования независимых локальных колебаний.

Rusakov A.V., Tikhonov D.A., Nurieva N.I., Medvinsky A.B. (2021) Emergence of self-organized dynamical domains in a ring of coupled population oscillators. *Mathematics*, **9**, 601 (13 pages).

На уровне биоценоза эмерджентность обусловливается взаимодействиями между отдельными популяциями, а также – между организмами и факторами окружающей среды

«Правило конкурентного исключения».

(эколог и микробиолог Г. Ф. Гаузе)
Два живых существа не могут обитать в одном месте, если их экологические потребности идентичны, так как они занимают одну и ту же экологическую нишу.



Gause G.F. The Struggle for Existence (1934) Baltimore: Williams & Wilkins

МОДЕЛЬНАЯ ЭКОСИСТЕМА, ВКЛЮЧАЮЩАЯ ДВЕ ПОПУЛЯЦИИ ПОТРЕБИТЕЛЕЙ (y_1, y_2) И ОДНУ ПОПУЛЯЦИЮ ЖЕРТВЫ (x)

Предполагается, что

- на систему оказывают влияние только фосфор (Р) и углерод (С);
- отношение P:C в популяции жертвы x никогда не опускается ниже некоторого минимума (q);
- отношение P:C в популяциях потребителей поддерживается постоянным и принимает значения, соответственно, s_1 и s_2 ;
- фосфор разделён на два пула: (1) в популяциях потребителей и (2) доступный для жертв;
- суммарная концентрация фосфора (P_T) не изменяется.

Математическое описание модели:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{\min(K, P_T - s_1 y_1 - s_2 y_2)/q} \right) - f_1(x) y_1 - f_2(x) y_2,$$

$$\frac{dy_1}{dt} = e_1 \min\left(1, \frac{\frac{(P_T - s_1 y_1 - s_2 y_2)}{x}}{s_1}\right) f_1(x) y_1 - d_1 y_1,$$

$$\frac{dy_2}{dt} = e_2 \min\left(1, \frac{\frac{(P_T - s_1 y_1 - s_2 y_2)}{x}}{s_2}\right) f_2(x) y_2 - d_2 y_2.$$

Здесь r, K, e_1 , e_2 , d_1 , d_2 — константы,

 $f_1(x)$ и $f_2(x)$ – функции Холлинга II типа:

$$f_i = \frac{c_i x}{a_i + x}$$
, $i = 1, 2$.

Loladze I., Kuang Y., Elser J.J., Fagan

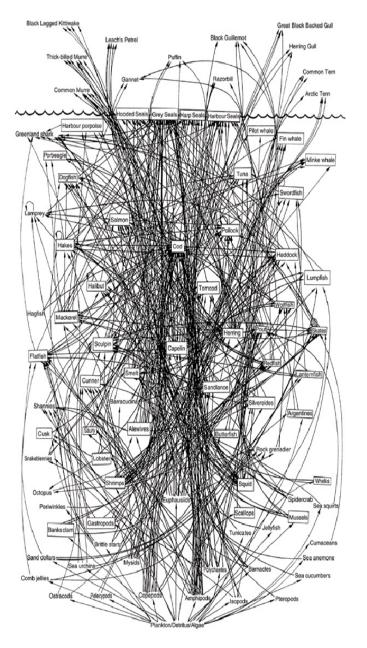
W.F. (2004) Competition and stoichiometry: coexistence of two predators on one prey. *Theoretical Population Biology*, **65**, 1-15.

Было показано, что учёт стехиометрических показателей $(s_1 \bowtie s_2)$, выявляет эмерджентную особенность этой системы как целого:

возможность устойчивого сосуществования популяций в этой системе, включающей две популяции потребителей, конкурирующих за один и тот же ресурс: одну популяцию жертвы.

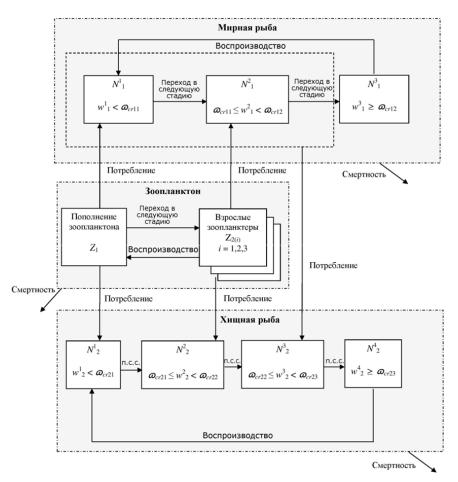
Этот вывод интересен для понимания механизмов, лежащих в основе поддержания природного биоразнообразия.

СТРУКТУРНАЯ СЛОЖНОСТЬ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМ



https://ru.scribd.com/document/78539365/Northwest
-Atlantic-Partial-Food-Web

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ВЫДЕЛЕННОГО БЛОКА ПОПУЛЯЦИЙ ГИДРОБИОНТОВ, ВКЛЮЧАЮЩЕГО ЗООПЛАНКТОН, МИРНУЮ РЫБУ И ХИЩНУЮ РЫБУ



Medvinsky A.B., Bobyrev A.E., Burmensky V.A., Kriksunov E.A., Nurieva N.I., Rusakov A.V. (2015) Modelling aquatic communities: Trophic interactions and the body-mass-and age-structure of fish populations give rise to long-period variations in fish population size. *Russian Journal of Numerical Analysis and Mathematical Modelling*, **30**, 55-70

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ СИСТЕМЫ «ФИТОФАГ – ЭНТОМОФАГ»

$$\frac{du}{dt} = u(u - l)(1 - u) - u\nu + \alpha,$$

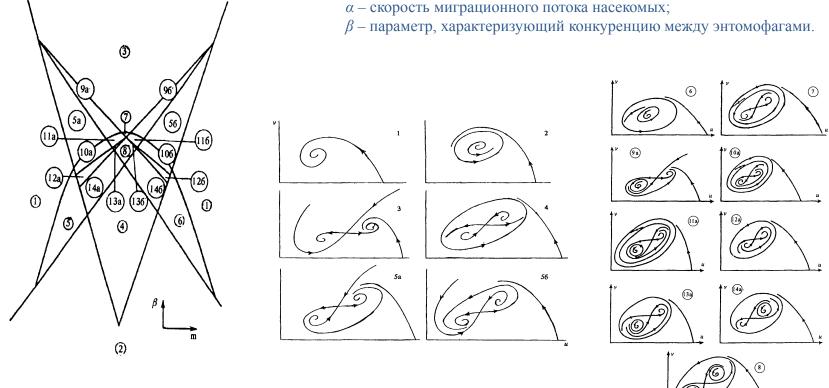
$$\frac{dv}{dt} = -\gamma v(m - u + \beta v)$$

Здесь и и у - размеры популяций фитофага и энтомофага соответственно; l < 1 - отношение нижней критической плотности популяции фитофага к плотности, обусловленной ресурсами этой популяции в отсутствие энтомофага;

 $m\gamma$ — мальтузианский параметр,

причём у – это коэффициент переработки биомассы фитофагов в биомассу энтомофагов;

 α – скорость миграционного потока насекомых;



Базыкин А.Д., Березовская Ф.С., Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г. (1993)

Параметрическое обоснование принципа стабильности динамики системы «фитофаг – энтомофаг». Доклады Академии наук, 333, 673-675

ГИБРИДНОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ КАК ПОДХОД, ПОЗВОЛЯЮЩИЙ В ХОДЕ МАТЕМАТИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ УЧИТЫВАТЬ РЕЗУЛЬТАТЫ МОНИТОРИНГА РЕАЛЬНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Пример: простейшая трофическая цепочка: фитопланктон (*P*, pecypc) – зоопланктон (*Z*, потребитель).

Такая цепочка может описываться разностным уравнением:

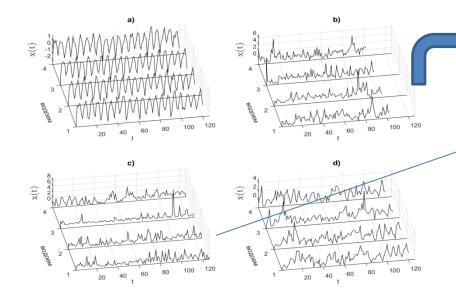
$$P(t+1) - P(t) = G(c,P(t)) - f(m,P(t))Z(t).$$

Здесь 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 c, размерность которого велика и заранее не определена.

Трофическая функция f предполагается зависимой от P, а также — от параметров (m), число которых обычно не превышает 3.

Медвинский А.Б., Адамович Б.В., Русаков А.В., Тихонов Д.А., Нуриева Н.И., Терешко В.М. (2019) Динамика популяций: математическое моделирование и реальность. *Биофизика*, **64**, 1169-1192.



Функция G, которая непосредственно не измеряется в ходе полевых исследований, может быть получена из данного уравнения ε виде временного ряда. Таким образом, в частности, была продемонстрирована сопряжённость колебаний функции G(t) и температуры.

Медвинский А.Б., Адамович Б.В., Русаков А.В., Тихонов Д.А., Нуриева Н.И., Терешко В.М. (2019) Динамика популяций: математическое моделирование и реальность. *Биофизика*, **64**, 1169-1192.

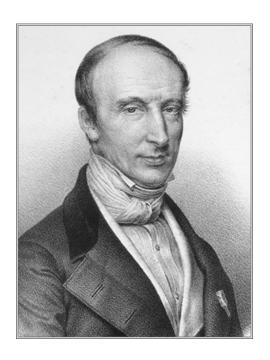


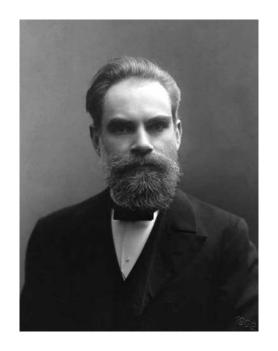
Название функции	Вид зависимости
Постоянная	С
Линейная	aN
Гиперболическая	aN/(1+ahN)
Экспоненциальная (Ивлева)	$R(1 - \exp(-N/a))$
To же, но $g(N) \rightarrow g(N/P)$	$R(1 - \exp(-bN/P)$
Сигмоидная №1	$cN^2/(d^2+N^2)$
Сигмоидная №2	$kN^2/(1+gN+khN^2)$
θ-сигмоидная	$cN^{\theta}/(d^{\theta}+N^{\theta})$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

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ: ПРЕДЕЛЫ ПРЕДСКАЗУЕМОСТИ



ПРЕДСКАЗУЕМОСТЬ КАК РЕЗУЛЬТАТ УСТОЙЧИВОСТИ ДИНАМИКИ





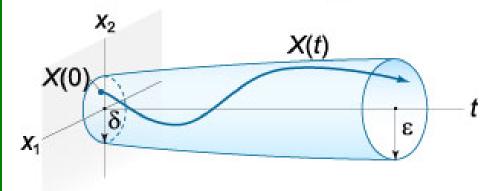
Задачей Коши для обыкновенного дифференциального уравнения y'' = f(x, y, y') называется задача вида

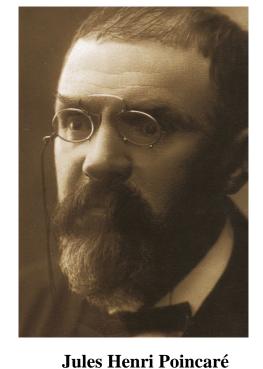
$$\begin{cases} y'' = f(x, y, y') \\ y(x_0) = y_0 , x_0 \in (a, b), \\ y'(x_0) = y'_0 \end{cases}$$

где x_0, y_0, y_0' - заданные вещественные числа.

При этом условия $y(x_0)=y_0,\,y'(x_0)=y_0'$ называются начальными условиями или условиями Коши.

Устойчивость по Ляпунову





ДИНАМИЧЕСКИЙ XAOC



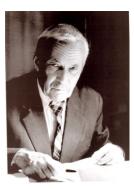
George David Birkhoff



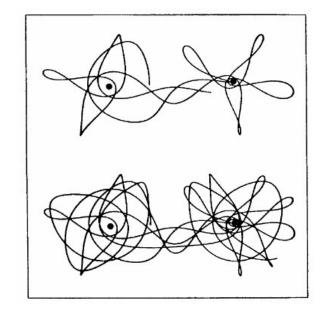
Dame Mary Cartwright



John Edensor Littlewood



Андрей Николаевич Колмогоров



Stephen Smale

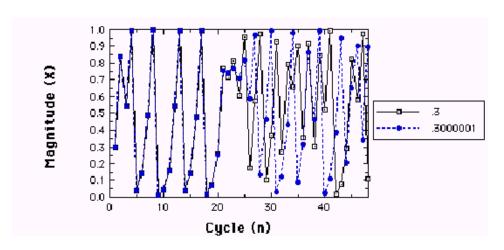


Яков Григлрьевич Синай

ВАЖНОЕ СВОЙСТВО ХАОТИЧЕСКОГО ПРОЦЕССА

Детерминистические временные ряды, слегка отличающиеся по начальным условиям, практически совпадают на протяжении 24 итераций, но затем быстро расходятся.

X(n+1)=3.99[X(n)][1-X(n)]



Хаотические процессы чувствительны к начальным условиям.

Обратное верно не всегда!

Расхождение хаотических временных рядов

возрастает по экспоненте:

 $\operatorname{mod}[x_1(n) - x_2(n)] \sim \exp(\lambda \cdot n).$

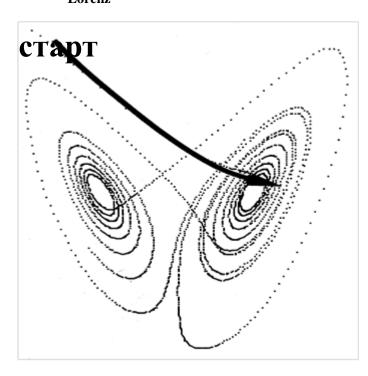
Здесь λ — доминантный ляпуновский показатель. Для хаоса $\lambda > 0$. Горизонт предсказуемости ~ $1/\lambda$.



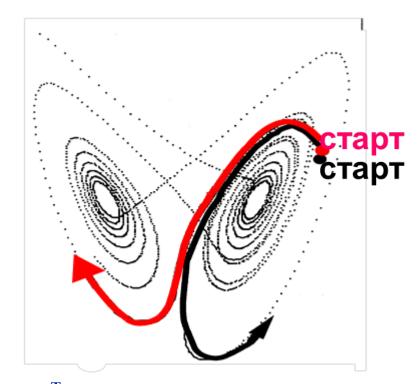
Edward Norton Lorenz

АТТРАКТОР ЛОРЕНЦА

$$\frac{dx}{dt} = \sigma(y - x); \frac{dy}{dt} = rx - y - xz; \frac{dz}{dt} = -bz + xy$$



Траектории притягиваются к аттрактору из точек вне его



Траектории внутри аттрактора постепенно расходятся друг от друга.

Горизонт предсказуемости — это то время,
в течение которого фазовые траектории остаются близкими.

ДИНАМИЧЕСКИЙ ХАОС ЗАИНТЕРЕСОВАЛ ЭКОЛОГОВ

Nature Vol. 261 June 10 1976

459



review article

Simple mathematical models with very complicated dynamics

Robert M. May*

First-order difference equations arise in many contexts in the biological, economic and social sciences. Such equations, even though simple and deterministic, can exhibit a surprising array of dynamical behaviour, from stable points, to a bifurcating hierarchy of stable cycles, to apparently random fluctuations. There are consequently many fascinating problems, some concerned with delicate mathematical aspects of the fine structure of the trajectories, and some concerned with the practical implications and applications. This is an interpretive review of them.

THERE are many situations, in many disciplines, which can be described, at least to a crude first approximation, by a simple first-order difference equation. Studies of the dynamical properties of such models usually consist of finding constant equilibrium solutions, and then conducting a linearised analysis to determine their stability with respect to small disturbances: explicitly nonlinear dynamical features are usually not considered.

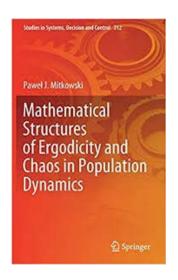
Recent studies have, however, shown that the very simplest nonlinear difference equations can possess an extraordinarily rich spectrum of dynamical behaviour, from stable points, through cascades of stable cycles, to a regime in which the behaviour (although fully deterministic) is in many respects "chaotic", or indistinguishable from the sample function of a random process.

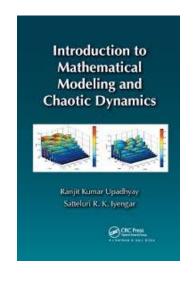
Fourth, there is a very brief review of the literature pertaining to the way this spectrum of behaviour—stable points, stable cycles, chaos—can arise in second or higher order difference equations (that is, two or more dimensions; two or more interacting species), where the onset of chaos usually requires less severe nonlinearities. Differential equations are also surveyed in this light; it seems that a three-dimensional system of first-order ordinary differential equations is required for the manifestation of chaotic behaviour.

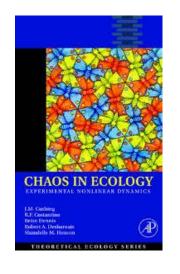
The review ends with an evangelical plea for the introduction of these difference equations into elementary mathematics courses, so that students' intuition may be enriched by seeing the wild things that simple nonlinear equations can do.

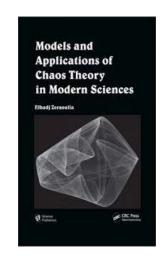
First ander difference constions

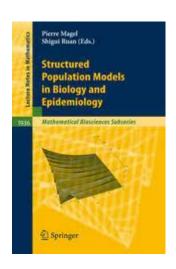
ХАОТИЧЕСКИЕ РЕЖИМЫ БЫЛИ ВЫЯВЛЕНЫ ПРИ МАТЕМАТИЧЕСКОМ МОДЕЛИРОВАНИИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ, А ТАКЖЕ – В ХОДЕ ЛАБОРАТОРНЫХ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

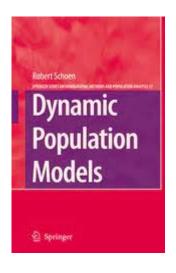


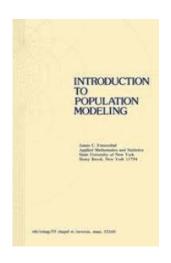


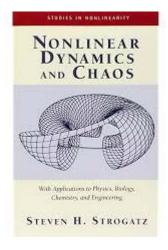












Реконструкция эндогенной динамики популяций на основе наблюдений

$$N_{t} = F(N_{t-1}, N_{t-2}, \dots, N_{t-p}, \varepsilon_{t}).$$
 $N_{t} = F(N_{t-1}, N_{t-2}, \varepsilon_{t}).$
 $N_{t} = N_{t-1}f(N_{t-1}, N_{t-2}, \varepsilon_{t}).$

Предполагается, что

$$X \equiv (N_{t-1})^{\theta_1}, Y \equiv (N_{t-2})^{\theta_2}$$

 $\log \frac{N_t}{N_{t-1}} = a_0 + a_1 X + a_2 Y + a_{11} X^2 + a_{22} Y^2 + a_{12} XY + \varepsilon_t,$

Задача состоит в том, чтобы, подобрав численные значения θ_1 и θ_2 , определить вид функции $f = N_t/N_{t-1}$ наиболее соответствующий данным, полученным в ходе наблюдений. Это позволяет построить фазовый портрет $N_t(N_{t-1})$ и в результате выявить тип и оценить предсказуемость динамики исследуемой популяции.

Turchin, P., Taylor, A.D. Complex dynamics in ecological time series. *Ecology* **73**, 289-305, 1992.

TABLE 3. Summary of reconstructed dynamics.

Species	Autocorrelation function	Response-surface model result
Phyllopertha horticola	Non-stationary Non-periodic	No regulation
Choristoneura fumiferana	Non-stationary or a very long cycle	Exponentially stable
Dendrolimus pini	Non-stationary Non-periodic*	Exponentially stable†
Hyloicus pinastri	Non-stationary Non-periodic*	Damped oscillations
Dendroctonus frontalis	Non-stationary Non-periodic	Damped oscillations‡
Panolis flammea	Stationary Non-periodic	Exponentially stable
Lymantria monacha	Stationary Non-periodic	Damped oscillations
Bupalus piniarius	Stationary Suggestive of periodicity	Damped oscillations
Hyphantria cunea	Stationary Suggestive of periodicity	Damped oscillations
Vespula spp.	Stationary Suggestive of periodicity	Damped oscillations
Drepanosiphum platanoides	Stationary Periodic (2 yr)	Limit cycle (2 yr)
Lymantria dispar	Stationary Periodic (8.5 yr)	Quasiperiodicity (≈ 7 yr)
Zeiraphera diniana	Stationary Periodic (9 yr)	Quasiperiodicity (≈ 8 yr)
Phyllaphis fagi	Stationary Suggestive of periodicity	Chaos

^{*} Autocorrelation function of the detrended series suggests periodicity.
† Damped oscillations extracted from the detrended series.
‡ Diverging oscillations and chaos extracted from the first and second half of the series, respectively.

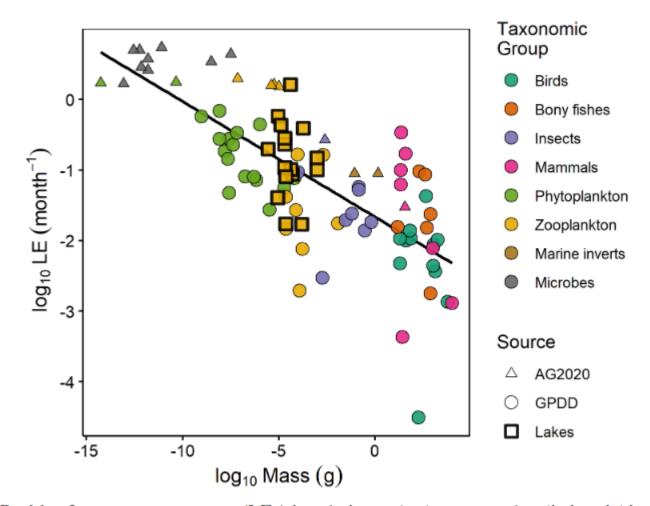
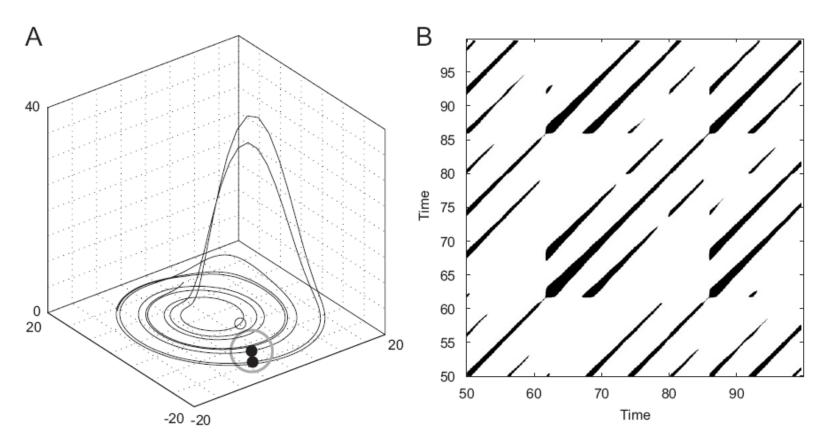


Fig. 4. Positive Lyapunov exponents (LEs) in relation to body mass, color distinguishing broad taxonomic groups. Includes data from this study (GPDD and supplemental results from 3 lake systems) and positive LEs compiled by ³⁴ (AG2020). Note that the lake data (squares) were not used to fit the regression line.

Rogers, T., Johnson, B., Munch, S. Chaos is not rare in natural ecosystems. *Preprint*, 2021.

ФАЗОВЫЕ ТРАЕКТОРИИ И РЕКУРРЕНТНЫЕ ДИАГРАММЫ



Близость двух фазовых векторов соответствует чёрной точке на рекуррентной диаграмме

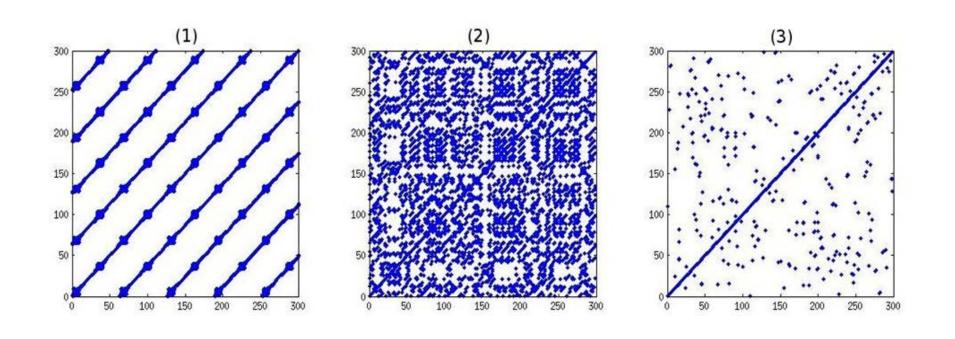
Marwan, N., Romano, M.C., Thiel, M., Kurths, J. Recurrence plots for the analysis of complex systems. *Physics Reports* **438**, 237-320, 2007.

ОЦЕНКА ГОРИЗОНТА ПРЕДСКАЗУЕМОСТИ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ РЕКУРРЕНТНОЙ ДИАГРАММЫ

Для оценки горизонта предсказуемости временного ряда u(t) вычисляется средняя длина диагональных линий < l > (при условии: $l > l_{min}$). Эта средняя длина соответствует тому интервалу времени, в течение которого дивергенция близких участков фазовой траектории ещё незначительна.

Marwan, N., Romano, M.C., Thiel, M., Kurths, J. Recurrence plots for the analysis of complex systems. *Physics Reports* **438**, 237-320, 2007.

РЕКУРРЕНТНЫЕ ДИАГРАММЫ, СООТВЕТСТВУЮЩИЕ ПЕРИОДИЧЕСКОМУ ПРОЦЕССУ (1), XAOCY (2), СЛУЧАЙНОМУ ПРОЦЕССУ (3)

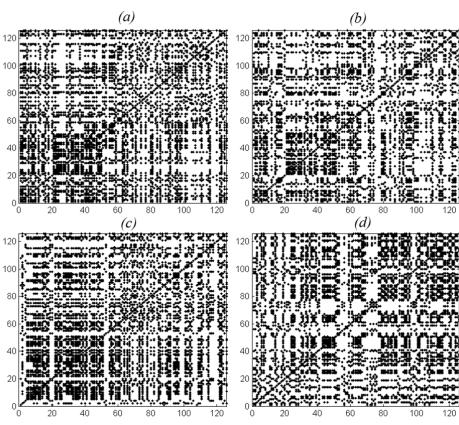


Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Криксунов Е.А., Медвинский А.Б., Мельник М.М., Нуриева Н.И., Русаков А.В. (2012) Анализ колебаний численности популяций промысловых рыб Псковско-Чудского озера. *Биофизика*, **57**, 140-145.

РЕКУРРЕНТНЫЕ ДИАГРАММЫ, ХАРАКТЕРИЗУЮЩИЕ ДИНАМИКУ ФИТОПЛАНКТОНА: (а) 03. НАРОЧЬ, МАЛЫЙ ПЛЁС, (b) 03. НАРОЧЬ, БОЛЬШОЙ ПЛЁС, (c) 03. МЯСТРО,

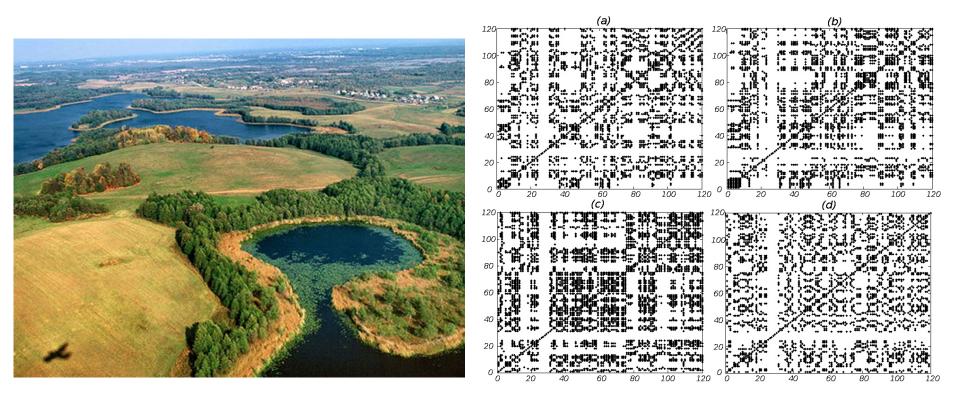
(d) оз. БАТОРИНО





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

РЕКУРРЕНТНЫЕ ДИАГРАММЫ, ХАРАКТЕРИЗУЮЩИЕ ДИНАМИКУ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА: (а) 03. НАРОЧЬ, МАЛЫЙ ПЛЁС, (b) 03. НАРОЧЬ, БОЛЬШОЙ ПЛЁС, (c) 03. МЯСТРО, (d) 03. БАТОРИНО



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

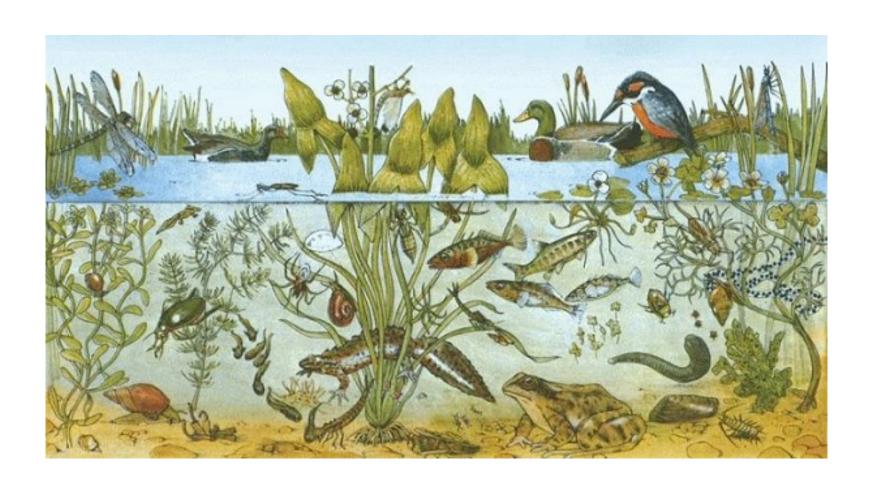
ГОРИЗОНТ ПРЕДСКАЗУЕМОСТИ Трг ХАОТИЧЕСКИХ КОЛЕБАНИЙ ФИТОПЛАНКТОНА И БАКТЕРИОПЛАНКТОНА В НАРОЧАНСКИХ ОЗЁРАХ

Водоём	T _{pr} , фитопланктон (мес.)	T _{pr} , бактериопланктон (мес.)
Нарочь, малый плёс	2.4	4.8
Нарочь, большой плёс	2.3	4.6
Мястро	2.5	4.7
Баторино	2.5	3.4

Для временных рядов, полученных в ходе полевых исследований, величина Трг 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 динамические свойства самих популяционных колебаний, но выступает также в качестве характеристики особенностей исследуемой экосистемы во всей её полноте. Поэтому численное значение горизонта предсказуемости может рассматриваться как холистический параметр.

Medvinsky A.B. (2019) Recurrence as a basis for the assessment of predictability of the irregular population dynamics. In: *Advanced Mathematical Methods in Biosciences and Applications*. Springer, Cham, 131-145.

ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ ДИНАМИКОЙ КОМПОНЕНТ БИОЦЕНОЗОВ



ВЫЯВЛЕНИЕ ВЗАИМОСВЯЗЕЙ МЕЖДУ ДИНАМИКОЙ ПОПУЛЯЦИЙ

(Sugihara G., May R., Ye H., Hsieh C., Deyle E., Fogarty M., Munch S. (2012) Detecting causality in complex ecosystems. *Science*. V. 338. P. 496-500)

Detecting Causality in Complex Ecosystems

George Sugihara, ** Robert May, ** Hao Ye, ** Chih-hao Hsieh, ** Ethan Deyle, ** Michael Fogarty, ** Stephan Munch **

Identifying causal networks is important for effective policy and management recommendations on climate, epidemiology, financial regulation, and much else. We introduce a method, based on nonlinear state space reconstruction, that can distinguish causality from correlation. It extends to nonseparable weakly connected dynamic systems (cases not covered by the current Granger causality paradigm). The approach is illustrated both by simple models (where, in contrast to the real world, we know the underlying equations/relations and so can check the validity of our method) and by application to real ecological systems, including the controversial sardine-anchovy-temperature problem.

ИДЕЯ

Если два процесса, X(t) и Y(t), находятся в причинно-следственной связи (например, как динамика популяции хищника и динамика популяции жертвы), то их эти процессы могут быть представлены в виде общего для них аттрактора.

В этом случае появляется принципиальная возможность реконструировать временной ряд Y(t), используя для этого временной ряд X(t), а затем сравнить результат такой реконструкции с исходным временным рядом Y(t). Возможна и обратная реконструкция: X(t) с использованием Y(t).

Если процессы, представленные временными рядами X(t) и Y(t) действительно причинным образом связаны между собой, то, при условии, что длина рядов достаточно велика, реконструированные временные ряды будут хорошо воспроизводить ряды исходные.

АЛГОРИТМ РЕКОНСТРУКЦИИ

Анализируются временные ряды $\{X\}=\{X(1),...,X(L)\}$ и $\{Y\}=\{Y(1),...,Y(L)\}$. Ищутся векторы $\mathbf{x}(t)$ с координатами $X(t), X(t-\tau), ..., X(t-(E-1)\tau)$, которые образуют множество Ax. Затем находятся моменты времени t(1),...,t(E+1), соответствующие векторам, которые отличаются от каждого из векторов $\mathbf{x}(t)$ на величину меньше пороговой, выявляя таким образом ближайших соседей векторов $\mathbf{x}(t)$. Эти ближайшие соседи используются для идентификации предполагаемых ближайших соседей Y(ti), i=1,...,E+1, которые, в свою очередь используются для реконструкции:

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

где

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

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

 $d[x(t), x(t_j)]$ — эвклидово расстояное между соответствующими векторами.

Сходным образом проводится реконструкция временного ряда X(t) с использованием временного ряда Y(t). Если процессы X и Y взаимосвязаны, то с увеличением длины L временных рядов результат реконструкции $\hat{Y}(t)|Ax$ будет приближаться к Y(t), а реконструкция $\hat{X}(t)|Ay-$ к X(t). Таким образом может быть установлена взаимосвязь процессов X и Y.

РЕКОНСТРУКЦИЯ ДИНАМИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ КАК ИНСТРУМЕНТ С ЦЕЛЬЮ АНАЛИЗА УЛОВОВ САРДИНЫ И ХАМСЫ В ТИХОМ ОКЕАНЕ

Анализ уловов показал, что максимумы уловов сардина приходятся на периоды уменьшения уловов хамсы. Рассматривались два альтернативных механизма такой видимой связи между уловами:

- (1) популяции сардины и хамсы конкурируют за общий ресурс [Murphy, Isaacs, 1964] и/или
- (2) сардина и хамса разным образом реагируют на изменения экзогенных факторов [Lasker, MacCall, 1983].

Результаты реконструкции соответствующих временных рядов показали, что именно экзогенные факторы (в первую очередь вариации температуры) определяют наблюдаемый характер динамики этих рыбных популяций [Sugihara et al., 2012].

- Murphy G. I., Isaacs J. D. (1964) Species replacement in marine ecosystems with reference to the California Current. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations. V. 7. P. 1-6.
- **Lasker R., Mac Call A.** (1983) New ideas on the fluctuations of the clupeoid stocks off California. In: Proceedings of the Joint Oceanographic Assembly 1982. General Symposia. P. 110-117.
- Sugihara G., May R., Ye H., Hsieh C., Deyle E., Fogarty M., Munch S. (2012) Detecting causality in complex ecosystems. Science. V. 338. P. 496-500.

ЧИСЛЕННАЯ ОЦЕНКА СОПРЯЖЁННОСТИ МЕЖДУ ДИНАМИКОЙ ПОПУЛЯЦИЙ И ВАРИАЦИЯМИ ЭКЗОГЕННЫХ ФАКТОРОВ

Ecological Complexity 32 (2017) 90-98



Contents lists available at ScienceDirect

Ecological Complexity

iournal homepage: www.elsevier.com/locate/ecocom



Research paper

Temperature as a factor affecting fluctuations and predictability of the abundance of lake bacterioplankton



Alexander B. Medvinsky^{a,e}, Boris V. Adamovich^b, Rubin R. Aliev^{a,e}, Amit Chakraborty^c, Elena V. Lukyanova^b, Tamara M. Mikheyeva^b, Ljudmila V. Nikitina^b, Nailya I. Nurieva^a, Alexey V. Rusakov^a, Tatyana V. Zhukova^d

- ^a Institute of Theoretical and Experimental Biophysics, Pushchino 142290, Russia
- b Biology Faculty, Belarussian State University, Minsk 220030, Belarus
 School of Mathematics, Statistics and Computational Sciences, Central University of Rainsthan, NII-8, Bandar Sindri, Aimer 305801, Rainsthan, India
- ^d Naroch Biological Station, Belarussian State University, Naroch 222395, Belarus
- Mascow Institute of Physics and Technology, Dolgoprudny 141701, Russia

ARTICLE INFO

Article history: Received 12 December 2016 Received in revised form 3 October 2017 Accepted 4 October 2017 Available online 21 October 2017

Keywords: Bacterioplankton Phytoplankton Temperature Chaos Predictability

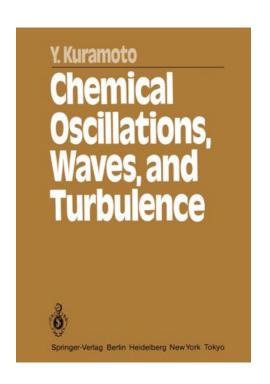
ABSTRACT

Prediction implies the estimation of future states of dynamical systems on the basis of time series Unavoidable uncertainty in making predictions stems from errors and fluctuations associated with making measurements, and also from the complexity of the dynamics themselves. To be predicted, the time series have to contain some kind of repeatability, which can be exploited in the course of forecasting, In particular, even irregular time series are often characterized by the repeatability that implies fuzzy recurrences of the states of the system under study. Recently, the recurrence quantification analysis was used in order to assess numerically the horizon of predictability of chaotic fluctuations of the phytoplankton abundance in the Naroch Lakes system consisting of three reservoirs, Lake Naroch, Lake Myastro and Lake Batorino (Medvinsky et al., 2015. Chaos far away from the edge of chaos: A recurrence quantification analysis of plankton time series, Ecol. Complex., 23, 61-67). Here, we present the results of the analysis of the dynamics of bacterioplankton populations, which inhabit the Naroch Lakes. We demonstrate that the dynamics are chaotic. The horizons of predictability of the bacterioplankton dynamics are shown to be equal to 4.8 months for Small Stretch of Lake Naroch. 4.6 months for Large Stretch of Lake Naroch, 4.7 months for Lake Myastro, and 3.4 months for Lake Batorino, Chaoticity of fluctuations in population abundance can be either an immanent feature of the dynamics or be related to environmental influences. In order to evaluate the action of changes in the environment on plankton dynamics, we assessed numerically the extent to which chaotic fluctuations of bacterioplankton and phytoplankton abundances in the Naroch Lakes were synchronized with temperature oscillations. With the use of the analysis of phase relations between bacterioplankton and temperature time series we show that the chaotic bacterioplankton oscillations are synchronized with water temperature oscillations, while chaotic fluctuations of the phytoplankton abundance are not synchronized with the temperature oscillations in Lake Naroch and Lake Myastro in contrast to the phytoplankton fluctuations in Lake Batorino, the smallest of the Naroch Lakes, where phytoplankton fluctuations are phase-locked by the temperature oscillations. We conclude that temperature is the factor that has significant impact on predictability of the bacterioplankton fluctuations, while dynamics and predictability of phytoplankton dynamics can apparently be controlled not only by the temperature but also by trophic interactions and nutrient supply.

© 2017 Elsevier B.V. All rights reserved.

ИНДЕКС ЗАХВАТА ФАЗЫ (PHASE-LOCKING INDEX, *PLI*) КАК МЕРА ФАЗОВОЙ СИНХРОНИЗАЦИИ

Анализ временных рядов позволяет численно оценить индекс захвата фазы и тем самым определить степень фазовой синхронизации колебательных процессов.



ИНДЕКС ЗАХВАТА ФАЗЫ (PHASE-LOCKING INDEX, PLI) КАК МЕРА ФАЗОФОЙ СИНХРОНИЗАЦИИ

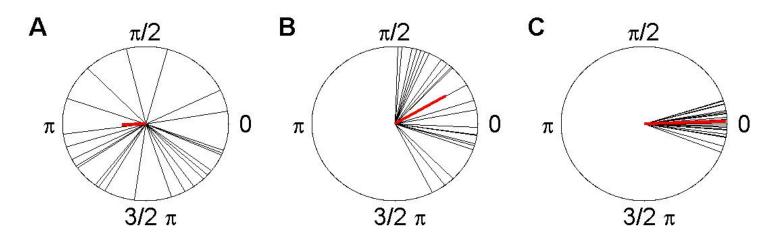
Фаза временного ряда:

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

$$PLI = \frac{1}{N} \left| \sum_{j=0}^{N-1} e^{i\Delta\varphi(j)} \right|, \qquad \varphi(t) = 2\pi \left[n + \frac{t - t(n)}{t(n+1) - t(n)} \right], t(n) \le t \le t(n+1),$$

где N — длина временного ряда, $\Delta \varphi$ – разность фаз между временными рядами.

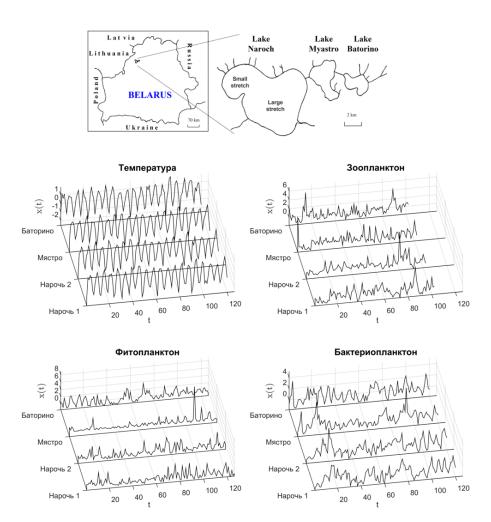
где t(k) (k = n, n+1) — моменты времени, соответствующие максимумам временного ряда.



Распределение разности фаз и усреднённая разность фаз (выделено красным цветом). А – слабо синхронизованные временные ряды (величина PLI близка к 0).

В – умеренно синхронизованные временные ряды.

С – сильно синхронизованные временные ряды (PLI ≈ 1).



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

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

СИНХРОНИЗОВАНЫ ЛИ ВРЕМЕННЫЕ РЯДЫ ПЛАНКТОНА С ВАРИАЦИЯМИ ТЕМПЕРАТУРЫ?

водоём	PLI	
	Бактериопланктон	Фитопланктон
оз. Нарочь, малый плёс	0.57	0.11
оз. Нарочь, большой плёс	0.41	0.13
оз. Мястро	0.57	0.23
оз. Баторино	0.57	0.44

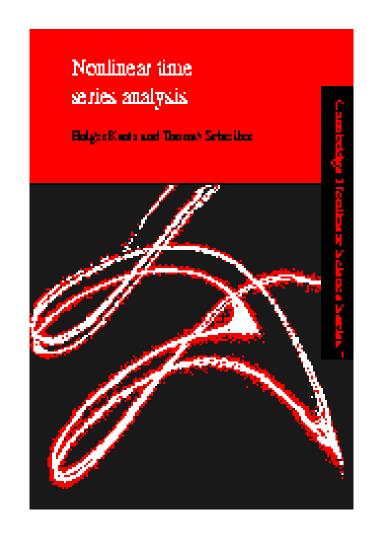
- (1) Численные значения *PLI* не близки к 1. Это означает, что фаза колебаний обилия планктона не полностью контролируется колебаниями температуры.
- (2) Величины *PLI*, для фитопланктона, существенно меньше величин *PLI* для бактериопланктона (оз. Баторино является исключением).

Однако, этот вывод не является окончательным.

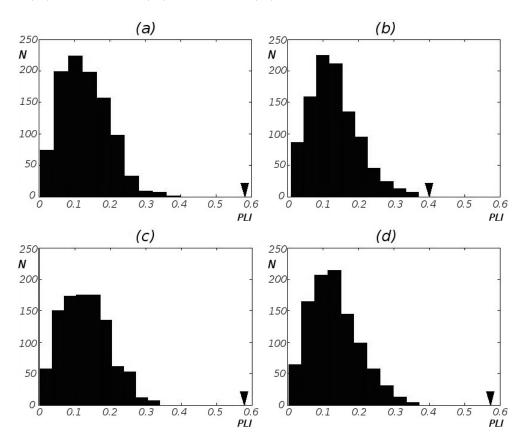
ДЛЯ ВЕРИФИКАЦИИ СТАТИСТИЧЕСКОЙ ЗНАЧИМОСТИ ЧИСЛЕННЫХ ОЦЕНОК *PLI* И, СЛЕДОВАТЕЛЬНО, ДЛЯ ТОГО, ЧТОБЫ ВЫЯСНИТЬ, ДЕЙСТВИТЕЛЬНО ЛИ СИНХРОНИЗОВАНЫ КОЛЕБАНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ И ОБИЛИЯ ПЛАНКТОНА, ИСПОЛЬЗОВАН МЕТОД СУРРОГАТНЫХ ДАННЫХ

Суррогатные данные получаются в результате стохастического перемешивания исходных временных рядов (в данном случае — временных рядов, характеризующих динамику температуры и планктона).

Перемешанные таким образом временные ряды не синхронизованы между собой.



ВЕЛИЧИНЫ *PLI* (показаны стрелками) И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВЕЛИЧИН *PLI* ДЛЯ СУРРОГАТНЫХ ДАННЫХ, ПОЛУЧЕННЫХ В РЕЗУЛЬТАТЕ 1000 ПЕРЕМЕШИВАНИЙ ИСХОДНЫХ ВРЕМЕННЫХ РЯДОВ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА И ТЕМПЕРАТУРЫ ДЛЯ КАЖДОГО ВОДОЁМА СИСТЕМЫ НАРОЧАНСКИХ ОЗЁР

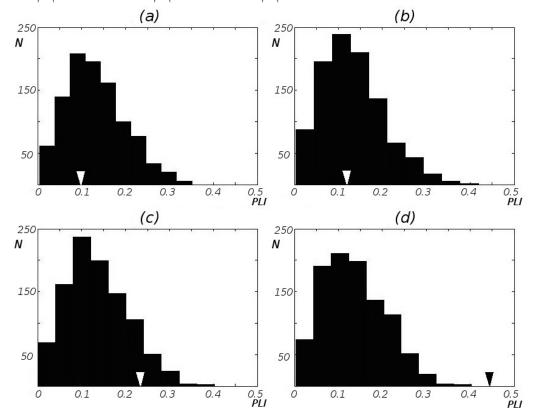


- (а) малый плёс оз. Нарочь
- (b) большой плёс оз. Нарочь
- (с) оз. Мястро
- (d) оз. Баторино

Для бактериопланктона численные значения *PLI* лежат вне распределений *PLI* для суррогатных данных.

Это означает, что колебания обилия бактериопланктона частично синхронизуются с колебаниями температуры.

ВЕЛИЧИНЫ *PLI* (показаны стрелками) И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВЕЛИЧИН *PLI* ДЛЯ СУРРОГАТНЫХ ДАННЫХ, ПОЛУЧЕННЫХ В РЕЗУЛЬТАТЕ 1000 ПЕРЕМЕШИВАНИЙ ИСХОДНЫХ ВРЕМЕННЫХ РЯДОВ ФИТОПЛАНКТОНА И ТЕМПЕРАТУРЫ ДЛЯ КАЖДОГО ВОДОЁМА СИСТЕМЫ НАРОЧАНСКИХ ОЗЁР



- (а) малый плёс оз. Нарочь
- (b) большой плёс оз. Нарочь
- (с) оз. Мястро
- (d) оз. Баторино

Для оз. Нарочь и оз. Мястро величины *PLI* values лежат внутри распределений *PLI* для суррогатных данных, а для оз. Баторино – за пределами такого распределения.

Это означает, что колебания обилия фитопланктона синхронизованы с колебаниями температуры в оз. Баторино, в отличие от других водоёмов системы Нарочанских озёр.

#1 КОНТРОЛЬ СО СТОРОНЫ ЗООПЛАНКТОНА

Такой контроль может проявляться в форме падения обилия фитопланктона в результате потребления его зоопланктоном (Gulati, 1990). Бактериопланктон однако менее чувствителен к такому контролю. Причина: число бактерий может как уменьшаться за счёт их потребления зоопланктоном, так и расти в результате генерации зоопланктоном веществ, необходимых бактериям для их функционирования (Gurung et al., 2000).

В результате колебания численности бактериопланктона и обилия фитопланктона слабо связаны между собой. А потому синхронность между колебаниями численности бактериопланктона и вариациями температуры не распространяется на колебания обилия фитопланктона.

Однако в эвтрофных водоёмах (каким является оз. Баторино) контроль со стороны зоопланктона существенно ослабевает (Perissinotto, 1992). В результате колебания обилия фитопланктона и бактериопланктона могут синхронизоваться с вариациями температуры.

Gulati, R.D. (1990) Structural and grazing responses of zooplankton community to biomanipulation of some Dutch water bodies. *Hydrobiologia* **200/201**, 99-118.

Gurung, T.B., Nakanishi, M., Urabe, J. (2000) Seasonal and vertical difference in negative and positive effects of grazers on heterotrophic bacteria in Lake Biwa. *Limnology and Oceanography* **45**, 1689-1696.

Perissinotto, R. (1992) Mesozooplankton size-selectivity and grazing impact on the phytoplankton community of the Prince Edward Archipelago (Southern Ocean). *Marine Ecology Progress Series* **79**, 243-258.

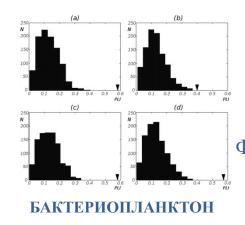
#2 КОНТРОЛЬ СО СТОРОНЫ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

Динамика бактерио- и фитопланктона в значительной мере определяется концентрациями растворённых в воде биогенных элементов (Vrede, K., Vrede, T., Isaksson, A. et al., 1999) и, в частности, от отношения концентраций N/P. Высокие или низкие значения N/P соответствуют сопряжённости или, соответственно, отсутствию сопряжённости между колебаниями бактерио- и фитопланктона (Le et al., 1994).

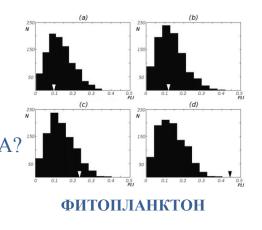
Такое сопряжение характерно для оз. Баторино, где (по данным мониторинга) N/P более чем в 5 раз превышает N/P в оз. Нарочь и более чем в 20 раз — в оз. Мястро. Это может обусловливать сопряжение колебаний обилия фитопланктона и бактериопланктона в оз. Баторино и отсутствие такого сопряжения в в оз Мястро и в оз Нарочь.

В результате нарушается синхронизация колебаний фитопланктона с колебаниями температуры в этих озёрах. Однако при этом в оз Баторино колебания обилия фитопланктона и бактериопланктона синхронизуются друг с другом, а следовательно, - и с вариациями температуры.

- **Le, J., Wehr, J.D., Campbell, L.** (1994) Uncoupling of bacterioplankton and phytoplankton production in fresh waters is affected by inorganic nutrient limitation. *Applied and Environmental Microbiology* **60**, 2086-2093.
- **Vrede, K., Vrede, T., Isaksson, A. et al.** (1999) Effects of nutrients (phosphorous, nitrogen, and carbon) and zooplankton on bacterioplankton and phytoplankton a seasonal study. *Limnology and Oceanography* **44**, 1616–1624.

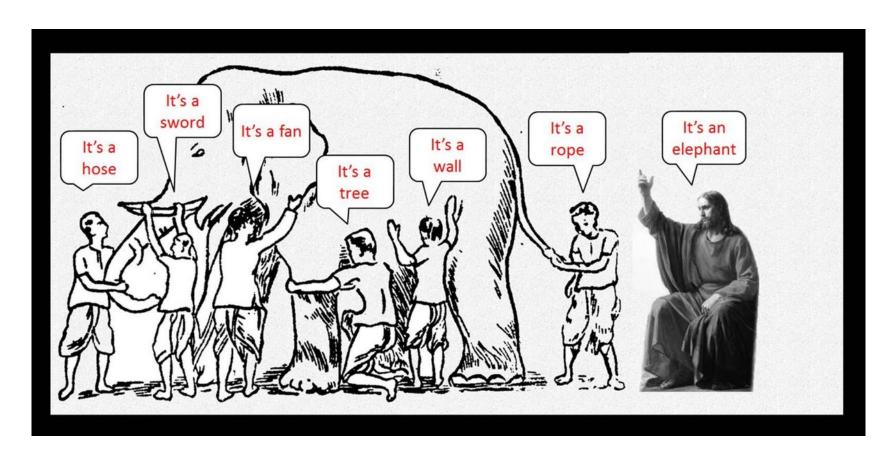


ЧТО ЯВЛЯЕТСЯ ПРИЧИНОЙ НАБЛЮДАЕМОЙ РАЗНИЦЫ ВО ВЛИЯНИИ ТЕМПЕРАТУРЫ НА КОЛЕБАНИЯ ОБИЛИЯ ФИТОПЛАНКТОНА И БАКТЕРИОПЛАНКТОНА?



Температура является фактором, существенно влияющим на динамику бактериопланктона. Однако влияние температуры на динамику фитопланктона не является прямым, а обусловлено наличием или отсутствием сопряжения между колебаниями обилия бактериопланктона и фитопланктона.

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



Для реализации <u>целостного</u> взгляда на исследуемую экосистему необходима координация работы исследователей, проводящими полевые измерения, и теми исследователями, которые проводит теоретические исследования