

синхронизации. При этом происходит захват как периода колебаний, так и амплитуды и фазы.

Случай равенства скоростей снижения численности хищников изучен более подробно. Установлено, что при малой интенсивности миграций для достижения полной синхронизации каждому сообществу требуется разное число популяционных циклов, что связано с первоначальным различием в длинах периодов колебаний изолированных систем. Очень сильная связь стремится сделать состояния обоих осцилляторов идентичными. Обнаружено, что существует некоторое критическое значение параметра, характеризующего миграционное взаимодействие, при котором синхронизация наступает максимально быстро. Установлено, что переход через указанное значение ведет к увеличению числа периодов достижения синхронизации.

Следует отметить, что динамики популяций при любых значениях скоростей снижения численности хищников не зависят от начальных условий (что свидетельствует об устойчивом переходе к предельному циклу).

Исследование выполнено при финансовой поддержке Комплексной программы фундаментальных исследований «Дальний Восток» и РФФИ (проект № 14-01-31443 мол_а).

ИЗМЕНЕНИЕ РЕЖИМА ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ: ДИАГНОСТИКА И СИМПТОМЫ, УЛИКИ И ГЛАВНЫЕ ПОДОЗРЕВАЕМЫЕ (ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ДЕТЕКТИВ: НАБРОСКИ)

И. А. Кшнясев

Институт экологии растений и животных УрО РАН

Исследована многолетняя (1995(3)–2013 гг.) динамика населения мелких млекопитающих (ММ) в темнохвойных южно-таежных лесах Среднего Урала (рис. 1, 3в). Описание района исследования, стандартных методов учета и статистического анализа, а также библиография в работе не представлены (см. Кшнясев, Давыдова, 2005; 2011).

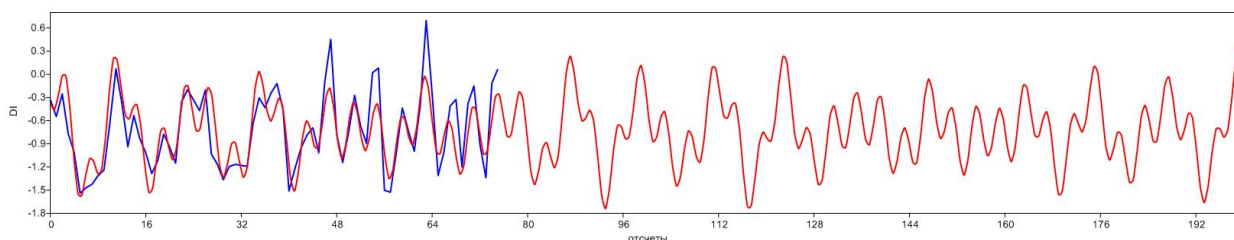


Рис. 1. Наблюдаемая (арксинус-преобразованная) плотность (синий) ММ (Средний Урал, Висимский заповедник, четыре учета в год, 1995–2013 гг.) и ее прогноз (2014–2044 гг.) на основе полигармонической модели (красный).

Иллюстрация не претендует на количественно-прецизионное предсказание динамики, порождаемой вполне детерминированной (без стохастики) моделью, а скорее демонстрирует возможность существования сложной «квази-хаотической» динамики. Кроме квази-трехлетних и цирканнуальных («годовых») циклов представлены участки, на которых трехлетние циклы не выражены.

В динамике плотности ММ (рис. 2–4) обнаружена особенность, заключающаяся в изменении автоковариационной структуры («режима динамики»), до 2005(6) г. наблюдались трехлетние (+ слабые цирканнуальные) циклы, после 2005 г. – квази-двухлетние (+ выраженные цирканнуальные) циклы (рис. 3, 4). Исследованы возможные индикаторы и предвестники изменения режима (репродуктивно-возрастная структура населения), предложены методы диагностики (автокорреляционный, Фурье и вейвлет-анализ, «оконная» авторегрессия), моделирования и краткосрочного прогноза (нелинейная авторегрессия, рис. 5, б). Высказано предположение о возможной неадекватности аппарата лог-линейной авто-регрессии при моделировании/интерпретации статистических эффектов актуальной и запаздывающей зависимости от плотности (см. модели данного типа: Royama, 1981, 1992; Bjorstad et al., 1995; Tkadlec, Stenseth, 2001; Lima et al., 2006; Husek et al., 2013; Cornulier et al., 2013), но выявлена ее пригодность для диагностики нестационарности временных рядов (рис. 4, табл. 1–2).

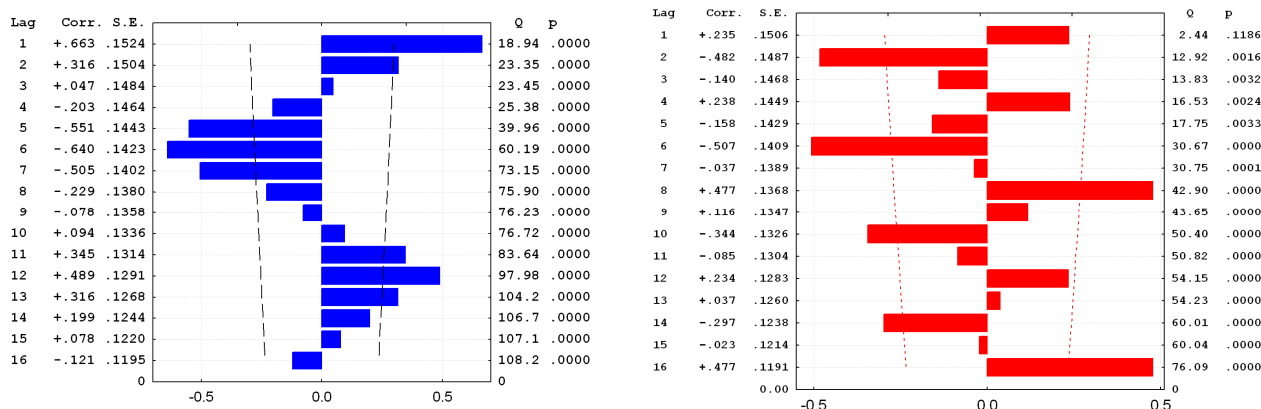


Рис. 2. Автокорреляционные функции двух частей (слева – 1995–2005 гг., справа – 2005–2013 гг.) временного ряда индекса плотности ММ весной. Средний Урал, Висимский заповедник, темнохвойная южная тайга, 1995–2013 гг.

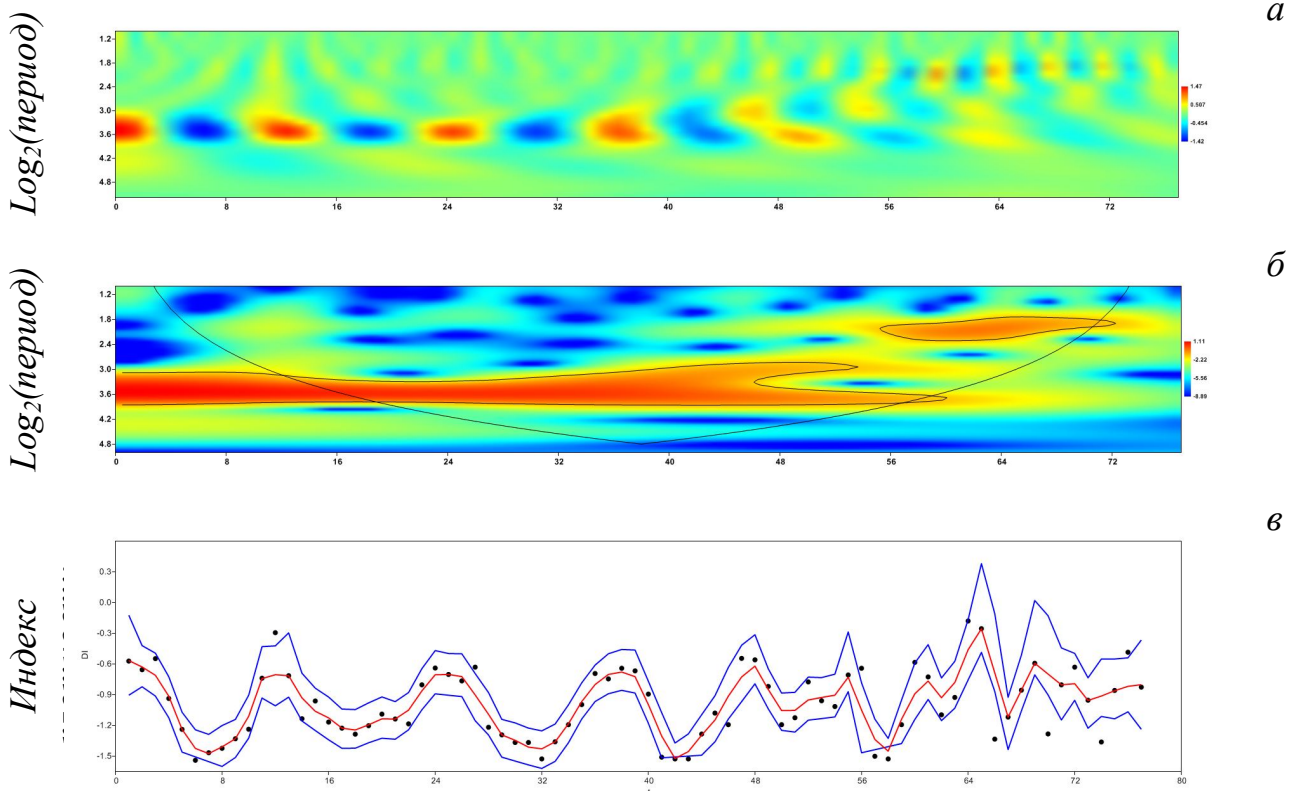


Рис. 3. Наблюдаемая плотность (v) населения ММ и 95% бутстрепный ДИ (четыре учета в год, 1995–2013 гг). Средний Урал, Висимский заповедник, темнохвойная южная тайга. Вейвлетная шкалограмма (a); вейвлетный спектр (б) – тонкие черные линии – 95% ДИ и «конус влияния». Изменение режима динамики датируется примерно 2005–2006 гг.

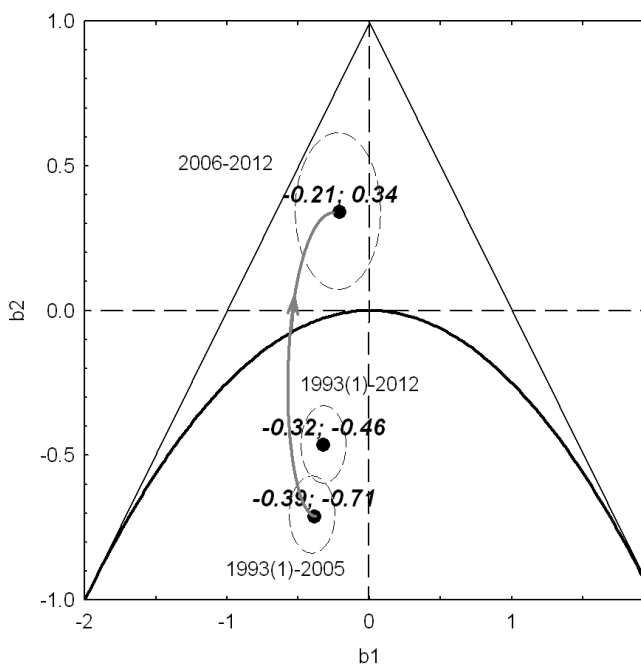


Рис. 4. Оценка параметров (оси эллипсоидов – 95% ДИ) логит авто-регрессии: «статистические» эффекты актуальной (b_1) и запаздывающей (b_2) зависимости от плотности. Две части (1993–2005 гг. и 2006–2012 гг.) временного ряда плотности ММ весной с предполагаемым различным режимом динамики (серая стрелка) и весь ряд наблюдений. Средний Урал, Висимский заповедник, 1993–2012 гг.

Интерпретация параметрического портрета авто-регрессии второго порядка (Royama, 1992): допустимые комбинации значений b_1/b_2 лежат внутри т.н. «треугольника Роямы», колебательные режимы – под параболой; период колебаний увеличивается при движении слева направо.

Таблица 1. Оценка параметров (95% ДИ) логит авто-регрессии $\text{Log}(y_1/y_0) = b_0 + \sum b_i X_i + \varepsilon$: θ -эффекты «актуальной» и запаздывающей зависимости от плотности. Две части временного ряда плотности ММ весной с предполагаемым различным режимом («0» и «1») динамики и весь ряд наблюдений

Предикторы	Реж.	b	SE	95%ДИ		t(6154)	p≤	OR=Exp(b)	95%ДИ	
b0	0	-3.20	0.08	-3.35	-3.04	-39.75	0.001	0.041	0.035	0.048
Δ	1	0.15	0.16	-0.17	0.48	0.94	0.34	1.17	0.85	1.61
«b1» – эффект «актуальной» зависимости от плотности										
y(t-1)	0	-0.39	0.07	-0.53	-0.25	-5.29	0.001	0.68	0.59	0.78
y(t-1)	1	-0.21	0.14	-0.49	0.07	-1.46	0.15	0.81	0.62	1.07
«b2» – эффект запаздывающей зависимости от плотности										
y(t-2)	0	-0.71	0.07	-0.84	-0.58	10.81	0.001	0.49	0.43	0.56
y(t-2)	1	0.34	0.14	0.07	0.60	2.46	0.01	1.40	1.07	1.83
Весь ряд наблюдений										
b0		-3.03	0.06	-3.16	-2.91	-47.56	0.001	0.048	0.042	0.055
y(t-1)		-0.32	0.06	-0.45	-0.20	-5.182	0.001	0.72	0.64	0.81
y(t-2)		-0.46	0.06	-0.58	-0.35	-7.742	0.001	0.63	0.56	0.71

Примечание. Жирный шрифт – инверсия знака коэффициента, характеризующего запаздывающую «статистическую» зависимость от плотности и разность b0.

Таблица 2. Отбор полиномиальных моделей логит регрессии $\text{Log}(y_1/y_0) = b_0 + \sum b_i X_i^q + \varepsilon$, объясняемая переменная – плотность ММ весной (весь ряд наблюдений, 1993–2012 гг.).

q	Предикторы, степень – q								Статистики				
	x(t-2)				x(t-1)				K	-2LogL	LR	Δ CAIC	w
1	+	+	+	+	+	+	+	+	9	1510.68	376.54	0	≈1
2	+	+			+	+	+	+	7	1554.22	333.01	24.59	4.6E-06
∴													
231 H ₀									1	1887.23		299.80	8.E-66

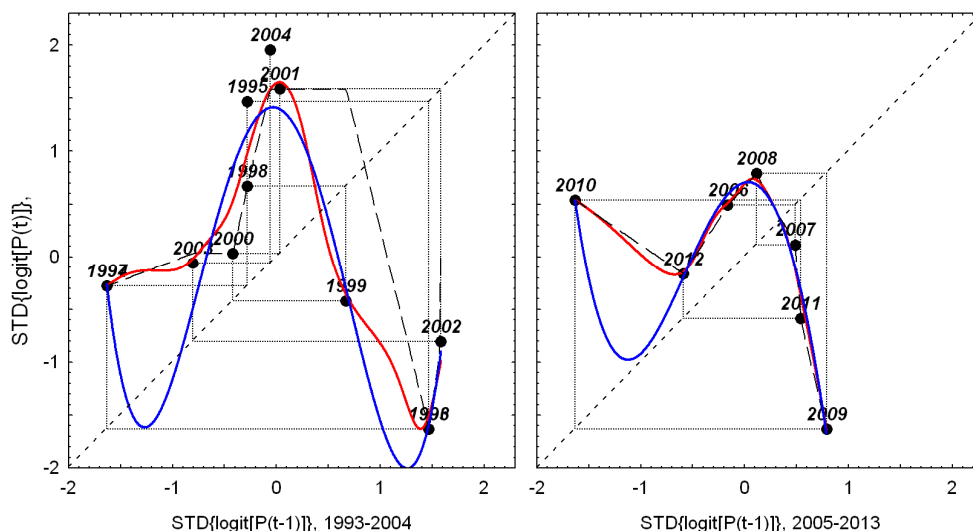


Рис. 5. Параметрическая полиномиальная (синяя линия) и непараметрическая (красная и черная, длинный штрих) аппроксимации зависимости (предварительно логит-преобразованных и затем стандартизированных значений) плотности населения ММ весной t-года от плотности, установленной год назад до (слева) и после (справа) предполагаемого изменения режима динамики. Близость восходящей ветки параболы к биссектрисе означает возможность режима с перемежаемостью.

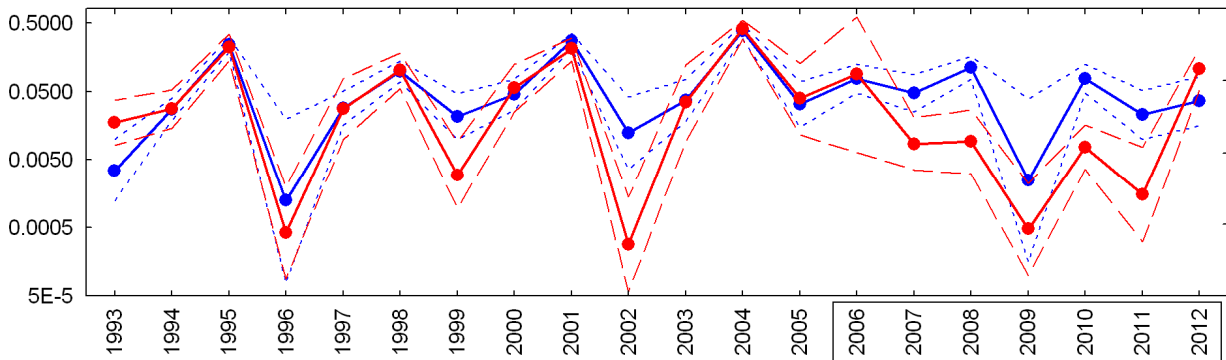


Рис. 6. Наблюдаемая (синяя линия) динамика плотности ММ весной и воспроизводимая (красная линия) нелинейной логит авто-регрессией (полином 4 степени от $y(t-1)$ и $y(t-2)$). Годы, указанные в рамке, использовались не для подгонки параметров, а только для верификации. Штриховая линия – 95% ДИ. Средний Урал, Висимский заповедник, 1993–2012 гг.

Феномен, интерпретируемый как изменение режима динамики популяций (зачастую приписываемый эффектам внешних воздействий), может являться лишь «окном перемежаемости», свидетельствующим о более существенной сложности (размерности) и нелинейности динамической системы, порождающей (возможно эндогенно) наблюдаемые траектории.

МУЛЬТИСТАБИЛЬНОСТЬ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ДИНАМИКИ СТРУКТУРИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

М. П. Кулаков, Е. Я. Фрисман

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН

Традиционно исследования динамики численности популяций сопряжены с поиском наиболее значимых факторов ее изменения и связаны с анализом временных рядов значений численности и «перебором» возможных внешних факторов, которые могут объяснить ее флуктуации. Вместе с тем существует иной подход, основанный на теоретическом анализе наиболее значимых процессов и факторов изменения численности (рождаемость, смертность, плотностное регулирование, миграция) и поиске наиболее общих закономерностей роста популяции. Такой подход широко принят и нашел отражение во множестве работ по математической популяционной биологии. В указанных работах численность описывается при помощи динамической переменной. Для описания изменения предлагается использовать некоторые дифференциальные или рекуррентные уравнения. Продемонстрирована роль плотностно-зависимых факторов, межвидового и трофического взаимодействия, сложного половозрастного состава.