

ЭКСПЕРТНАЯ СИСТЕМА “ОЗЕРА КАРЕЛИИ”. 3. МОДЕЛЬНЫЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ СООБЩЕСТВ РЫБ¹

© 2012 г. В. В. Меншуткин, Н. Н. Филатов*, С. П. Китаев**, А. Л. Чухарев*

Санкт-Петербургский экономико-математический институт РАН
191187 Санкт-Петербург, ул. Чайковского, 1

*Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН

**Институт биологии Карельского научного центра РАН

185030 Петрозаводск, просп. Александра Невского, 50

E-mail: nfilatov@nwpi.krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 14.10.2010 г.

Завершающая работа по созданию экспертной системы для оценки состояния и рационального использования ресурсов озер. Представлен блок экспертной системы для оценки ихтиоценозов. Для этого использованы базы данных и базы знаний о 12 видах наиболее распространенных рыб Карелии и предложена модель сообщества, основанная на принципе трофической сети. Система разработана для водоемов с разными составами ихтиоценозов и различными кормовыми и абиотическими условиями. Она позволяет не только оценить ихтиомассы и возрастную структуру популяций, но и определить рациональные пути промыслового использования сообщества для получения максимального вылова и сохранения биологического разнообразия.

Ключевые слова: экосистема озер, модель, сообщество рыб, трофическая сеть, ихтиомасса, уловы.

МОДЕЛЬ СООБЩЕСТВА РЫБ В ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЕ ОЗЕРА

Построение моделей сообществ рыб осуществлялось не только для озер, но и для речных систем [7, 30] и ряда районов Мирового океана [33]. Заметим, что многие созданные ранее модели сообщества рыб – это модели конкретных водоемов и они не являются универсальными [2, 7, 9, 15, 18]. Разрабатываемая система нацелена на использование ее для водоемов с разным составом ихтиоценозов и различными кормовыми и абиотическими условиями.

В работах С.П. Китаева [10–12] в результате статистической обработки большого объема фактического материала (более 600 озер) были получены многочисленные эмпирические значения ихтиомасс и выловов в зависимости от продукционных и абиотических характеристик водоемов. При рассмотрении отдельной популяции можно оценить лишь искомые величины, но нельзя оценить реакцию сообщества на изменение режима промысла. По другому пути пошли Л.А. Хакансон и В.В. Бульон [29], которые взяли за основу своих построений балансовые соотношения в трофической сети экосистемы от первичной продукции до рыб. Этот подход привлекателен тем, что он в

явном виде учитывает фундаментальные законы сохранения вещества и энергии. Однако практическому применению модели [29] мешает тот факт, что в качестве ее элементов рассматриваются только трофические группы (например, хищные рыбы или рыбы планктофаги) без детализации по видам рыб. Разработка посвящена именно популяционному подходу, но не в рамках одной популяции [3, 28], а для всего сообщества рыб данного водоема [5]. Методика моделирования популяций рыб и водных экосистем после классических работ претерпела существенные изменения в сторону гораздо более адекватного описания биологических процессов [14, 16, 17, 20], которые учтены в предлагаемой модели.

Модели, описанные в настоящей работе, представляют собой блок экспертной системы (ЭС), который может использоваться не только для уточнения рыбной продуктивности данных водоемов, но и для построения планов их рационального хозяйственного использования [21, 22]. Блок-схема моделирующего алгоритма ЭС приведена на рис. 1.

Основная идея построения модели ихтиоценоза заключается в раздельном описании трофических, популяционных и промысловых процессов, происходящих в сообществе рыб. В трофической сети ихтиоценоза элементом является трофическая группа с подразделением по размерам рыб. В

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты 08-05-00756, 10-05-00963).

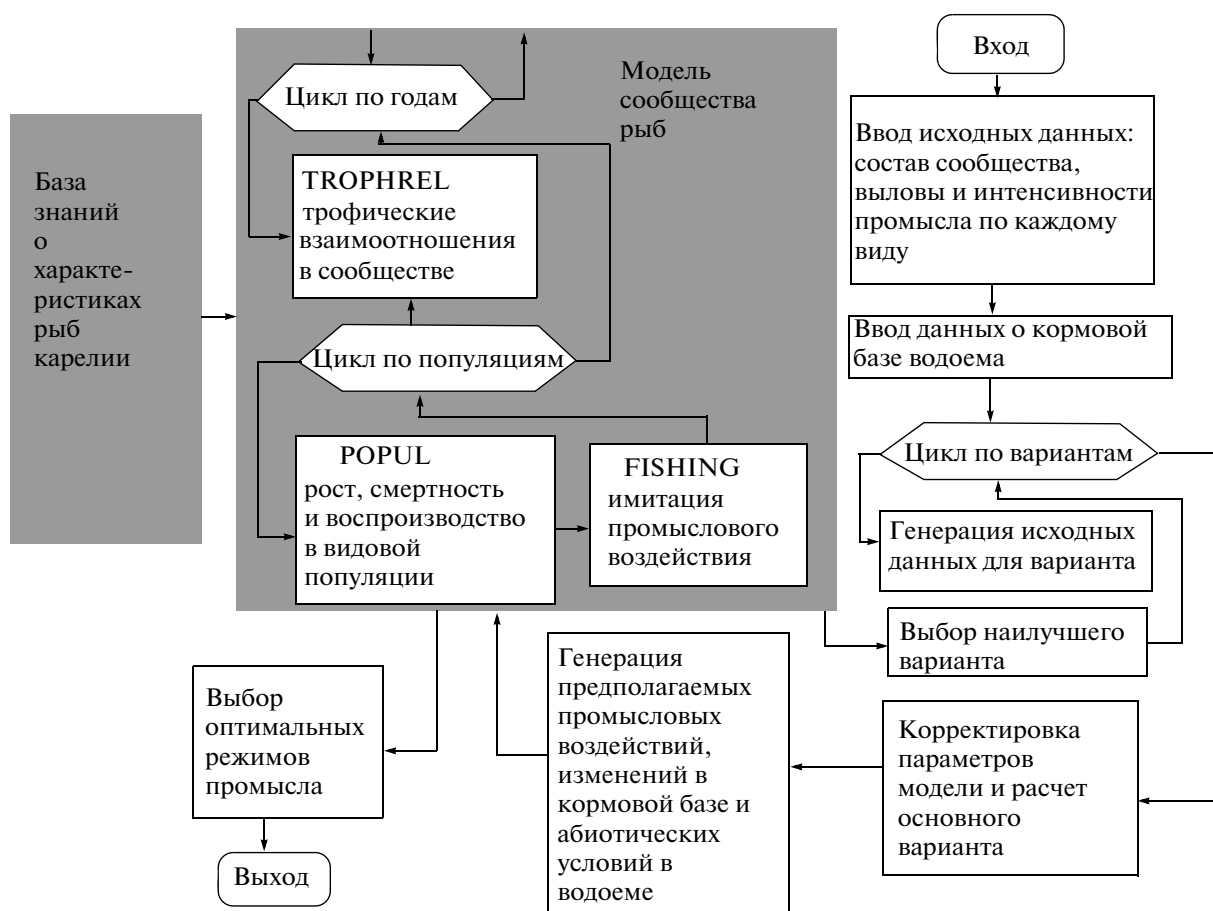


Рис. 1. Блок-схема алгоритма экспертной системы для сообщества рыб.

структуре популяции элементом служит возрастная группа, а при промысловом воздействии решающую роль играет размер рыбы, попадающей в те или иные орудия лова. Рассмотрим модель ихтиоценоза как часть модели экосистемы озера [1, 20]. Подобный подход обоснован тем, что в его основе лежат такие общие представления как законы сохранения вещества и круговорота биогенов в экологической системе. В настоящей работе используется модель для изучения взаимных связей сообщества рыб и экологической системы озера. В отличие от модели [16], в настоящей работе сообщество рыб представлено более подробно, включая шесть трофических групп (мелкие и крупные планктофаги, мелкие и крупные бентофаги, мелкие и крупные хищные рыбы), как это сделано в [4] для модели сообщества рыб оз. Воже, расположенного в Вологодской обл. [6]. В подходе, примененном в настоящей работе, сохранены преимущества балансового метода. Принятое разделение представляет собой определенную абстракцию, так как при трофическом взаимодействии рыб между собой и с кормовой базой видовые особенности играют существенную роль, но в первом приближении этими особенно-

стями можно пренебречь и объединить, например, в одну трофическую группу крупных щук и судаков в возрасте 6–8 лет. Темп роста рыб полагается не постоянным, а переменным, зависящим от конкретных условий питания в каждой трофической группе. При этом для каждого вида рыб указаны верхний и нижний пределы массы рыбы при достижении данного возраста. Если, исходя из балансовых соотношений, минимальная масса рыбы не может быть достигнута, то дополнительно вводится смертность рыб от недостатка корма. Максимальная масса рыбы, соответствующая данному виду и возрасту, используется при определении максимальных пищевых потребностей рыб. Для описания процесса воспроизводства используется понятие эффективной плодовитости, которое определяется количеством выжившей молоди на одного производителя. В отличие от абсолютной плодовитости (число икринок на одну самку), эффективная плодовитость интегрально описывает целый набор процессов (соотношение полов, эффективность оплодотворения, смертность икры и личинок рыб), однако трудно поддается непосредственному определению. В модели принята зависимость величины пополне-

ния от количества выжившей молоди в форме, предложенной Р.Д. Бивертоном и С.Д. Холтом [28]. При этом полностью сохранен популяционный подход классической теории рыболовства, который в модели представлен процедурой POP-UL. В модели представлен растворенный в воде неорганический фосфор, фитопланктон, фитобентос, макрофиты, детрит, бактериопланктон, зообентос, нехищный зоопланктон, хищный зоопланктон, донные отложения. Потоки вещества в системе описывают поступление фосфора с водосбора, вынос фосфора из озера со стоком. Учитывается первичная продукция фитопланктона, фитобентоса и макрофитов. Рассматриваются видовые особенности каждой популяции, структура возрастного состава этих популяций и ряд других важных элементов системы. В настоящей модели анализируются переменные условия режима рыболовства, кормовых и абиотических условий.

Для калибровки и настройки системы использовались данные длительных (50 лет) репрезентативных наблюдений по оз. Водлозеро [25]. Это достаточно типичный для Карелии, относительно крупный водоем с хорошо изученной ихтиофауной, репрезентативными рядами наблюдений за ихтиоценозами и выловом рыбы. В этом озере существенны нерестовые и нагульные миграции, но ими можно пренебречь при временном шаге модели, равном одному году. Блок-схема модели экосистемы озера представлена на рис. 2.

Все величины биомасс выражены в миллиграммах фосфора на 1 м² поверхности озера, что позволяет избежать многочисленных пересчетов из одних единиц измерения в другие. При интерпретации полученных результатов использовались или относительные, или часто используемые величины (например, кг/га для вылова рыбы) [1, 27]. Временной шаг модели принят равным 1 сут, а не одной неделе, как в модели Л.А. Хакансона и В.В. Бульон [29]. Для описания трофических взаимодействий применены зависимости, полученные экспериментально В.С. Ивлевым [8] по экологии питания рыб. Для упрощения используем замену экспоненциальной зависимости функцией минимума (правилом Либиха), которое обосновано в работе И.А. Полетаева [26] и проверено в других моделях экосистем. Для реализации модели воспользуемся также понятием минимальной биомассы, которое введено в практику экологического моделирования В.Ф. Крапивиным [13].

Ниже приводится система уравнений для модели экологической системы озера (названия переменных соответствуют обозначениям на рис. 2)

$$BA(t) = BA(t - dt) + (Prba - Mba - Baben) dt, \quad (1)$$

$$BEN(t) = BEN(t - dt) + (Cben + Baben - Mben - Cfben1 - Cfben2 - Rben) dt, \quad (2)$$

$$BP(t) = BP(t - dt) + (Cbh - Mbp - Czhh - Rbp) dt, \quad (3)$$

$$DET(t) = DET(t - dt) + (Mmac - Mba + Mphy + Mmac + Mbp + Mzh + Mzp + Mfpl1 + Mfpr1 + Mfpr2 + Mfben1 + Mfben2 + Mfpl2 - Mbp - Mben - Sed1) dt, \quad (4)$$

$$DPH(t) = DPH(t - dt) + (Ph1 + Ph2 + IN - OUT - Prpr - Prmac - Prba) dt, \quad (5)$$

$$DPH1(t) = DPH1(t - dt) + (Rben + Rfben1 + Rfben2 + Rfpr1 + Rfpr2 - Ph1) dt, \quad (6)$$

$$DPH2(t) = DPH2(t - dt) + (Rzh + Rzp + Rfpl1 + Rfpl2 + Sed_p - Ph2) dt, \quad (7)$$

$$FBEN1(t) = FBEN1(t - dt) + (Cfben1 - Cfprb1 - Mfben1 - Yben1 - Rfben1) dt, \quad (8)$$

$$FBEN2(t) = FBEN2(t - dt) + (Cfben2 - Cfprb2 - Mfben2 - Yben2 - Rfben2) dt, \quad (9)$$

$$FPL1(t) = FPL1(t - dt) + (Cplh1 - Cprp1 - Mfpl1 - Yh11 - Rfpl1) dt, \quad (10)$$

$$FPL2(t) = FPL2(t - dt) + (Cplh2 + Cplp2 - Cprp2 - Mfpl2 - Yh12 - Rfpl2) dt, \quad (11)$$

$$FPR1(t) = FPR1(t - dt) + (Cprb1 + Cprp1 - Cprl2 - Mfpr1 - Yfpr1 - Rfpr1) dt, \quad (12)$$

$$FPR2(t) = FPR2(t - dt) + (Cprb2 + Cprp2 + Cprl2 - Mfpr2 - Yfpr2 - Rfpr2) dt, \quad (13)$$

$$MAC(t) = MAC(t - dt) + (Prmac - Mmac) dt, \quad (14)$$

$$PHY(t) = PHY(t - dt) + (Prpr - Czhy - Mphy) dt, \quad (15)$$

$$SED(t) = SED(t - dt) + (Sed1 - Std_out - Sed_p) dt, \quad (16)$$

$$ZH(t) = ZH(t - dt) + (Czhy + Czhh - Czp - Cplh1 - Mzh - Rzh) dt, \quad (17)$$

$$ZP(t) = ZP(t - dt) + (Czp - Cplp2 - Mzp - Rzp) dt. \quad (18)$$

При исследовании достаточно сложных систем целесообразно использование коэффициентов чувствительности или эластичности. Коэффициент $K(x,y)$ представляет собой отношение относительного изменения исследуемой переменной (x) к относительному изменению возмущающего воздействия (y)

$$K(x,y) = \frac{(x_0 - x_1)/x_0}{(y_0 - y_1)/y_0}, \quad (19)$$

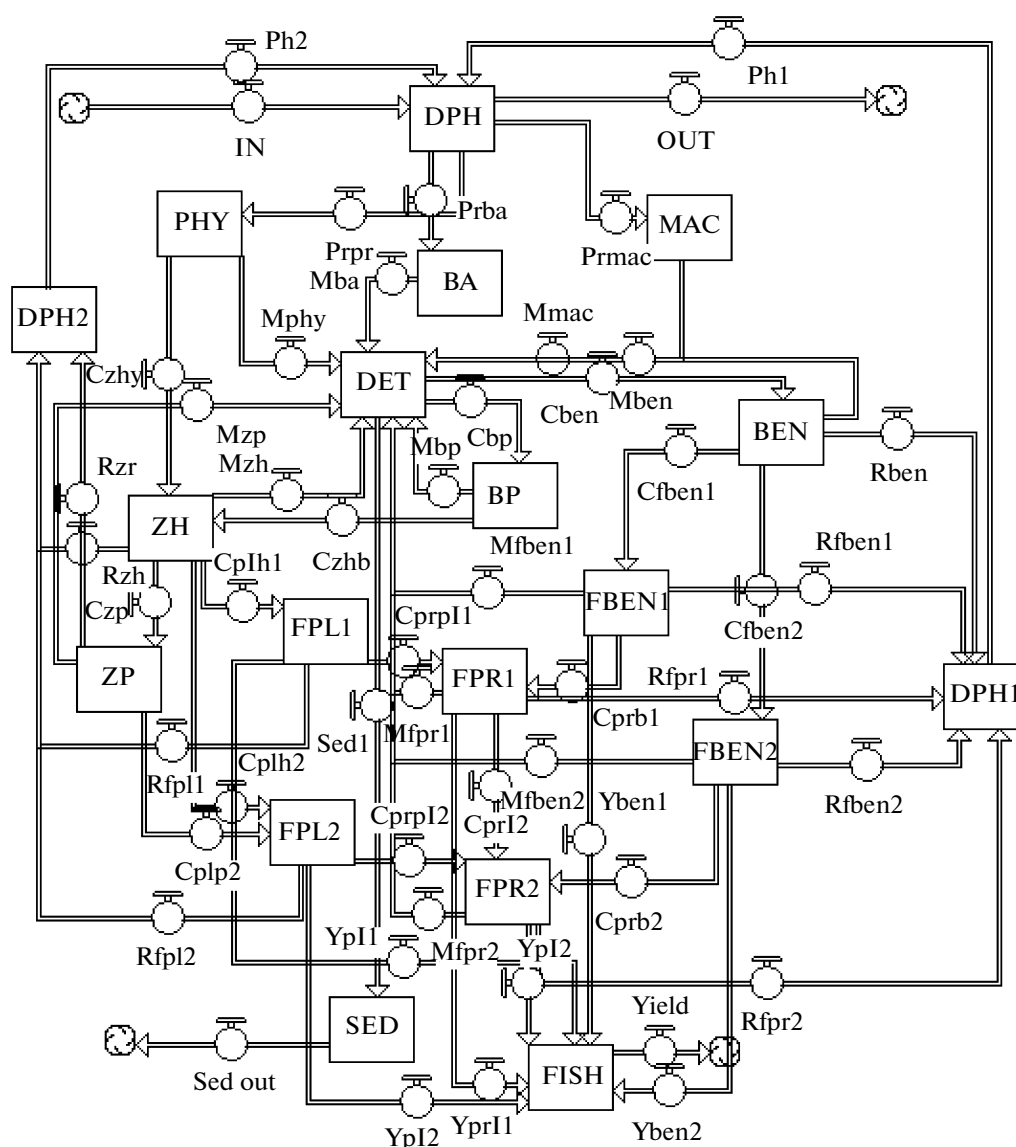


Рис. 2. Блок-схема модели экологической системы озера. Переменные, определяющие состояние системы: DPH – растворенный в воде неорганический фосфор, PHY – фитопланктон, BA – фитобентос, MAC – макрофиты, DET – детрит, BP – бактериопланктон, BEN – зообентос, ZH – хищный и ZP – хищный зоопланктон, SED – донные отложения. Сообщество рыб: FPL1 – мелкие планктофаги, FPL2 – крупные планктофаги, FBEN1 – мелкие бентофаги, FBEN2 – крупные бентофаги, FPR1 – мелкие и FPR2 – крупные хищники, FISH – промысловое изъятие рыб. Потoki вещества в системе: IN – поступление фосфора с водосбора, OUT – вынос фосфора из озера со стоком; продукция: Prpr – первичная фитопланктона, Prba – фитобентоса, Prmac – макрофитов; питание: Czhu – зоопланктонных фильтраторов за счет фитопланктона, Czr – хищного зоопланктона, Czr и Czhb – зоопланктонных фильтраторов за счет бактериопланктона, Cben – зообентоса, Cbr – бактериопланктона, Cfben1 – мелких бентофагов, Cfben2 – крупных бентофагов, Cfp11 – мелких планктофагов, Cfp12 – крупных планктофагов, Cplp1 и Cprb1 – мелких хищников, Cprp12, Cprb2 и Cprp12 – крупных хищных рыб. Mphy, Mba, Mmac, Mben, Mbp, Mzp, Mzh, Mfpl1, Mfpl2, Mfben1, Mfben2, Mfpr1, Mfpr2 – гибель живых компонентов экосистемы в результате естественной смертности. Rben, Rbp, Rzh, Rzp, Rfpl1, Rfpl2, Rfben1, Rfben2, Rfpr1, Rfpr2 – прижизненное выделение фосфора живыми компонентами в процессе метаболизма. Yp11, Yp12, Yben1, Yben2, Ypr1, Ypr2 – выловы рыб различных трофических групп.

где x_0 и y_0 – начальные значения исследуемой и возмущающей переменной, x_1 и y_1 – значения исследуемой и возмущающей переменной после возмущения. Например, $K(\text{PHY}, \text{MPHY}) = -0.623$ (табл. 1) означает, что при увеличении коэффи-

циента отмирания фитопланктона MPHY его биомасса PHY сокращается, причем это сокращение составляет часть относительного изменения коэффициента отмирания. В табл. 1 приведены некоторые результаты исследования модели озер-

Таблица 1. Коэффициенты чувствительности основных компонент экологической системы (обозначения на рис. 2) к изменению некоторых параметров (MPHY – коэффициент естественной смертности фитопланктона, M MAC – коэффициент естественной смертности макрофитов, KBPDET – интенсивность питания бактериопланктона, DETSED – скорость осаждения детрита, SED DPH – коэффициент интенсивности регенерации фосфора из донных осадения, MZH – коэффициент естественной смертности зоопланктонных фильтраторов, CBENDET – коэффициент отмирания зообентоса, YTEMP – коэффициент влияния температуры на интенсивность метаболизма)

Параметры	MPHY	M MAC	KBPDET	DETSED	SED DPH	MZH	CBENDET	YTEMP
BA	0.000	0.007	0.011	0.000	0.036	-0.015	0.121	0.078
BEN	0.004	-0.017	-0.023	-0.016	0.565	0.030	6.197	-0.280
BP	-0.015	-0.110	0.692	0.018	0.905	-0.030	0.021	3.459
DET	0.004	-0.016	-0.027	-0.020	0.681	0.037	-0.325	-0.221
DPH	0.000	0.002	0.007	0.000	0.018	-0.009	0.080	0.041
FBEN1	0.040	-0.006	-0.015	-0.016	0.584	0.040	8.024	0.941
FBEN2	0.006	-0.006	-0.072	-0.019	0.513	0.131	6.353	-0.412
FPR1	-0.017	-0.093	0.153	-0.010	0.630	-0.305	5.177	2.563
FPR2	-0.014	-0.108	0.398	0.000	0.994	-0.824	3.681	8.655
FPL1	-0.087	-0.109	0.966	0.030	0.752	-1.829	0.061	4.487
FPL2	-0.144	-0.109	1.194	0.041	0.557	-2.364	-0.853	0.873
MAC	0.000	-0.111	0.011	0.000	0.028	-0.021	0.130	0.093
SED	0.000	-0.029	-0.075	-0.002	-0.250	0.144	-1.104	-0.716
ZH	-0.112	-0.106	0.872	0.021	0.693	-1.753	0.026	1.855
ZP	0.000	-0.085	0.031	0.000	0.019	-0.087	0.000	0.308
PRIM	0.000	0.009	0.012	0.000	0.027	-0.014	0.126	0.081
PHY	-0.623	0.011	-0.021	-0.001	0.018	0.096	0.107	-0.073
Y	-0.018	-0.082	0.385	0.002	0.813	-0.779	3.998	5.333

ной экологической системы с применением коэффициентов чувствительности. Изменение MPHY действует не только на сам фитопланктон, но и на биомассы рыб. При этом ихтиомасса бентофагов возрастает, а планктофагов – сокращается, что связано с ростом биомассы зообентоса и сокращением биомассы зоопланктонных фильтраторов. Ихтиомасса хищных рыб в этом случае сокращается.

До использования оз. Водлозеро для нужд лесосплава заросли макрофитов составляли значительную часть площади озера [25]. После лесосплава, кроме очевидного сокращения биомассы макрофитов, происходит рост биомассы зоопланктонных фильтраторов и сокращение биомассы зообентоса. Это приводит к росту ихтиомассы планктофагов, сокращению ихтиомассы бентофагов, и в результате ихтиомасса хищных рыб сокращается.

Рассмотрим влияние бактериопланктона на сообщество рыб, для этого изучим сначала случай увеличения интенсивности питания бактерий за счет мертвого органического вещества KBPDET. Такое воздействие на озерную экосистему приводит к сокращению биомассы зообентоса и росту биомассы зоопланктона, причем преобладающая

роль в питании фильтраторов переходит к бактериям. В результате таких перестроек в экосистеме ихтиомасса бентофагов сокращается, а ихтиомасса планктофагов и хищных рыб возрастает. Особенно существенно это сказывается на крупных хищниках.

Важная характеристика озерной экосистемы – интенсивность вывода детрита из водной толщи в донные отложения. В модели эта величина описывается в виде скорости осаждения взвешенных частиц DETSED. Как следует из данных табл. 1, при увеличении скорости осаждения биомасса крупных хищных рыб остается неизменной, а ихтиомасса мелких хищников снижается. Это связано со снижением биомасс бентофагов, что объясняется сокращением общей массы мертвого органического вещества.

Роль зоопланктона в рассматриваемой системе можно показать при помощи изменения смертности зоопланктонных фильтраторов MZH. Больше всего от сокращения биомассы зоопланктона страдают крупные хищные рыбы. Мелких бентофагов рассматриваемое изменение в экосистеме затрагивает меньше всего – их биомасса немного увеличивается.

Последний столбец табл. 1 отражает влияние температуры воды на экологическую систему озера. Температурная поправка УТЕМР вводится при определении величин затрат на обмен и пищевые потребности гидробионтов при коэффициенте $Q_{10} = 2.3$ по общепринятой методике, изложенной в работе Г.Г. Винберга [27]. Наибольшее увеличение ихтиомассы при повышении температуры воды отмечается у крупных хищных рыб, а ихтиомасса крупных бентофагов при этом сокращается.

В процессе исследования модели имеется возможность изменения трофического статуса каждой возрастной группы, а также минимальной и максимальной массы тела рыбы в условиях конкретного водоема. Коэффициенты смертности от воздействия хищников (потребителей корма) в G -й трофической группе определяются по модифицированной формуле В.С. Ивлева [8]. Возрастные группы каждой популяции связаны между собой процессами старения и размножения. Для учета видовых особенностей каждой популяции создана база данных для 12 видов рыб, включенных в модель. Интерфейс программы, реализующей модель, обеспечивает возможность корректировки элементов базы данных во время исследования модели. В процедуре POPUL для каждой популяции вычисляется эффективная плодовитость для всех особей, достигших половой зрелости. Суммирование произведений этих плодовитостей на численность рыб соответствующего возраста дает численность молоди данного вида в следующем году. Выживание молоди определяется исходя из численности молоди и емкости нерестилищ по формуле Р.Д. Бивертонна и С.Д. Холта [28]. Предполагается, что смертность рыб от недостатка корма может возникнуть только в том случае, когда реальный рацион не может обеспечить достижения минимальной массы тела рыбы, свойственной данному возрасту. Промысловое воздействие на сообщество рыб имитируется при помощи процедуры FISHING. Исходя из заданной селективности орудий лова и интенсивности промысла относительно каждой популяции определяется промысловая смертность каждой возрастной группы. В последующих исследованиях представляется интересным ввести адаптивную корректировку исходных параметров базы данных, характеризующих максимальный и минимальный вес рыбы на определенном году жизни, в зависимости от интенсивности и селективности промысла. При таком подходе стало бы возможным моделирование действия естественного отбора на популяции рыб под влиянием промысла. В этой же процедуре происходит суммирование всех уловов по рыбопромысловым районам и видам рыб. Параметры функции воспроизводства каждой популяции, входящей в сообщество, — ве-

личины достаточно неопределенные и непосредственно не измеряемые.

Имитация взаимодействия между трофическими группами оформлена в виде подмодели “Трофическое взаимодействие”. На вход этой подмодели подаются значения биомасс трофических групп BTRG, их суммарные пищевые потребности PP, а также годовые продукции зоопланктона PLAN и бентоса BENT. Пищевые потребности трофической группы слагаются из пищевых потребностей входящих в нее возрастных групп различных популяций. Последние определяются как произведение максимальных приростов за год и соответствующего кормового коэффициента ККК.

$$BIO_k = \sum_{i=1}^{i_{\max}} \sum_{j=1}^{j_{\max}} W_{ij} N_{ij} T_{ijk}, \quad (20)$$

где W_{ij} — масса рыбы i -й популяции и j -й возрастной группы, N_{ij} — численность рыб i -й популяции и j -й возрастной группы, T_{ijk} — принадлежность рыбы i -й популяции и j -й возрастной группы к k -й трофической группе.

Пищевые потребности рыб i -й популяции и j -й возрастной группы определяются как

$$PP(I, J) = KKK(G)(W(J+1, I) - W(J, I))N(I, J). \quad (21)$$

Суммарные пищевые потребности трофической группы определяются по соотношению

$$MR_k = \sum_{i=1}^{i_{\max}} \sum_{j=1}^{j_{\max}} T_{ijk} KKK_i (W_{ij+1} - W_{jk}) N_{ij}, \quad (22)$$

где $W(J, I, B)$ — текущая масса особи рыбы в возрасте, KKK_i — кормовой коэффициент, $N(I, J)$ — численность j -й возрастной группы популяции I .

Кормовая база k -й трофической группы

$$FB = \sum_{m=1}^{m_{\max}} BIO_k MAT_{mk}, \quad (23)$$

где MAT — матрица трофических отношений, в которой столбцам соответствуют потребители корма в последовательности: мелкие планктофаги, крупные планктофаги, мелкие бентофаги, крупные бентофаги, мелкие хищники, крупные хищники. В строках матрицы прибавляются еще и такие источники питания как зоопланктон и бентос.

Пищевые потребности k -й трофической группы в m источнике корма определяются исходя из предположения распределения этих потребностей пропорционально биомассам кормовых объектов

$$MRP_{km} = MR_k \frac{BIO_m}{FB_k}. \quad (24)$$

Давление хищников или потребителей корма на m -й кормовой объект вычисляются как

$$\text{PRESS}_m = \sum_{k=1}^{k_{\max}} \text{MRP}_{km}. \quad (25)$$

Напряженность трофических отношений определяется как отношение давления потребителей корма к наличной биомассе

$$\text{KT}_m = \frac{\text{PRESS}_m}{\text{BIO}_m}. \quad (26)$$

Смертность кормовых объектов определяется по соотношению, предложенному В.С. Ивлевым [8]

$$\text{MORT} = 1 - \text{EXP}(-\mu \text{KT}_m). \quad (27)$$

Степень удовлетворения пищевых потребностей рыб k -й трофической группы определяется как отношение реально потребленной пищи к потребностям в этой пище.

$$\delta_k = \frac{\text{MORT}_k \text{BIO}_k}{\text{PRESS}_k} = \frac{\text{MORT}_k}{\text{KT}_k}. \quad (28)$$

Предполагается, что, если степень удовлетворения пищевых потребностей больше единицы, то смертность от недостатка пищи равна нулю, в противном случае она определяется по соотношению

$$\text{MORTS}_k = 1 - \delta_k. \quad (29)$$

Процессы, происходящие на уровне отдельных популяций рыб, выделены в виде десяти подмоделей. При описании в модели процесса воспроизводства используется понятие эффективной плодовитости, которая определяется количеством выжившей молоди на одного производителя. На эффективную плодовитость большое влияние оказывают внешние факторы, такие как уровень и температура воды во время нереста, загрязненность нерестилищ, емкость нерестовых площадей и др. В модели принята зависимость величины пополнения от количества выжившей молоди SS в форме, предложенной в [28]

$$N_{i0} = \frac{\alpha}{\beta + \frac{1}{SS_i}}. \quad (30)$$

При построении моделей популяций рыб часто используется зависимость, предложенная В. Риккером [32], которая характеризуется наличием максимума выживания молоди и учетом эффекта переполнения нерестилищ. Однако эта зависимость применима только для лососевых рыб и только для условий переполнения нерестилищ, что при сильном промысловом воздействии в Карелии не отмечается. Промысловое воздействие на сообщество рыб – существенная часть модели. Исходя из заданной селективности орудий лова и интенсивности промысла относительно каждой популяции определяется промысловая смерт-

Таблица 2. Результаты подбора параметров модели сообщества рыб на примере оз. Водлозеро по данным 2005 г. [32]

Рыбы	Вылов (данные статистики), кг/га	Вылов (данные модели), кг/га
Окунь	0.82	0.79
Плотва	0.54	0.56
Щука	0.41	0.38
Лещ	0.54	0.53
Ерш	1.00	1.02
Синец	0.78	0.81
Налим	0.41	0.41
Ряпушка	1.10	1.12
Судак	0.80	0.79
Снеток	0.41	0.41

ность каждой возрастной группы. В этой же процедуре происходит суммирование всех уловов по рыбопромысловым районам и видам рыб.

Поэтому для их определения применяется операция калибровки, которая заключается в подборе этих параметров таким образом, чтобы свести к минимуму расхождение между натурными данными об уловах и аналогичными данными, полученными в модели

$$\text{ERROR} = \sum_{i=1}^{i_{\max}} (Y_{\text{REAL}}(i) - Y_{\text{MODEL}}(i))^2 \Rightarrow \text{Min}, \quad (31)$$

где $Y_{\text{REAL}}(i)$ – реальный вылов рыб i -й популяции, $Y_{\text{MODEL}}(i)$ – вылов рыб той же популяции, полученный в результате работы модели (табл. 2).

При пробных запусках системы выяснилось, что функция отклика ERROR имеет, особенно в случае сообществ с числом видов более трех, сложную структуру, изобилующую локальными минимумами. Поэтому в системе применяется метод случайного поиска [24], и, в отличие от градиентных систем, всегда находит глобальный минимум. Правда, система случайного поиска требует много времени ЭВМ, поэтому в случае сообщества с большим числом популяций приходилось использовать последовательно несколько приближений, постепенно сужая диапазон поиска.

В настоящей работе использован язык моделирования STELLA [19]. Расчеты на модели сообщества рыб, проведенные на универсальном языке программирования Visual Basic, выполнялись существенно быстрее, с более экономным расходом оперативной памяти, чем с использованием языка STELLA. Но эти качества – не решающие при построении моделей природного объекта, которые требуют постоянных поправок и уточнений. Язык STELLA позволяет проводить все эти

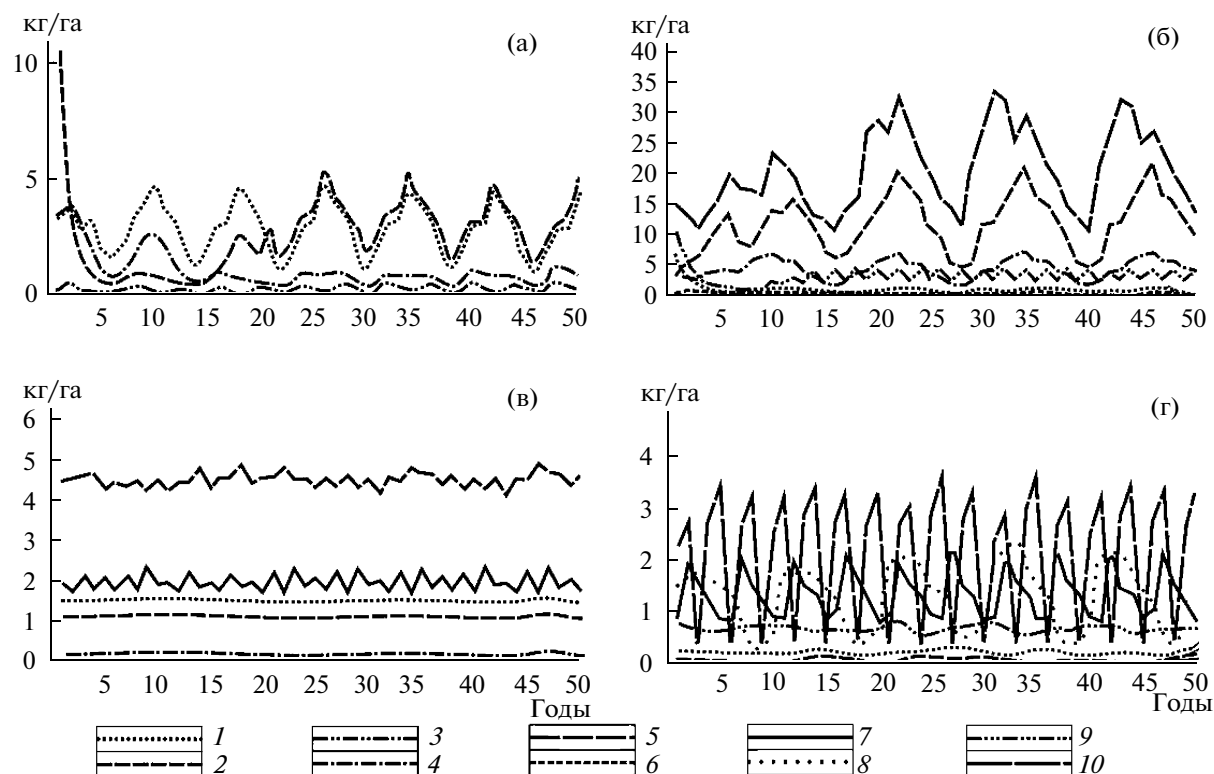


Рис. 3. Динамика ихтиомасс сообщества рыб в озерах Машезеро [21] (а); Миккельское [21] (б); Святозеро [21] (в); Пюозеро [21] (г). 1 – окунь, 2 – плотва, 3 – ерш, 4 – щука, 5 – лещ, 6 – судак, 7 – ряпушка, 8 – сиг, 9 – лосось, 10 – корюшка.

корректировки не на уровне самой программы, а на уровне блок-схемы и интерфейса, что позволяет участвовать в отладке модели лимнологам, ихтиологам, не имеющим опыта профессионального программирования. Также представляется полезным создание web-версии ЭС. Подобные технологии позволяют сделать работу с ЭС более доступной для широкого круга пользователей. В настоящее время ведутся работы по созданию специального сайта, который будет включать в себя как функциональность ЭС, так и простой интерфейс к базам данных по озерам Карелии.

ИССЛЕДОВАНИЕ МОДЕЛЕЙ

Опробование работы системы начнем с сообщества рыб, состоящего всего из одной видовой популяции. Примером такого сообщества может служить ихтиоценоз оз. Нижний Кивач, в котором обитает только окунь. Заметим, что таких озер достаточно много в Карелии [21]. Ихтиомасса окуня испытывает заметные незатухающие колебания. Причина этих колебаний заключается в каннибализме окуня. Поскольку в результате подбора параметров функции воспроизводства популяции окуня система располагает моделью этой популяции, то предоставляется возможность нахождения оптимальных условий промыс-

ла с целью получения максимального вылова. Максимум вылова достигается при интенсивности вылова 0.7. Дальнейшее усиление промыслового воздействия ведет к перелову, снижению вылова и ихтиомассы популяции.

Следующий пример использования системы состоит в рассмотрении сообщества рыб оз. Машезеро [21] (рис. 3а), состоящего из нескольких разных популяций: окуня, плотвы, ерша и щуки. Схема расположения озер Карелии приведена на рис. 1 [21].

Ихтиомассы плотвы и окуня совершают совпадающие по фазе колебания, остальные популяции изменяют свою биомассу и численность относительно независимо (рис. 3а). Степень связи между колебаниями ихтиомасс популяций, входящих в сообщество, определяется коэффициентами взаимной корреляции. Отметим, что этот коэффициент максимален для пары окунь–плотва; все коэффициенты корреляции положительны, что свидетельствует об отсутствии противофазных колебаний. Исходные интенсивности промысла, при которых происходила калибровка модели, составляют для всех популяций величину 0.5. При этом достигался суммарный вылов в 2.6 кг/га. Увеличение интенсивности промысла окуня до 0.7 повышает вылов до 3.8 кг/га. Дальнейшая интенсификация промысла окуня ведет к повышению

суммарного вылова до 6.1 кг/га. Интенсификация промысла плотвы ведет к незначительному повышению суммарного вылова до 3.0 кг/га. При увеличении промысла щуки отмечается не повышение, а снижение суммарного вылова до 1.5 кг/га. Это связано с тем, что снижение пресса хищников ведет к повышению пищевой конкуренции между бентофагами. Изменение интенсивности промысла ерша относительно мало влияет на изменение суммарного вылова. Интенсификация промысла всех популяций, входящих в ихтиоценоз, приводит к полному исчезновению популяции ерша.

В качестве следующего примера рассмотрим сообщество рыб, состоящее из популяций окуня, плотвы, ерша, щуки, леща и судака оз. Миккельского [21] (рис. 3б). Здесь, как и в предыдущем примере, ихтиомассы популяций рыб, входящих в сообщество, совершают сложные периодические колебания во времени. Однако доминирующая роль в данном случае принадлежит популяциям леща и плотвы. Рассматривая значения коэффициентов корреляции между ихтиомассами популяций, входящих в сообщество (рис. 3б), отметим наличие отрицательных значений этих коэффициентов, относящихся к парам судак—лещ, судак—ерш, окунь—лещ и окунь—плотва. Это свидетельствует о напряженности отношений в сообществе типа хищник—жертва. Именно эти отношения и порождают автоколебания ихтиомасс. Поскольку ведущая популяция в рассматриваемом сообществе — лещ, то начнем описание влияние промысла на ихтиоценоз именно с него. Усиление промыслового воздействия на популяцию леща приводит к снижению суммарного улова с 25.2 до 17.8 кг/га, при высоких интенсивностях промысла леща его популяция может исчезнуть, и основной вылов будет осуществляться за счет плотвы. Усиление промысла щуки сначала ведет к небольшому росту суммарного улова, но затем этот улов сокращается, однако популяция щуки сохраняется в сообществе. Рост интенсивности промысла плотвы ведет к существенному увеличению суммарного вылова, доминирующую роль в этом вылове начинает играть лещ. Этот эффект объясняется тем, что плотва — пищевой конкурент леща, и ее сокращение вызывает рост промысловых запасов леща. При интенсивном промысле всех популяций сообщества первым выпадает из его состава ерш, а затем лещ.

От рассмотрения ихтиоценозов лещево-плотвичных озер перейдем к сообществам, которые содержат в своем составе ряпушку. Примером такого озера может служить Святозеро [21], в котором обитают окунь, плотва, щука, лещ и ряпушка. В противоположность рассмотренным выше примерам, данное сообщество не испытывает сильных колебаний численности и биомассы рыб (рис. 3в). При рассмотрении корреляционных

связей между колебаниями ихтиомасс популяций во времени оказалось, что наиболее тесно коррелировано “ядро ихтиоценоза” (по терминологии Л.А. Жакова [5]), состоящее из окуня, плотвы и щуки. Ряпушка же характеризуется меньшей теснотой связи с остальными членами сообщества. Переходя к описанию промысловой ситуации, сложившейся в рассматриваемом сообществе, следует отметить, что небольшое повышение интенсивности промысла ряпушки приводит к росту суммарного вылова (с 7.8 кг/га в базовом варианте до 9.4 кг/га). Однако дальнейшая интенсификация промысла ведет к подрыву этой популяции и снижает суммарный вылов до 3.7 кг/га. Изменения интенсивности промысла леща как в сторону увеличения, так и в сторону снижения приводят к уменьшению суммарного вылова. Очевидно, что по отношению к лещу современный режим промысла оптимален. А вот интенсификация вылова щуки ведет к повышению суммарного вылова за счет сокращения эффекта хищничества. Это же можно отметить и в отношении промысла окуня, но в меньшей степени.

Последним рассмотрим пример сообщества рыб, в котором встречается лосось. Это чаще всего крупные олиготрофные или мезотрофные озера. Прототип такого озера — оз. Пяозеро на севере Карелии [21], ихтиоценоз которого состоит из окуня, плотвы, щуки, корюшки, сига, ряпушки и лосося. Динамика ихтиомасс сообщества после корректировки параметров воспроизводства приведена на рис. 3г, на котором отчетливо видны периодические колебания ихтиомассы популяции корюшки с трехлетним циклом. С меньшей амплитудой и с большим периодом колеблются ихтиомассы ряпушки и сига, а вот ихтиомасса лосося почти не испытывает изменений во времени.

При оценке результатов следует учитывать, что компьютерные эксперименты проводились в условиях постоянства во времени не только режима рыболовства, но и кормовых и абиотических условий в водоеме, что обычно не выполняется в действительности, особенно в течение такого периода времени как 50 лет, как это будет показано далее на примере оз. Водлозеро [25]. Обращает на себя внимание тот факт, что, несмотря на небольшие колебания ихтиомассы популяции лосося, эти колебания имеют более тесную связь с “ядром ихтиоценоза” (окунь, плотва, щука), нежели с более многочисленными популяциями ряпушки, корюшки и сига. Например, корреляция в паре лосось—ряпушка близка к нулю.

На рис. 4 представлены результаты промыслового воздействия различной интенсивности на сообщество рыб. Предполагается, что для всех трофических групп эта интенсивность одинакова. Выявлена важная закономерность, которая показывает, что наибольшее снижение биомассы

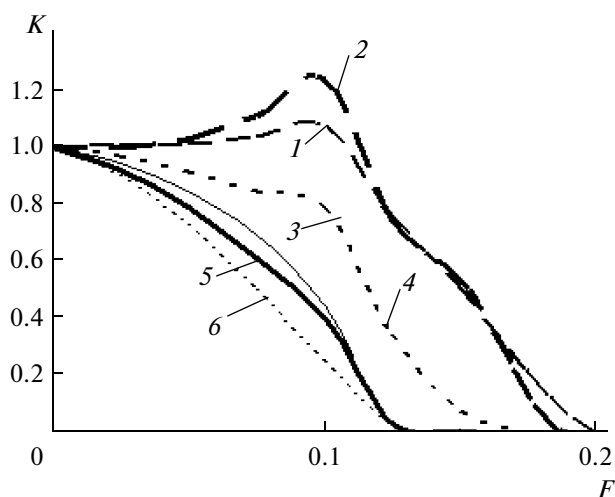


Рис. 4. Зависимость относительных биомасс (K) различных трофических групп рыб от интенсивности промыслового воздействия (F). 1 – мелкие, 2 – крупные планктофаги; 3 – мелкие, 4 – крупные бентофаги; 5 – мелкие, 6 – крупные хищники. Биомассы нормированы относительно состояния полного отсутствия промысла.

в результате усиления промысла происходит у хищных рыб, особенно у крупных хищников. Для планктофагов отмечается некоторое повышение ихтиомассы с усилением промыслового давления на все сообщество.

Представленный в настоящем разделе подход характеризуется тем, что в нем экологическая система озера рассматривается как единое целое. Для изучения особенностей рыболовства в озере возникают проблемы, которые обусловлены тем, что все статистические данные о выловах рыб даются по видам, а не по трофическим группам. Усовершенствование модели путем введения

в нее видовой принадлежности гидробионтов вряд ли целесообразно, поскольку это привело бы не только к чрезвычайной сложности ее конструкции, но и к невозможности идентификации параметров модели. К тому же, при описании видового разнообразия сообществ фито- и зоопланктона используется временной шаг 1 сут, который не имеет смысла при построении моделей популяций рыб. Для решения этой проблемы выделим из экологической системы водоема сообщество рыб как отдельную подсистему. Для исследования полученной модели воспользуемся коэффициентами чувствительности, которые уже применялись для выяснения свойств модели экологической системы (формула (1)). В табл. 3 приведены некоторые значения этих коэффициентов для номинального состояния сообщества рыб Водлозера по данным 2005 г.

Увеличение первичной продукции в озере приводит к небольшому росту ихтиомасс всех членов рыбного сообщества, причем наибольшее влияние оказывается на популяции ряпушки, синца и плотвы.

Изменение продукции зоопланктона практически не влияет на величины выловов рыб-бентофагов (лещ, ерш). Уловы планктофагов (синец, снеток и ряпушка) возрастают с ростом продукции зоопланктона. Из хищных рыб больше всего растут уловы судака. Увеличение продукции бентоса ведет к резкому увеличению вылова леща и ерша. Это увеличение существенно больше, чем прирост уловов планктофагов при росте продукции планктона. Из хищников на рост продукции бентоса наиболее резко реагирует налим.

Теперь обратимся к рассмотрению взаимного влияния популяций рыб внутри сообщества. Сначала рассмотрим подмодель популяции окуня (рис. 5). Улучшение условий воспроизводства

Таблица 3. Коэффициенты чувствительности выловов рыб каждого члена сообщества, суммарного вылова и общей ихтиомассы всего сообщества к изменению продукции зоопланктона и бентоса, а также эффективности воспроизводства отдельных видов рыб

Рыбы	Первичная продукция	Зоопланктон	Бентос	Окунь	Плотва	Щука	Лещ	Ерш	Снеток	Ряпушка	Синец	Судак	Налим
Окунь	0.02	0.01	0.68	0.56	-0.06	0.00	-0.02	-0.03	0.00	-0.05	-0.43	-0.02	-0.02
Плотва	0.05	0.02	0.33	-0.14	0.97	0.00	-0.01	-0.02	-0.01	-0.06	-0.44	-0.02	-0.02
Щука	0.01	0.00	0.38	0.07	0.02	1.21	0.46	0.05	0.00	0.08	-0.14	-0.74	-0.12
Лещ	0.02	0.00	1.36	-0.05	-0.02	0.00	0.98	-0.07	0.00	0.01	-0.13	0.00	0.00
Ерш	0.02	0.00	1.37	-0.05	-0.03	0.00	-0.06	0.88	0.00	0.01	-0.13	0.01	0.00
Снеток	0.03	0.02	0.00	-0.16	-0.07	0.00	0.00	0.00	0.45	-0.09	-0.50	-0.02	-0.02
Ряпушка	0.05	0.02	0.00	-0.16	-0.06	0.00	0.00	0.00	-0.01	0.96	-0.50	-0.03	-0.02
Синец	0.02	0.03	0.00	-0.20	-0.08	0.00	0.00	0.00	-0.01	-0.11	-0.07	0.00	0.00
Судак	0.01	0.03	0.15	0.05	-0.09	0.18	0.27	0.12	0.03	-0.05	-0.09	0.22	0.00
Налим	0.01	0.01	0.17	0.01	0.00	0.15	0.19	0.02	0.00	0.24	-0.16	-0.33	0.92

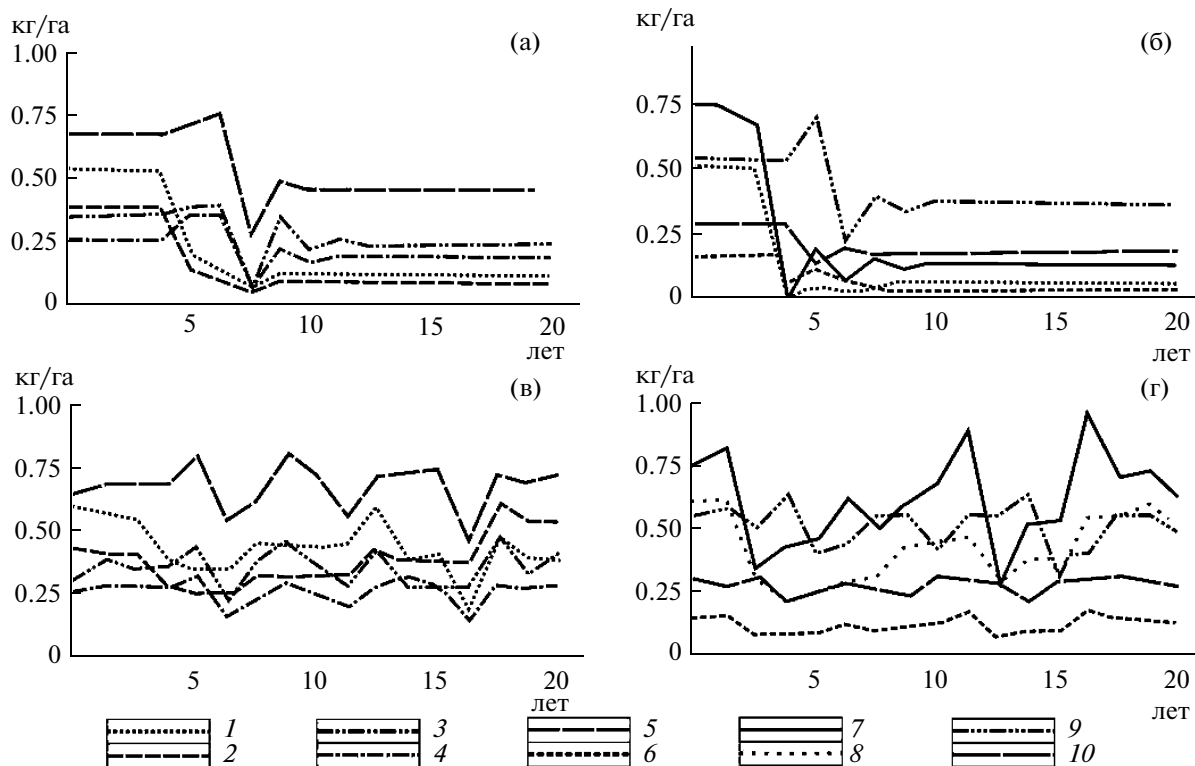


Рис. 5. Изменение выловов рыб при резком снижении продукции. а – зоопланктон, б – изменение выловов рыб при случайных колебаниях продукции зоопланктона по закону нормального распределения со стандартным отклонением 0.3 от средней величины. 1– окунь, 2 – плотва, 3 – щука, 4 – лещ, 5 – ерш, 6 – снеток, 7 – ряпушка, 8 – синец, 9 – судак, 10 – налим.

окуня приводит не только к росту уловов этой рыбы, но и к сокращению выловов плотвы, синца, ряпушки и снетка. Увеличение вылова других хищников при росте численности окуня объясняется тем, что молодь окуня служит объектом питания для крупных особей судака и щуки. Рост биомассы и численности популяции плотвы имеет отрицательное влияние на уловы ерша и леща как ее пищевых конкурентов. Уловы щуки при этом возрастают, а судака сокращаются. При улучшении условий воспроизводства щуки существенно увеличиваются только выловы этой рыбы, поскольку интенсивный вылов не приводит к увеличению числа крупных хищников, другие хищники (судак и налим) от этого только выигрывают, и их выловы возрастают.

Улучшение воспроизводства леща приводит к увеличению выловов не только самого леща, но и питающихся его молодь хищных рыб – щуки, судака и налима. При этом сокращаются популяции плотвы и ерша как пищевых конкурентов леща.

Высокие темпы пополнения снетка обеспечивают повышение его уловов, но мало влияют на других членов сообщества, за исключением судака, выловы которого тоже возрастают. Аналогично обстоит дело и с ряпушкой, но при этом возрастают уже уловы налима, а не судака. Популя-

ция синца в условиях, для которых проводилась калибровка модели (в 2005 г. в Водлозере уловы синца были особенно высоки), на улучшение условий воспроизводства реагирует не повышением его уловов, а некоторым их снижением, что связано с тем, что популяция синца оказалась в данном случае на пределе своих продукционных возможностей. Судак и налим демонстрируют в условиях Водлозера свои конкурентные отношения с популяцией щуки. Рост выловов этих рыб сопровождается сокращением выловов щуки. Характерно, что рост вылова судака сопровождается снижением вылова налима, но рост вылова налима практически не влияет на рост вылова судака.

Далее перейдем к рассмотрению динамических характеристик моделируемого сообщества рыб. В качестве примера рассмотрим случай резкого сокращения продукции зоопланктона в озере (рис. 5).

Первыми на подобное изменение внешних условий реагируют короткоцикловые рыбы – снеток и ряпушка. Уловы этих рыб начинают сокращаться уже на следующий год после сокращения их кормовой базы. Бентофаги и хищники демонстрируют некоторое повышение выловов, которое связано с достижением промыслового возраста поколений, еще не затронутых внешним воздей-

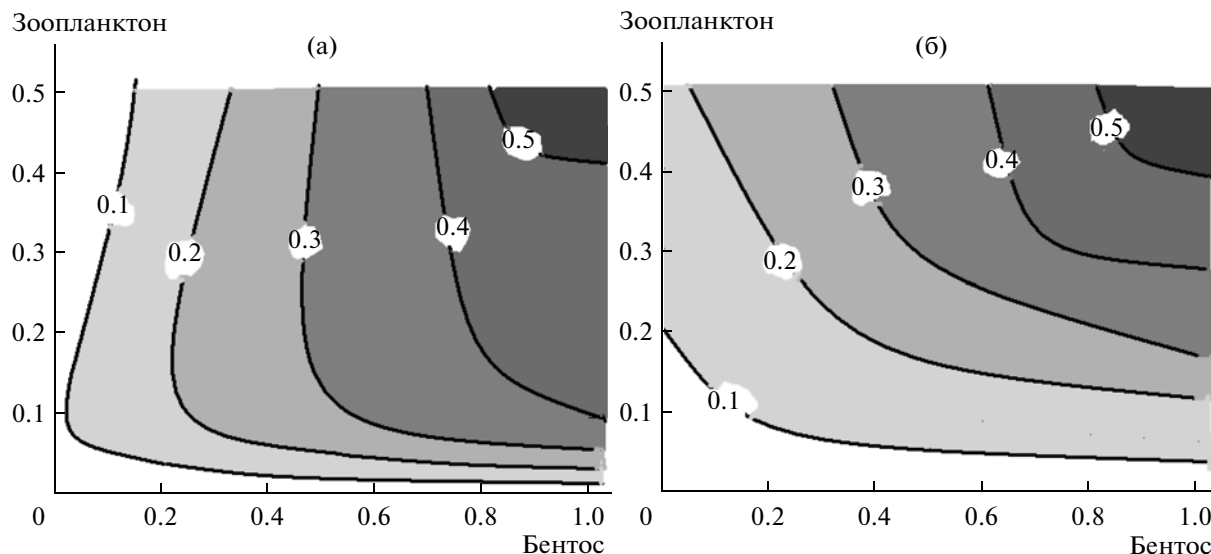


Рис. 6. Зависимость выловов, кг/га, леща (а) и щуки (б) от продукции зоопланктона (PLAN) и бентоса (BENT). Продукция выражена в относительных единицах.

ствии. Катастрофическое снижение выловов всех видов рыб сообщества наступает на пятый и шестой годы после снижения продукции зоопланктона, когда промысел определяется теми поколениями рыб, которые в наибольшей степени пострадали от недостатка пищи в первый год жизни. После прохождения года минимальных уловов наступает период частичного восстановления продукционных возможностей сообщества за счет перестройки его структуры. Уловы рыб бентофагов и хищников, которые изменяют спектр своего питания, несколько возрастают, и сообщество примерно через 10–15 лет после возмущающего воздействия приходит в новое устойчивое состояние.

Рассмотренный выше пример имеет иллюстративный характер, а в реальном существовании сообщества рыб Водлозера, да и других озер, такого явления может и не наблюдаться. Обычно продукция зоопланктона и бентоса изменяются год от года достаточно сложным образом, который в первом приближении можно описать случайной функцией с нормальным распределением и без тренда. Теоретическое обоснование такого подхода [5] показывает важность учета стохастического воздействия на сообщества рыб. К сожалению, многолетние данные о колебаниях продукции зоопланктона и бентоса для Водлозера (как и для подавляющего большинства других озер Карелии) отсутствуют. На рис. 5б представлена динамика ихтиоценоза Водлозера в предположении случайных колебаний продукции зоопланктона со средним значением, соответствующим условиям 2005 г. (по результатам калибровки модели), и стандартным отклонением 0.3 от сред-

ней величины. Заметим, что, хотя входное воздействие в виде продукции зоопланктона не имеет периодической составляющей, в колебаниях величин выловов рыб сообщества присутствует квази-восьмилетняя периодичность, которая выявлена при спектральном анализе 100-летней реализации динамики сообщества. Подробное исследование вероятностных характеристик сообщества как сложной системы в настоящей публикации не приводится. Заметим только, что обнаруживаются довольно сложные кросс-корреляционные связи элементов системы. По данным рис. 5 видно, что наибольшие колебания выловов отмечаются в популяциях ряпушки и ерша. По статистическим данным [25] именно уловы ряпушки в период ее обилия в Водлозере (1934–1970 гг.) обладали наибольшей изменчивостью.

Рассмотренные выше примеры динамики сообщества рыб Водлозера предусматривали изменение только одной входной величины. Перейдем к случаю влияния одновременного изменения продукции зоопланктона и продукции бентоса на сообщество рыб. На рис. 6 представлены изоплетные диаграммы зависимости уловов леща и щуки от указанных внешних воздействий.

Характерным и несколько неожиданным оказался тот факт, что при низких значениях продукции бентоса увеличение продукции зоопланктона вело не к увеличению, а к снижению выловов леща. Это оказалось связанным с тем, что рост численности рыб планктофагов стимулировал увеличение численности хищных рыб, которые усиливали свое давление на популяцию леща. При высоких продукциях бентоса указанный эффект отсутствует, и с увеличением продукции зоо-

		Номер эксперимента																														
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	
Окунь		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Плотва		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Щука		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Лещ		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Ерш		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Снеток		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Ряпушка		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Синец		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Судак		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Налим		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Суммарный вылов		1.00	1.01	1.33	1.01	0.79	0.96	0.99	1.27	0.96	0.97	0.94	2.05	2.21	1.67	1.60	1.59	1.44	1.97	0.78	7.02	0.00	0.11	0.02	0.46	3.07	1.80	0.00	0.00	1.98	1.44	

		Номер эксперимента																														
		31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	
Окунь		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Плотва		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Щука		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Лещ		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Ерш		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Снеток		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Ряпушка		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Синец		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Судак		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Налим		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Суммарный вылов		1.59	1.60	1.67	2.14	1.76	0.80	0.82	2.21	2.05	0.82	0.49	0.57	0.96	1.05	1.30	0.95	0.36	0.97	0.78	0.74	0.52	0.30	0.79	2.54	0.00	0.83	0.43	0.06	1.44		

Рис. 7. Изменение суммарного вылова при изменении состава сообщества рыб. Вылов для сообщества, состоящего из 10 видов, принят за единицу. Кормовая база, интенсивность промысла и селективность орудий лова для всех комбинаций видов одинакова.

планктона уловы леща растут. Увеличение продукции зоопланктона и бентоса во всем диапазоне исследованных значений вело к увеличению уловов хищника (щуки). Отметим, что при нулевой продукции зоопланктона ихтиоценоз вообще не может функционировать, так как все входящие в него рыбы на ранних стадиях развития питаются планктонными организмами. Однако при нулевой продукции бентоса существование сообщества рыб представляется возможным при выпадении из него рыб планктофагов.

Покажем универсальность предложенной модели. Блочная структура исследуемой модели сообщества рыб позволяет легко изменять видовой состав ихтиоценоза, оставляя неизменным его трофическую структуру. На рис. 7 представлены результаты экспериментов (всего 60) за 30 лет, которые состояли в изменении видового состава сообщества рыб при сохранении внешних условий в виде продукции зоопланктона и бентоса, а также интенсивности и селективности промыслового воздействия, характерных для оз. Водлозера.

Столбец 2 на рис. 7 показывает, что при удалении из сообщества популяции налима суммарный вылов возрастет, но всего на 1%. Таким способом, с помощью моделирования, можно наглядно показать роль каждой из популяций и разнообразных их комбинаций в функционировании сообщества. Критерий состояния ихтиоценоза в данном случае – суммарный вылов, который определялся после прихода сообщества в равновесное состояние (через 30 лет после начального состояния, которое было одинаково во всех вари-

антах). В случае возникновения автоколебаний численности рыб выловы усреднялись за последние 10 лет функционирования модели.

На рис. 7 также видно, что удаление из сообщества снетка, синца и ерша мало сказывается на величине суммарного вылова. Однако удаление судака и леща существенно увеличивает суммарный вылов, а удаление ряпушки – снижает. Судак оказывает заметное влияние на других членов сообщества как хищник, а для ряпушки важна высокая продуктивность этой рыбы с ее коротким жизненным циклом.

Выполнена серия экспериментов (с 12 по 18), которая посвящена выяснению влияния числа популяций в сообществе на рыбную продукцию ихтиоценоза. Оказалось, что удаление из сообщества налима, судака и синца не только не сокращает суммарный вылов, но существенно его увеличивает. В этом случае упрощение структуры сообщества ведет к увеличению его продуктивности. Однако дальнейшее упрощение сообщества влияет на суммарный вылов в меньшей степени. Сведение структуры сообщества к одной популяции в озерах Карелии представлено почти исключительно популяциями окуня, ребе щуки и плотвы. Остальные конструкции возможны только в искусственных условиях. Для этого выполнены численные эксперименты (эксперименты 19–28, рис. 7). Для таких изолированных популяций наибольший вылов в заданных условиях дает плотва при отсутствии хищников. Изолированные популяции щуки, судака и налима вообще оказались нежизнеспособными. Зато изолированная популяция ряпушки обеспечивала бы при

отсутствии хищников увеличение вылова более чем в три раза.

Специальные эксперименты 32–48 (рис. 7) были посвящены воспроизведению (имитации) иллюстрации представления о “ядре” ихтиоценоза, которое было предложено Л.А. Жаковым [5]. В данном случае “ядро” представлено популяциями окуня, плотвы, щуки, леща и ерша. Добавления к этому “ядру” популяций снетка, синца и особенно ряпушки существенно увеличивает суммарный вылов по сравнению с сообществом, состоящим из одного “ядра”. Подключение к “ядру” хищников судака и налима без наличия таких планктофагов как ряпушка и снеток ухудшает продукционные способности сообщества. Характерно, что при отсутствии “ядра” (эксперименты 50–60) уловы стануются ниже, чем у исходного сообщества, а ихтиоценозы, состоящие только из налима и судака, вообще не могут существовать. Таким образом, выделение Л.А. Жаковым “ядра” ихтиоценоза, основанное исключительно на статистическом анализе видового состава сообществ рыб озер Вологодской обл., получает подтверждение на основании исследования модели, построенной исходя из общих закономерностей питания и размножения рыб Карелии.

ВЫВОДЫ

Основной результат настоящей работы заключается в том, что на примере разных озер показана важность экосистемного подхода к определению оптимальных режимов промысла. Объектом эксплуатации должна быть не отдельная популяция промысловой рыбы, а все сообщество рыб данного водоема.

Опыт создания и исследования рассмотренных выше моделей сообщества рыб, полученный на примере озер Карелии, показывает, что сообщество рыб представляет собой сложную и целостную систему. Это означает, что воздействие на какую-то одну часть сообщества неизбежно влечет за собой изменения в других его частях. Практическое следствие из этого свойства сообществ рыб заключается в том, что назначение предельных допустимых выловов для каждого вида рыб, по данным промысловой статистики, только для этого вида может привести к существенным ошибкам. Действительно, в традиционных моделях популяций рыб, которые применяются для промысловых прогнозов, коэффициенты естественной смертности определяются статистическими методами и никак не связаны с состоянием других членов сообщества. В предлагаемой методике механизмы пищевой конкуренции и отношений хищник–жертва имитируются в явном виде, что позволяет проследить причинно-следственные связи в сообществе.

Авторы выражают благодарность сотрудникам ИВПС КарНЦ РАН А.П. Георгиеву – за помощь при подготовке данных и М.С. Богдановой – за подготовку рисунков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Алимов А.Ф.* Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 148 с.
2. *Астраханцев Г.П., Меншуткин В.В., Петрова Н.А., Руховец Л.А.* Моделирование экосистем больших стратифицированных озер. СПб.: Наука, 2003. 320 с.
3. *Баранов Ф.И.* К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства // Изв. отдела рыбоводства и научно-промысловых исследований. Петрозаводск, 1918. Вып. 1(2). С. 84–128.
4. *Домбровский Ю.А., Обущенко Н.И., Тютюнов Ю.В.* Рыбные популяции в стохастической среде: модели управления и выживаемости. Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ, 1991. 158 с.
5. *Жаков Л.А.* Формирование и структура рыбного населения озер северо-запада СССР. М.: Наука, 1984. 144 с.
6. *Жаков Л.А., Меншуткин В.В.* Математическая модель озерного ихтиоценоза // Вопросы ихтиологии. 1974. Т.14. Вып. 3. С. 387–395.
7. *Жаков Л.А., Меншуткин В.В.* Пространственная имитационная модель ихтиоценоза малой реки // Вопросы ихтиологии. 1990. Т. 27. № 4. С. 570–575.
8. *Ивлев В.С.* Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 252 с.
9. *Казанский А.Б.* Моделирование динамики ихтиоценозов на примере Цимлянского водохранилища. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1981. 24 с.
10. *Китаев С.П.* Экологические основы биопродуктивности озер различных природных зон. Л.: Наука, 1984. 232 с.
11. *Китаев С.П.* Ихтиомасса и рыбопродукция малых и средних озер и способы их определения. СПб.: Наука, 1994. 177 с.
12. *Китаев С.П.* Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 395 с.
13. *Крапивин В.Ф.* О теории живучести сложных систем. М.: Наука, 1978. 254 с.
14. *Криксунов Е.А., Бобырев А.Е.* Эффекты регуляции во временной и пространственной динамике популяций рыб // Проблемы регуляции в живых и предбиологических системах. М.: Изд-во МГУ, 2006. С. 454–472.
15. *Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В.* Сообщество пелагических рыб оз. Дальнего (Камчатка) (опыт кибернетического моделирования). Л.: Наука, 1969. 86 с.
16. *Медвинский А.Б., Криксунов Е.А., Бобырев А.Е. и др.* Концептуальная модель динамики озерного сообщества рыб оз. Сямозеро // Биофизика. 2006. Т. 31. Вып. 2. С. 385–366.

17. *Меншуткин В.В.* Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Л.: Наука, 1971. 196 с.
18. *Меншуткин В.В.* Имитационное моделирование водных экологических систем. СПб.: Наука, 1993. 160 с.
19. *Меншуткин В.В., Клековски Р.З.* Экологическое моделирование на языке STELLA. М.: Энергия, 2006. 160 с.
20. *Меншуткин В.В.* Искусство моделирования. Петрозаводск; СПб: КарНЦ РАН, 2010. 417 с.
21. *Меншуткин В.В., Филатов Н.Н., Потахин М.С.* Экспертная система «Озера Карелии». 1. Порядковые и номинальные характеристики озер // *Вод. ресурсы*. 2009. Т. 36. № 2. С.160–171.
22. *Меншуткин В.В., Филатов Н.Н., Потахин М.С.* Экспертная система «Озера Карелии». 2. Классификация озер // *Вод. ресурсы*. 2009. Т. 36. № 3. С. 300–311.
23. *Озера Карелии.* Природа, рыбы и рыбное хозяйство. Справочник. Петрозаводск, 1959. 620 с.
24. *Первозванский А.А.* Поиск. М.: Наука, 1970. 188 с.
25. *Петрова Л.П., Кудерский Л.А.* Водлозеро: природа, рыбы, рыбный промысел. Петрозаводск, 2006. 180 с.
26. *Полетаев И.А.* Модели Вольфегерра хищник–жертва и их обобщение с использованием принципа Либиха // *Журн. общей биологии*. 1973. Т. 34. № 1. С. 43–57.
27. Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов / Под ред. Винберга Г.Г. Л.: Наука, 1983. 184 с.
28. *Beverton R.J.H., Holt S.J.* Dynamics of exploited fish population // *Fish. Invest.* 1957. Ser. II. 19–533 p.
29. *Hakanson L., Boulion V.V.* The Lake Foodweb. Modeling predation and abiotic/biotic interactions. Leiden: Backhuys Publishers, 2002. 344 p.
30. *Joy M.K., Death R.G.* Development and application of a predictive model of riverine fish community model assemblages in Tazanki region of the North Island, New Zealand // *New Zealand J. Marine Freshwater Research*. 2000. V. 34. P. 241–252.
31. Ladoga and Onego – Great European lakes: Observations and modeling / Eds. Rukhovets L.A., Filatov N.N. Springer/Praxis. 2010. 302 p.
32. *Ricker W.E.* Stock and recruitment // *J. Fish. Res. Bd. Canada*. 1954. V. 11. P. 559–623.
33. *Stockhausen W.T., Fogarty M.J.* Removing observational noise from fishery-independent time series data using ARIMA models // *J. Fish. Bull. (Washington, D.C.)*. 2007. V. 107. P. 88–101.