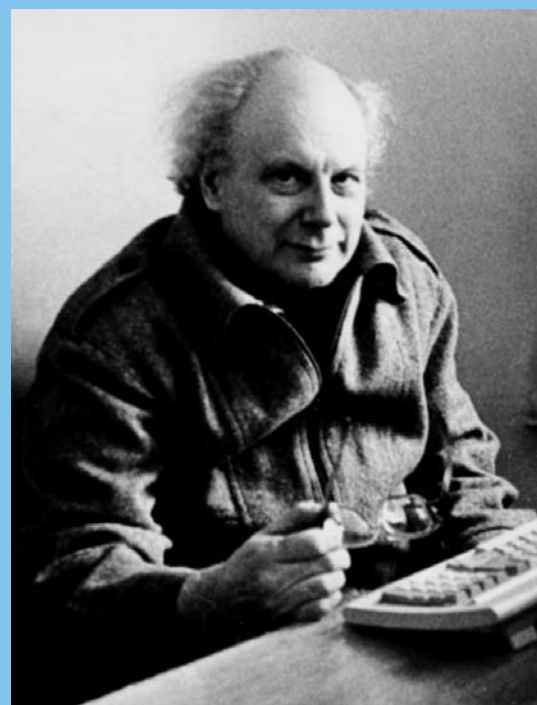




Владимир Васильевич Меншуткин родился в 1930 году. В 1955 году окончил Ленинградский Кораблестроительный институт и работал в ЦНИИ им. акад. А. Н. Крылова в качестве инженера-исследователя. В 1958 году поступил в аспирантуру Сибирского отделения Академии наук СССР. В 1965 году защитил кандидатскую, а в 1974 году докторскую диссертацию в области биологии. Работал в Лимнологическом институте СО АН на Байкале, в Институте эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН в Санкт-Петербурге, а так же в Международном Экологическом центре в Варшаве. С 1987 года — профессор. В настоящее время — главный научный сотрудник лаборатории моделирования Санкт-Петербургского экономико-математического института РАН.

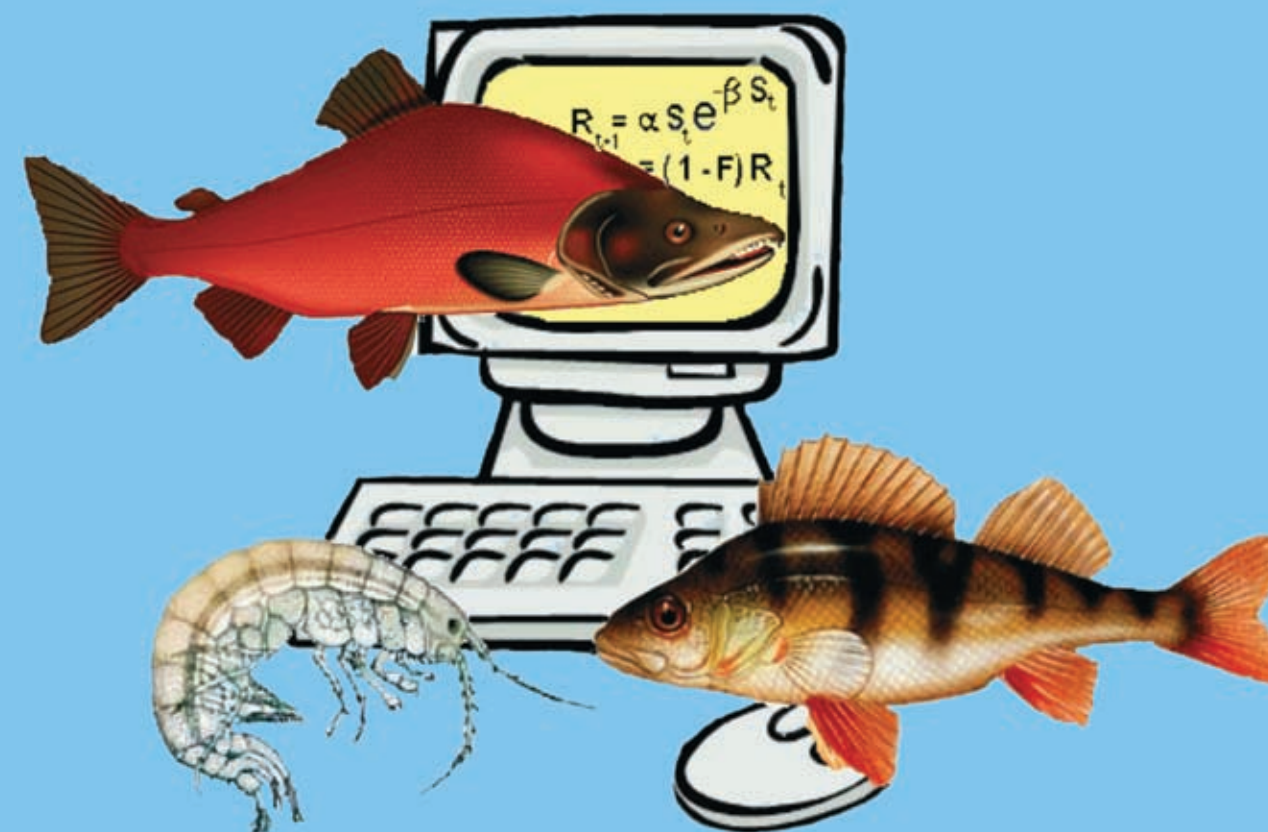
Основное направление исследований — математическое и имитационное моделирование в биологии, физиологии, экологии, лимнологии и океанологии. За построение модели экосистемы озера Дальнего (Камчатка) в 1971 году совместно с Ф. В. Крогиус и Е. М. Крохиным удостоен Государственной премии СССР. В 2006 году за разработку методов и моделей для решения задач рационального природопользования удостоен медали и премии им. А. П. Карпинского в области наук о Земле.

В. В. Меншуткин — автор более 200 печатных работ, в том числе 10 книг. В новой книге «Искусство моделирования» он обобщил свой опыт моделирования в разных областях науки и техники. Предлагаемая книга адресована всем, кто интересуется наукой.

В. В. Меншуткин ИСКУССТВО МОДЕЛИРОВАНИЯ

В. В. Меншуткин

ИСКУССТВО



МОДЕЛИРОВАНИЯ

Российская Академия Наук
Санкт-Петербургский экономико-математический институт
Институт водных проблем Севера Карельского научного центра

В. В. Меншуткин

ИСКУССТВО МОДЕЛИРОВАНИЯ **(ЭКОЛОГИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ, ЭВОЛЮЦИЯ)**

Петрозаводск — Санкт-Петербург
2010

УДК 551.46.072: 51+574.5.001.57

ББК 22.18

М 50

Меншуткин В.В. **Искусство моделирования (экология, физиология, эволюция).** — Петрозаводск — Санкт-Петербург. 2010. 416 с.

Книга посвящена методике создания и исследования имитационных моделей в области экологии, физиологии, эволюции, демографии и экономики природопользования. Книга состоит из двух частей, посвященных теории и практике имитационного моделирования.

В первой части кратко излагаются основы методов моделирования, а также необходимые сведения о математическом аппарате, используемом при построении моделей. В книге описываются и применяются различные методы математического моделирования, широко используется язык моделирования STELLA, а также методы конечных и клеточных автоматов и нечеткой логики.

Во второй части книги описаны модели, созданные автором. Тематика этих моделей разнообразна. Это модели разнообразных физиологических циклов, популяций рыб, водных беспозвоночных и человека вводят в проблематику детерминированных и стохастических моделей популяций. Сообщества представлены моделями ихтиоценозов, волков, оленей, кабанов и фитоценозом букового леса. Модели экологических систем, помимо обобщенного теоретического подхода, описывают конкретные природные объекты. Отдельный раздел посвящен моделированию наземных экосистем. Представлены экономико-экологические модели. Моделированию процесса эволюции, включает в себя микроэволюционные модели рыб и водных беспозвоночных, эволюции гаммарид Байкала и процесса выхода хордовых на сушу. В разделе дается сравнение различных теорий биологической эволюции с использованием компьютерных экспериментов. Книга завершается описанием моделей развития науки и динамики биосферы Земли после появления человека.

Монография предназначена для экологов, физиологов, эволюционистов и ученых других специальностей, а также студентам, аспирантам, которые используют или собираются использовать в своих исследованиях методы имитационного моделирования.

The subject of the book is the technique for designing and studying simulation models in ecology, physiology, evolution, demography, environment, and economics. The book is composed of two parts dealing with the theory and practice of simulation modeling.

The first part briefly introduces the basics of modeling methods, and provides baseline data on the mathematical tools used to develop the models. The book offers descriptions and applications of various mathematical modeling techniques, makes wide use of the "STELLA" software, as well as finite-state and cellular automation, and fuzzy logic methods.

The second part of the book describes the models designed by the author. Their themes are quite diverse. These models of various physiological cycles, populations of fish, aquatic invertebrates, and human being, introduce the reader to the problems of deterministic and stochastic population models. The models represent communities of fish, wolves, deer, wild boars, and the beech forest plant community. In addition to the general theoretical approach, models of ecological systems describe specific natural objects. A special section is devoted to modeling of terrestrial ecosystems. Environmental-economic models are represented. Simulation of the evolutionary process includes micro-evolutionary models of fish and aquatic invertebrates, evolution of Baikalian gammarids, and the transition of chordates to land. In this section, different theories of biological evolution are compared through computer experiments. In conclusion, models of scientific development and dynamics of the Earth's biosphere since the emergence of the human race are described.

The monograph is meant for experts in ecology, physiology, evolution and other fields, as well as for graduate and post-graduate students who use or plan to use simulation methods in their studies.

Рецензенты: проф. Л.А. Руховец, чл.-корр. РАН Н.Н. Филатов

ISBN 978-5-9274-0400-1

© В. В. Меншуткин, 2010

© Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, 2010

© Санкт-Петербургский Экономико-математический институт РАН, 2010

© Карельский научный центр РАН, 2010

ОБРАЩЕНИЕ К ЧИТАТЕЛЮ

Перед Вами книга выдающегося специалиста по моделированию широкого круга задач экологии, физиологии, эволюции, рационального природопользования, а также экономики и демографии доктора биологических наук, профессора Владимира Васильевича Меншуткина. Владимир Васильевич удостоен за свои работы высоких правительственных наград — Государственной премии СССР и премии имени А.П. Карпинского Санкт-Петербургского научного центра РАН и Правительства Санкт-Петербурга.

Работы В.В. Меншуткина по моделированию процессов в живых организмах, по созданию моделей популяций, сообществ и моделей водных экосистем, по моделированию процесса эволюции хорошо известны в нашей стране и за рубежом, в основном, экологам, гидробиологам, океанологам и лимнологам. Однако огромный опыт Владимира Васильевича по созданию моделей представляет интерес для всего научного сообщества.

Посвятив свою жизнь моделированию природы, В.В. Меншуткин волею судеб окончил технический ВУЗ и даже несколько лет проработал инженером в закрытом КБ, в котором проектировались подводные лодки. Знания в области гидротермодинамики, различных разделов прикладной математики (математической статистики, теории автоматов, численных методов, программировании) и, разумеется, глубокое владение многими разделами науки о жизни — биологии, экологии и физиологии, сделали В.В. Меншуткина уникальным специалистом. При создании моделей перед исследователем стоит задача выбора подробности описания изучаемого объекта или процесса. От этого выбора зависит адекватность модели. Умение В.В. Меншуткина создавать модели, которые отражают самую суть моделируемого процесса или явления, причем с использованием сравнительно небольшого числа переменных, является, как нам кажется, его главным талантом.

В.В. Меншуткиным в конце 1960-х годов была создана одна из первых в мире математических моделей экосистемы озера. Именно за эту пионерскую работу он был удостоен Государственной премии СССР вместе со своими старшими коллегами Ф. В. Крогиус и Е. М. Крохиным, обеспечившими модель необходимыми данными наблюдений и знанием объекта исследований.

Сотрудничество с А.А. Ляпуновым положило начало его увлечению моделированием эволюции, которое было поддержано академиком Е.М. Крепсом и получило развитие в его совместных работах с известным физиологом академиком Ю.В. Наточиным. Владимир Васильевич обладает поразительным умением быстрого проникновения в суть различных задач, выходящих за рамки основных направлений его исследований.

В 1965 году В.В. Меншуткин становится сотрудником Института эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова. С этого момента тематикой исследований Владимира Васильевича является широкий круг проблем эволюционной биологии и эволюционной физиологии. В период 1965—1995 гг. В.В. Меншуткин создал ряд математических моделей сложных физиологических систем и процессов и получивших широкую известность моделей эволюции. К этой тематике он обратился вновь в 2007—2009 гг., когда вместе с академиком Ю.В. Наточиным, предложившим новую концепцию, была создана модель, объясняющая происхождение жизни.

В 80-е годы В.В. Меншуткин создал серию моделей водных экосистем: модель экосистемы озера Байкал и три версии модели экосистемы Ладожского озера. Здесь важно отметить, что в его моделях соблюдается закон сохранения вещества. Это обеспечивало возможность использования этих моделей для анализа долгопериодных процессов, характерных для больших глубоких озер. Этим свойством не обладали другие известные модели экосистем.

Владимир Васильевич большое значение придает решению задач рационального природопользования. Его работы по этой тематике были одними из первых. К числу этих работ относятся работы по моделированию популяций рыб в озерах и Мировом океане для определения оптимальных стратегий рыбного промысла. Под научным руководством В.В. Меншуткина в начале 90-х годов выполнялась

большая комплексная научная программа Санкт-Петербургского научного центра РАН — «Невская губа», для обоснования проекта защиты Санкт-Петербурга от наводнений в Невской губе. Для реализации проекта Владимир Васильевич создал комплексную концептуальную модель водной системы Ладожское озеро — река Нева — Невская губа. В рамках этой модели им была предложена и реализована оптимизационная модель регулирования экономическими методами сброса загрязняющих веществ в водную среду.

При участии В. В. Меншуткина и под его влиянием в 90-е годы был создан новый комплекс моделей экосистемы Ладожского озера, с помощью которого был воспроизведен и проанализирован процесс антропогенного эвтрофирования Ладожского озера за последние сорок лет.

С 2004 года В.В. Меншуткин является главным научным сотрудником Санкт-Петербургского экономико-математического института РАН. В последние годы он создал ряд моделей глобального развития, основой которых являются созданные им ранее модели биологической эволюции.

В период 2007—2009 гг. В.В. Меншуткин внес значительный вклад в исследование озер Карелии. В содружестве с учеными Института водных проблем Севера Кар. НЦ РАН им создана экспертная система для классификации озер Карелии, а также модели их ихтиоценозов.

Нельзя не отметить, что в разные годы В.В. Меншуткин принимал участие в многочисленных экспедициях, побывав почти на всех материках, включая Антарктиду. При этом его участие в экспедициях не было ограничено созданием моделей и обработкой собираемых данных. Он является ещё и очень опытным полевым исследователем, который сам собирал данные для своих моделей.

Научное творчество В.В. Меншуткина отражено в многочисленных публикациях: более чем в двухстах статьях и десятке монографий.

В планы его дальнейших научных исследований входит намерение создать комплексную модель Санкт-Петербурга — его родного города.

В настоящее время, когда престиж науки и деятельности ученых в нашей стране упали до невероятно низкого уровня, книга, посвященная моделированию широчайшего круга проблем, важна не только как источник опыта для создания новых моделей, но и как приглашение к развитию исследований. Ведь ученые приходят и уходят, а наука будет оставаться, пока существует человечество.

Не сомневаемся, что книга будет не только полезна, но и исключительно интересна читателям, так как автор книги прекрасно владеет пером.

В заключение заметим, что наше обращение вызвано желанием представить читателю этого выдающегося ученого и исключительно скромного человека.

профессор, д. ф.-м. н. Л. А. Руховец, член-корреспондент РАН Н.Н.Филатов

*«Искусство составлять математические модели
есть именно искусство, и опыт в этом деле
приобретается постепенно»*

Е.С. Венцель, 1972

«Нет моделей — нет понимания»

Н. Хейфиц, 1975

*«Человек понимает только то,
что он умеет моделировать»*

И.А. Полетаев, 1958

ВВЕДЕНИЕ

Моделирование представляет собой один из основных методов познавательного процесса. Описанию метода моделирования посвящена обширная философская (например, Штофф, 1966), математическая (например, Ляпунов, 1957) и научно-популярная литература (например, Горстко, 1991). В настоящей книге рассматривается только один класс моделей — имитационные модели, т.е. модели, которые используют в качестве своего субстрата цифровую вычислительную машину (компьютер).

Построение имитационных моделей конкретных объектов — дело достаточно сложное и далекое от формализации. Собственно об этом свидетельствуют слова математика и литератора Елены Сергеевны Венцель, взятые в качестве эпиграфа к этой книге и определившие ее название. Обычно в создании имитационной модели принимает участие целый коллектив специалистов разных профилей. В создании рассматриваемых конкретных моделей участвовали помимо автора профессор Лев Андреевич Жаков (разделы 2.2.2. и 2.3.1.), доктора биологических наук Фаина Владимировна Крогус и Евгений Михайлович Крохин (разделы 2.2.2. и 2.4.1.), академик Владимир Леонидович Свидерский (раздел 2.1.3.), профессор Юрий Евгеньевич Москаленко (раздел 2.1.2.), профессор Лев Яковлевич Балонов (раздел 2.1.4.), академик Юрий Викторович Наточин (разделы 2.1.1. и 2.6.2), профессора Леонид Айзикович Руховец и Геннадий Петрович Астраханцев (раздел 2.4.1.), доктор биологических наук Нина Анатольевна Петрова (раздел 2.4.1.), член-корр. РАН Николай Николаевич Филатов (раздел 2.4.4.), профессор Александр Николаевич Голиков (раздел 2.2.5.), академик Михаил Евгеньевич Виноградов (раздел 2.4.2.), доктор биологических наук Юрий Александрович Рудяков (раздел 2.2.4.), действительный член Польской Академии наук Ромуальд Клековский (разделы 2.1.5., 2.5.1., 2.5.2. и 2.5.3.), доктор Каэтан Пержановский (раздел 2.3.2.), профессор Любинского католического университета Игорь Козак (разделы 2.3.3. и 2.4.3.). Совместно с доктором биологических наук Владимиром Федоровичем Левченко выполнены разделы 2.6.7. и 2.7. Только благодаря идеям и глубоким профессиональным знаниям моих соавторов удалось создать большинство рассмотренных моделей.

Книга состоит из двух частей: «Теоретические основы моделирования» и «Практика моделирования». В первой части очень кратко излагается методология моделирования и дается обзор математического аппарата, применяемого при построении моделей. Во второй, памятуя замечание Исаака Ньютона о том, что задачи важнее правил, рассматриваются конкретные примеры построения и исследования моделей. Выбор объектов моделирования и задач, решаемых при помощи моделей, в некоторой степени случаен и связан с конкретной работой автора.

Однако удалось охватить задачи от происхождения жизни на клеточном уровне (раздел 2.6.2.) до глобальных моделей биосферы Земли (раздел 2.6.7.). Каждая из разобранных во второй части моделей преследовала совершенно определенную цель. Так, модель водно-солевого баланса камчатского лосося создавалась для проверки гипотезы о конструкции механизма водно-солевого

обмена (раздел 2.1.1.), а модель внутричерепного кровообращения (раздел 2.1.2.) для установления допустимых нагрузок на организм космонавта. Установление числа нервных клеток в ганглии, ответственной за взлет и посадку саранчи, было стимулом к построению модели, рассмотренной в разделе 2.1.3. Проверка гипотезы о механизме действия фармакологических средств на головной мозг человека была основным поводом для построения модели мозга (раздел 2.1.4.), однако решение обратной задачи — подбор лекарственных препаратов для достижения желаемого состояния пациента — натолкнулось на серьезные трудности.

Сведение в единую систему больших и тщательно собранных экспериментальных данных (Stepien, 1970) было осуществлено при построении модели энергетики клеща (раздел 2.1.5.). Всестороннее исследование модели динамики когорты (раздел 2.2.1.) основывалось на теоретическом осмыслении наблюдений над ростом и численностью байкальских гаммарид (Бекман, Меншуткин, 1964). Модели популяций рыб (раздел 2.2.2.) были предназначены для чисто практических целей — установления допустимых квот вылова. Для дальневосточных лососей эти работы использовались в работе советско-японской рыболовной комиссии. Модели популяций планктонных ракообразных (разделы 2.2.3. и 2.2.4.) предназначались для определения кормовой базы промысловых рыб-планктофагов. Первоначальной целью построения моделей вертикальных миграций зоопланктона (2.2.5.) было предсказание положения звукорассеивающего слоя в океане, что было существенно для решения прикладных гидроакустических задач. Впоследствии, применительно к антарктическому крилю, эти модели послужили для оценок запасов криля и определения целесообразности его промысла (Menshutkin, 1993). Модель популяции моллюсков (раздел 2.2.6.) может служить примером использования модели для определения продукционных характеристик популяции на основании достаточно скудных материалов полевых наблюдений.

Модели сообществ рыб (раздел 2.3.1.) являются естественным развитием моделей популяций рыб, однако, в этом разделе наряду с традиционным путем, описанным при моделировании сообществ рыб озера Дальнего, Воже, Онего и Ладоги (Крогиус и др., 1969; Астраханцев и др., 1994; Lake Lakoga and Onego., 2009), основное внимание уделено объектно-ориентированному подходу, при котором судьба каждой особи рассматривается отдельно. Такой подход позволяет учесть сезонные миграции рыб, что существенно при моделировании сообщества рыб в малой реке. Модель сообщества оленей, кабанов и волков в районе Бещад (Карпаты), описанная в разделе 2.3.2., преследовала цель установления допустимых норм отстрела этих животных, которые бы гарантированно обеспечили сохранение сообщества в течение длительного времени. Примерно такая же цель стояла при моделировании лесного сообщества (раздел 2.2.3.), при этом рассматривается интенсивность вырубки и сукцессии сообщества под воздействием климатических и антропогенных воздействий.

Раздел, посвященный моделированию озерных экологических систем (2.4.1.), направлен, в первую очередь, на установление допустимых норм фосфорной нагрузки на конкретные водоемы (Ладога, Онего, Байкал). В моделях морских и океанических систем (раздел 2.4.2.), обладающих большей сложностью и меньшей изученностью, чем озерные экосистемы, проверяется гипотеза о структуре и конструкции этих систем, а не об антропогенных воздействиях. Наконец, модель наземной экосистемы (раздел 2.4.3.) носит дидактический характер и служит для объяснения особенностей растительных экосистем в различных природных условиях от лесотундры до тропических лесов. Моделирование озер гидрологических и гидробиологических характеристик озер Карелии представленное в виде экспертной системы (раздел 2.4.4.), выполнен по материалам Института водных проблем Севера Карельского научного центра РАН.

Глава 2.5., посвященная моделям управления природными ресурсами, имеет прикладной характер, поскольку моделирование является одним из обязательных этапов построения систем оптимального управления сложными системами. Модель управления качеством воды в речной системе (раздел 2.5.2.) делалась по непосредственному заказу со стороны частной фирмы. Более полно проблемы управления качеством вод разбираются в коллективных монографиях Невская губа — опыт моделирования, (Алимов и др., 1997) и в книге Интегрированное управление водными ресурсами Санкт-Петербурга и Ленинградской области (2007).

В главе 2.6. рассматриваются проблемы, связанные с моделированием биологической эволюции. Начинается эта глава разделом о микроэволюции (2.6.1.), которая применительно к популяциям промысловых рыб, имеет прикладной характер. Это связано с тем, что при сильных промысло-

вых воздействиях становится существенным эффект искусственного отбора. Остальные разделы этой главы имеют теоретическое значение, поскольку во многих случаях имитационное моделирование представляет собой единственный инструмент воспроизведения макроэволюционных процессов. Особенно это касается проблем эволюционной физиологии, которая, в отличие от эволюционной морфологии, практически не может опираться на данные палеонтологии. Раздел 2.6.2. посвящен модельному подтверждению гипотезы академика Ю.В.Наточина (2006) о происхождении многоклеточных животных.

Существенное место в главе 2.6. уделено модельному сравнению механизмов дарвиновской и недарвиновской эволюции (раздел. 2.6.4.3.), а также попытке применения эволюционных методов к технической эволюции. Последний пример вплотную стыкуется с идеями эволюционной экономики (Нельсон, Уинтер, 2003).

Глава 2.7. представляет собой модельное обобщение прикладных работ по экологическому балансу и выработке критериев устойчивого развития Санкт-Петербурга как социо-экономико-экологической системы. При построении этой модели всемерно использован опыт моделирования, описанный в предыдущих главах. Глава 2.8. посвящена не только построению и исследованию модели развития лимнологии как науки, но и содержит описание и науковедческое исследование базы данных публикаций по экологическому моделированию. Этим в настоящей монографии частично восполняется пробел, связанный с отсутствием формального обзора работ по затронутым проблемам моделирования.

Настоящая книга представляет собой результат более чем 40-летнего труда автора в области применения математического и, особенно, имитационного моделирования для изучения динамики и эволюционного развития экологических, физиологических и, отчасти, технических и экономических объектов. Все рассмотренные в этой монографии модели созданы при непосредственном участии автора, а программные реализации этих моделей на вычислительных машинах выполнены и отлажены исключительно автором.

Кроме традиционной записи формул в книге используются фрагменты программ на языке STELLA и Visual Basic. Первый язык кратко описан в разделе 1.2.2. Запись простейших программных конструкций на языке Basic настолько мало отличается от записи на других широко распространенных языках программирования, что не требует специальных пояснений. Блок-схемы программ выполнены согласно ГОСТ 19.701.90.

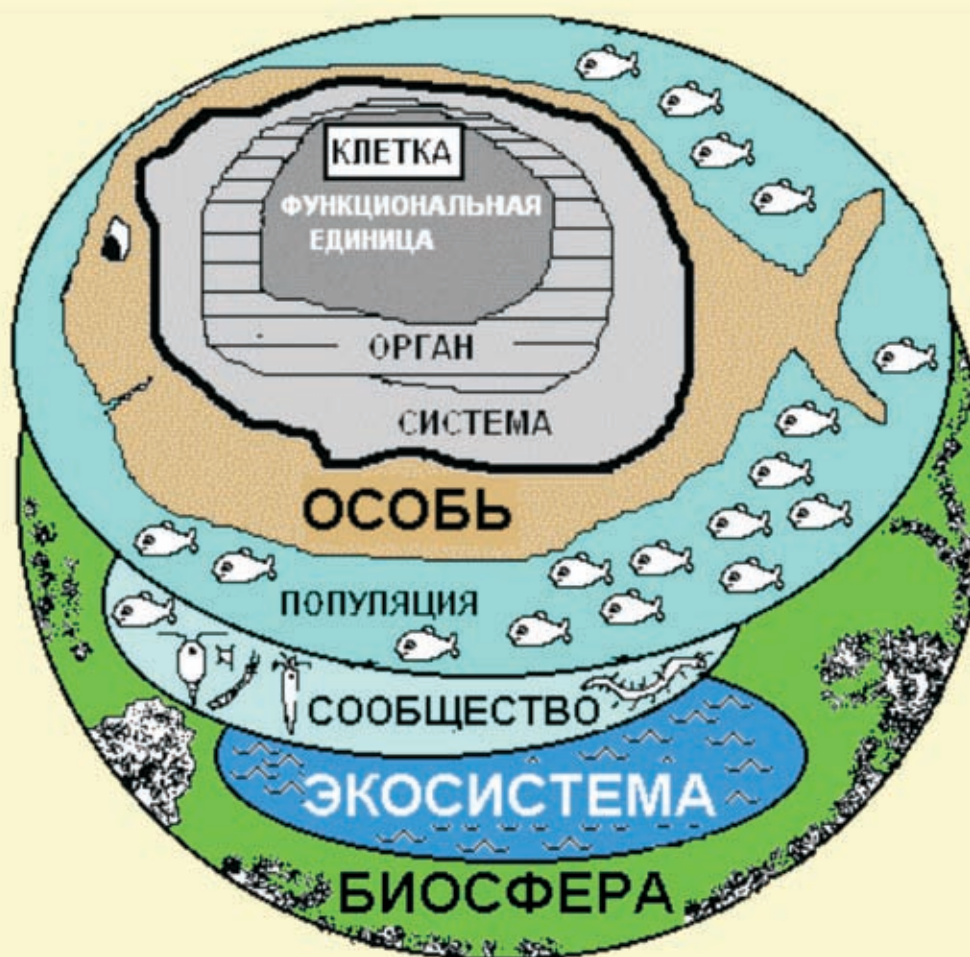
В монографии представлен обширный список литературы. При этом не все ссылки имеются в тексте книги, поскольку многие работы были использованы для наукометрического анализа, представленного в разделе 2.8. Этот список включает описание более чем 1000 разнообразных моделей.

Автор благодарит рецензентов профессора Л.А.Руховца и чл.-корр.РАН Н.Н.Филатова за полезные замечания, а к.б.н. М.Т.Сярки и к.г.н. М.С. Потахина (ИВПС КарНЦ РАН) за помощь при подготовке верстки книги.

Книга издана благодаря поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант РФФИ № 08-05-756.

Часть 1

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ



ГЛАВА 1.1

МЕТОДИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ

1.1.1. Сложные системы

Общая теория систем (Берталанфи, 1969) представляет собой методологическую основу метода моделирования. В самом общем виде под системой (рис.1.1.1.1.) понимается некоторая часть Вселенной, которая каким-то образом отграничена от ее остальной части, называемой окружающей средой по отношению к этой системе. Окружающая среда воздействует на систему посредством входов, а система, в свою очередь, действует на окружающую среду посредством выходов. В случае отсутствия взаимодействия с окружающей средой система называется замкнутой, в противном случае — это открытая система. Замкнутые системы в природе относительно редки, а в биологии и вовсе невозможны, но к абстракции замкнутых систем часто прибегают при теоретических построениях, например, в классической термодинамике. Заметим, что в противовес термодинамике замкнутых систем существует и термодинамика открытых систем, бурно развивающаяся в последние десятилетия (Пригожин, Стенгерс, 1986).

Словосочетание «сложная система» означает гораздо большее, чем подчеркивание того факта, что она устроена далеко не просто. Существует специальная наука «Общая теория систем» (Бусленко, 1978;



Рис.1.1.1.1. Взаимодействие системы и окружающей среды

Месарович, 1966; Шаракшанэ и др., 1977) или «Системология» (Флейшман, 1982), в которой утверждается, а иногда и строго доказывается, что система, состоящая из большого числа разнородных элементов, соединенных нелинейными связями, приобретает новые, иногда очень неожиданные свойства, которые невозможно вывести из самого тщательного исследования отдельных элементов или связей. Появился специальный термин «системный подход» или «системное исследование», смысл которого сводится к учету многофакторности и многосвязности изучаемого явления.

Выделение границ системы — дело произвольное. Эмпирическое правило установления границ системы заключается в минимизации числа входов и выходов. Это может быть интерпретировано как минимизация потоков вещества, энергии и информации через границы системы. Формализовать это правило удастся далеко не всегда, и ученые часто доверяются собственной интуиции в деле выделения системы из окружающей среды. Примерами систем могут служить клетка или ее органелла, орган, функциональная система животного или растения и, конечно, сам организм, входы и выходы которого достаточно четко выделены. На надорганизменном уровне в качестве систем достаточно ясно выделяются популяции, сообщества, экологические системы и биосфера Земли в целом (рис. 1.1.1.2).

В технике (Кудрин, 1989) системным аналогом организма можно считать изделие (корабль, автомобиль, электромотор, токарный или фрезерный станок и т.п.). На суборганизменном уровне естественно выделить детали и агрегаты, а на надорганизменном — предприятия, транспортные системы, отрасли промышленности и, наконец, всю техносферу Земли. В лингвистике (Наточин, Черниговская, Меншуткин, 1992) иерархия систем идет от фонемы к морфеме, слову, предложению и тексту. В языках программирования можно выделить идентификатор, терм, оператор, процедуру, программу и программный комплекс (Дал, Дейкстра, Хоор, 1975).

В человеческом обществе иерархические системные организации наиболее четко прослеживаются в военном деле. В Древнем Риме армия делилась на когорты, центурии и легионы; отделение, взвод, рота,

батальон, полк, дивизия, корпус, армия и фронт лежат в основе современной военной организации. Идея системной иерархической структуры лежит в основе классификации растений, животных, например, вид, род, семейство, класс и тип в зоологии, минералов и даже облаков.

Иногда иерархичность построения системы достаточно очевидна или задана изначально (например, армейским уставом). Но иногда распознать структурные границы оказывается достаточно трудно, например, в случае фитоценоза или биологических таксонов высоких рангов. В таких случаях прибегают к искусственной классификации, например к кластерному анализу.

Во многих системах выделение иерархических уровней бывает не столь четким и очевидным. Примером тому может служить выделение трофических уровней в экологической системе при широкой полифагии.

Понимание иерархичности построения систем важно еще и потому, что многие процессы, свойственные одному уровню организации, не могут происходить и быть объяснимыми на другом. Например, размножение особей с передачей генетической информации, естественный отбор — это атрибуты популяционного уровня организации и переносить их на более высокие или более низкие уровни не представляется возможным. Так, нельзя понять эволюцию животных только на организменном уровне, как это очень часто пытаются сделать физиологи, называя сравнительную физиологию эволюционной. Аналогично, нельзя весь прогресс машиностроения свести к усовершенствованиям в области деталей машин.

Структура конкретной системы не является единственно возможной. Например, в популяции рыб можно выделить возрастные, половые и стадийные группы или же полагать ее состоящей из индивидуумов, наделенных различными свойствами.

В понятии системы выявляются две стороны — структурная и функциональная, которая будет рассмотрена в следующем разделе. Эти две стороны дают ответы на извечные вопросы — «как это устроено?» и «что это делает?». В таблице 1.1.1.1. приведены схематические ответы на такие вопросы.

Понятие сложной системы предусматривает выделение внутри системы нескольких элементов более низкого иерархического уровня. Если такого выделения нет и об устройстве системы нет никаких сведений, то такая система именуется «черным ящиком». Например, если в качестве системы выделена популяция рыб, то ее элементами могут быть особи, возрастные, половые или размерные группы особей или локальные популяции (рис.1.1.1.3.). В системе «организм животного» элементами могут служить дыхательная, двигательная, пищеварительная, выделительная и нервная системы. Возможно выделение элементов в виде отдельных органов (например, почки, глаза и т.п.). В принципе, элементами могут служить и отдельные клетки (например, нейроны) или функциональные единицы (например, нефроны). Вообще, выбор того, что считать элементом при описании данной системы — дело произвольное и зависящее, в первую очередь, от цели такого описания.

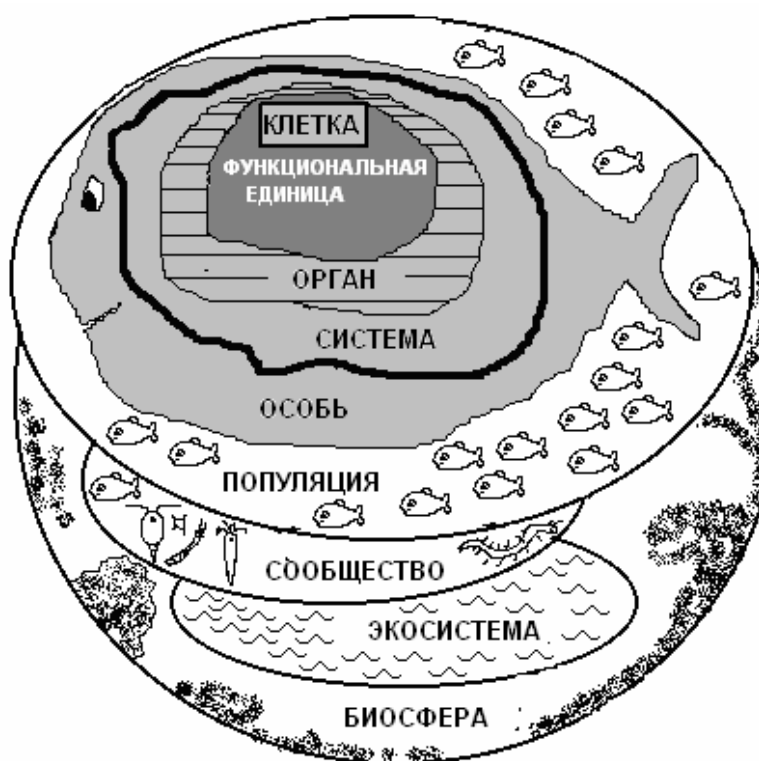


Рис.1.1.1.2. Иерархическая структура биосферы

Примеры структур и функций различных систем

Система	Структура	Функции
Особь животного	Морфология, анатомия	Биоэнергетика, поведение
Экологическая система	Список видов, трофическая структура	Трансформация вещества и энергии
Почка	Анатомия почки	Выведение воды и ненужных веществ из крови
Нейрон	Аксон, синапсы	Переработка и передача информации
Автомобиль	Конструкция двигателя, трансмиссии, кузова, подвески	Перевозка людей и грузов
Язык программирования	Текст программы	Вычисления, производимые этой программой
Вещество	Химическая формула	Химические свойства
Предложение	Синтаксис	Семантика, смысл

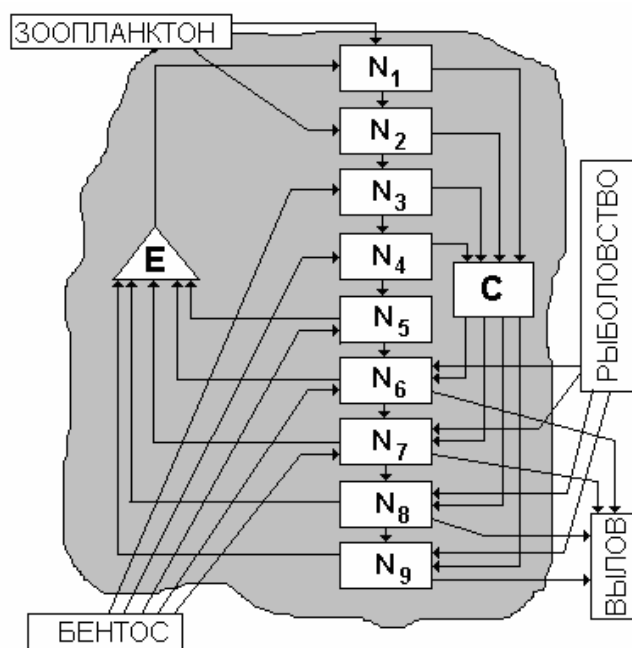


Рис.1.1.1.3. Блок-схема популяции окуня:

ЗООПЛАНКТОН, БЕНТОС — кормовые входы системы, РЫБОЛОВСТВО — информационный вход системы, ВЫЛОВ — выход системы. Состояние системы определяется численностью рыб возрастных группах (N_1-N_9). Е — нерестовое стадо, С — каннибализм

Перейдем к рассмотрению понятия состояния системы (Заде, 1966). В общей теории систем понятие состояния является первичным и формально, обычно, не определяется. Однако, интуитивно совершенно ясно, что, например, состояние особи дальневосточного лосося *Oncorhynchus nerka Walb.* определяется полом, возрастом, длиной и массой тела, степенью половой зрелости. Этот список можно расширять или сокращать в зависимости от наших знаний и целей описания системы. Другой пример — состояние элементарного объема жидкости в водоеме определяется вектором скорости течения, температурой и плотностью воды. К этому могут быть добавлены концентрации консервативных и неконсервативных примесей, в частности биомассы фито- или бактериопланктона. Состояние государства можно, в одном случае, характеризовать одним словом как «процветающее» или «катастрофическое», а в другом случае обратиться к специальным индикаторам (индекс Джини, индекс развития человеческого потенциала и т.п.) или громоздким экономическим, демографическим или социологическим таблицам. Как видно из приведенных примеров, состояние системы может выражаться математическими объектами от одной лингвистической переменной (Заде, 1976) до множества чисел, векторов, матриц.

Если система изменяет свое состояние в течение времени, то она называется динамической системой. Нединамические системы встречаются относительно редко (например, тексты священных книг). Поэтому очень часто динамическая система называется просто «системой».

Подходить к описанию изменения состояния системы во времени можно по-разному.

Состояние движущегося корабля определяется его координатами, курсом и скоростью. Состояние базы данных определяется полным перечнем сведений, занесенных в нее и не стертых к данному моменту времени.

Наглядно функционирование системы во времени может быть представлено в виде временных или фазовых диаграмм (рис.1.1.1.4. и 1.1.1.5.). В качестве конкретного примера приведем траекторию изменения состояния Санкт-Петербурга по индексам устойчивого развития (Меншуткин, Руховец, Флоринская и др., 2006). На рис. 1.1.1.6. пространство 17 переменных сведено к двум факторам при помощи метода главных компонент.

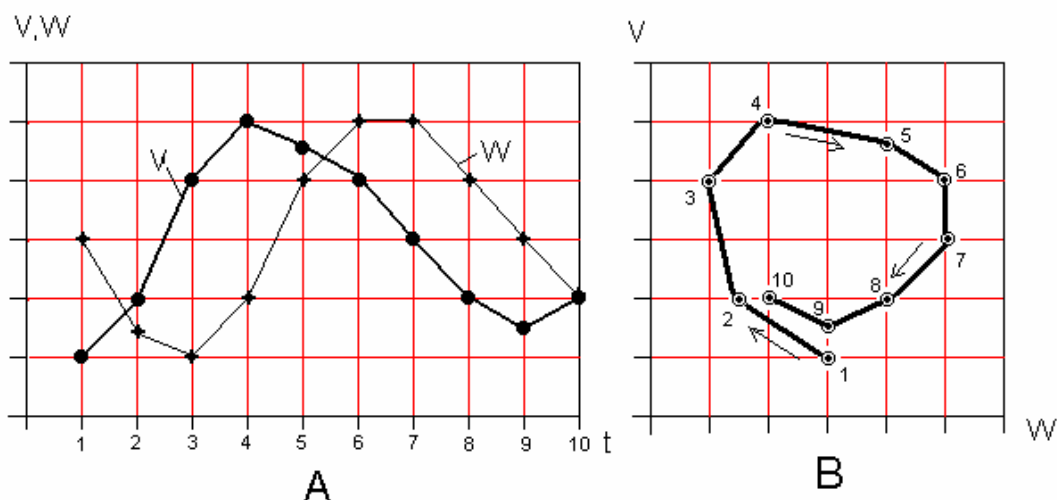


Рис.1.1.1.4. Временная (А) и фазовая (В) диаграмма динамики системы, описываемой двумя переменными (V и W)

При описании систем состояния могут быть описаны не только при помощи чисел, но и с использованием других математических объектов — векторов, матриц, тензоров, функций распределения и принадлежности. Более того, для описания системы могут быть использованы слова естественных языков, так называемые лингвистические переменные (Заде, 1975).

Если система способна изменять свое состояние в течение времени, то это — динамическая система. Большинство систем, с которыми приходится иметь дело, являются динамическими, поэтому это определение часто опускают и полагают само собой разумеющимся («по умолчанию» на программистском жаргоне). Даже такая, казалось бы, статическая система, как тексты исторических документов, может подвергаться изменениям, правда, называется это не динамикой, а фальсификацией.

Описание или задание изменений состояния системы может быть различным. Интервал между двумя последовательными состояниями системы может быть бесконечно малым — в этом случае мы имеем дело с системой, функционирующей в непрерывном времени, и аппаратом для описания таких систем служат системы дифференциальных уравнений. В дискретном случае величина шага диктуется существом самой системы, при этом следует помнить, что все процессы, время протекания которых меньше временного шага, выпадают из рассмотрения. Например, рассматривая динамику водной экосистемы с суточным временным шагом, нельзя рассчитывать на отображение в ней эффекта суточных вертикальных миграций зоопланктона.

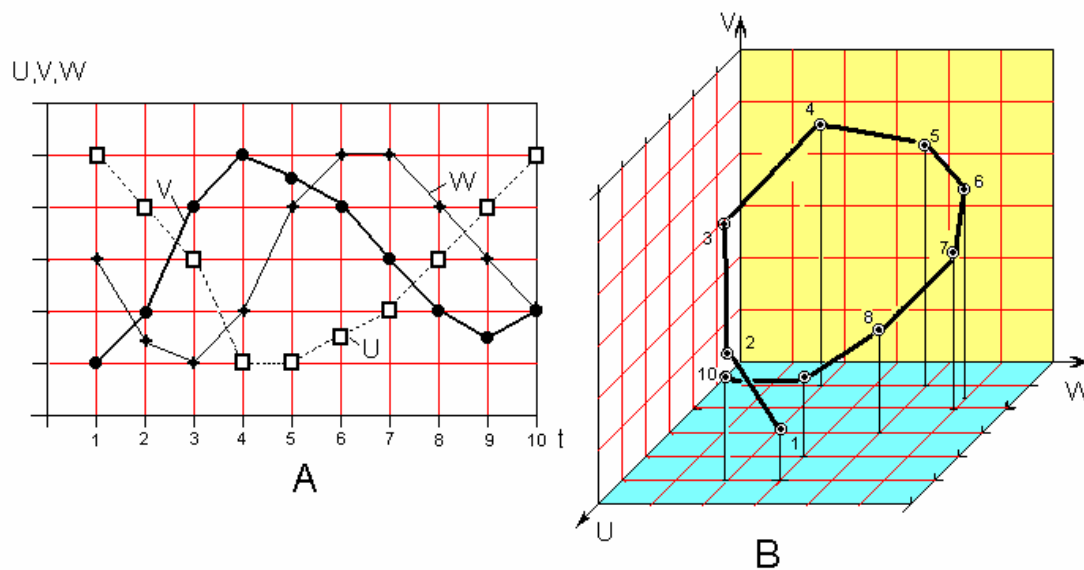


Рис.1.1.1.5. Временная (А) и фазовая(В) диаграмма динамики системы, описываемой тремя переменными (U, V и W)

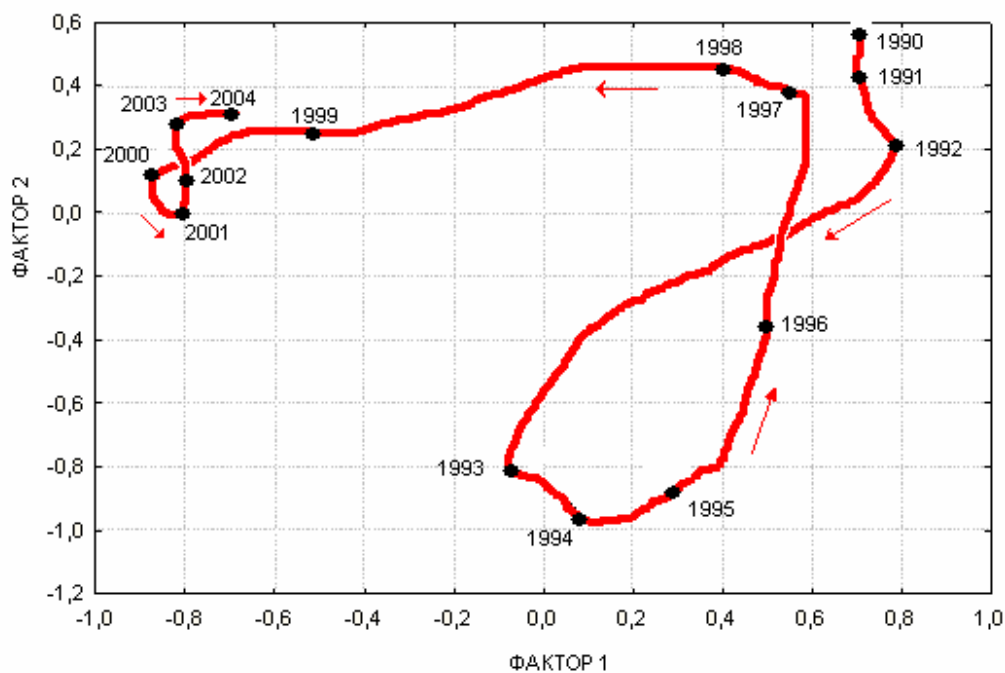


Рис.1.1.1.6. Пример траектории сложной системы при помощи фазовой диаграммы:

Изменение состояния мегаполиса Санкт-Петербурга в период с 1990 по 2004 годы по расстояниям в пространстве 17 индикаторов (индекс старости 65+, индекс рождаемости, младенческая смертность, общая смертность, общая продолжительность жизни, продолжительность жизни мужчин, продолжительность жизни женщин, заболеваемость детей до 14 лет, заболеваемость взрослых, заболеваемость туберкулезом, уровень безработицы, уровень преступности, обеспеченность населения жилой площадью, уровень бедности, индекс развития промышленности, уровень загрязнения воды в реке Неве). Подробности в разделе 2.8

Если система всегда переходит из одного фиксированного состояния с фиксированными входами в одно и то же другое состояние, то такая система называется **детерминированной**. Например, исправный компьютер является детерминированной системой и всегда при занесении в планшете слова «системы» ответ должен отображать на экране монитора также словом «системы».

Если система может перейти из одного фиксированного состояния с фиксированными входами в разные состояния, тогда такая система называется **стохастической**. Например, вся деятельность животного или человек — проявление стохастических систем, поскольку мы не

знаем наше состояние в следующем году (мертвый или живой), но мы можем оценить вероятность случая тех состояний; это — обычная процедура страховых компаний. Отметим, что детерминированные системы являются частным случаем стохастической системы, в которой все изменения их состояний имеют вероятность, равную 1.

Если система содержит более чем один элемент, тогда состояние этой системы определяет состояния всех элементов. Это означает, что для определения следующего состояния системы мы должны определить состояния всех элементов. Следовательно, структура системы, (как показано на рис.1.1.1.3.), не может содержать любые циклы, но каждый цикл должен содержать хотя бы один элемент с временной задержкой. Эти правила представляют собой модификацию парадокса «яйца и курицы».

Система может содержать фиксированное количество элементов и связей между элементами. В этом случае система называется системой с постоянной структурой. Но в другом случае, система может содержать переменное количество элементов, подобно популяции животных, в которой элементы являются индивидуумами. Такие системы называются системами с переменной структурой. Для этих систем структура уже не может быть описана в виде графа (как на рис.1.1.1.3.), поскольку в каждый момент времени этот граф имеет различные свойства.

Таблица 1.1.1.2

Состояния, входы, выходы, элементы и классификация некоторых систем

Система	Состояние	Вход	Выход	Элементы	Классификация*
Животное (энергетическая точка зрения)	Биомасса	Потребление пищи	Дыхание, выделение	Нет	OSND –DCCM
Животное (поведенческая точка зрения)	Координаты	Распределение пищи	Перемещение	Нет	OSPS-DCCM
Популяция промысловых рыб	Число особей, возрастная структура	Кормовая база	Вылов	Возрастные группы	OCND-DCCM
Популяция животных (генетический аспект)	Фенотипы и генотипы особей	Корм, хищники, температура	Микроэволюция	Особи	OCPS-DCVM
Лесное сообщество	Численность и видовой состав	Солнечная радиация, температура, осадки, почва	Сукцессия видового состава	Дерево	OCPS-DCVM
Экосистема озера (без учета пространственного распределения)	Биомассы трофических групп, концентрации биогенов	Солнечная радиация, тепловой поток, фосфорная нагрузка	Качество воды, рыбная продукция	Трофические группы, биогены, растворенные газы	OCND-DCCE
Программа на языке программирования	Текст программы	Алгоритм	Компьютерная программа	Символы, слова, операторы, подпрограммы	CCND-SCCI
Экологическая наука	Парадигма	Наблюдения, эксперименты	Экологические прогнозы	Публикации	OCNS-DFVI
Биосфера	Биомассы, продукции, видовое разнообразие	Солнечная радиация		Экосистемы, популяции, особи	OCSS-DFVE

* Классификационная схема с кодом **1234-5678**. Позиция кода **1**: О — открытая, С — замкнутая; **2**: С — сложная, S — простая; **3**: N — точечная, L — линейная, P — плоскостная, S — трехмерная, объемная; **4**: D — детерминистическая, S — стохастическая; **5**: D — динамическая, S — статическая; **6**: С — четкая, F — размытая; **7**: С — с постоянной структурой, V — с переменной структурой; **8**: M — потоки вещества и энергии, E — потоки вещества, энергии и информации I — только потоки информации. Пример: Автомобиль как элемент системы уличного движения может быть представлен кодом OCPS—DCCE — открытая (O), сложная (C), расположенная на плоскости (P) система, стохастическая (S) и динамичная (D) по своей природе, достаточно четко определенная (C), с постоянной структурой (C) и с учетом потоков вещества, энергии и информации на входе и выходе (E)

В системах с переменной структурой правила появления нового элемента и гибели существующего элемента должны быть четко определены. В экологии естественный пример системы с переменной структурой — популяция животных. Частным случаем таких систем могут быть системы массового обслуживания. Обычно естественные популяции животных и растений принадлежат к стохастическим системам. Редким примером детерминированной системы популяции является система числа Фибоначи с биологической интерпретацией.

1.1.2. Понятие моделирования

Представим себе две системы, причем некоторые свойства первой системы (так называемые **существенные свойства**) присущи и второй системе. В этом случае первая система именуется **оригиналом**, а вторая — **моделью** (Рис.1.1.2.1.)



Рис.1.1.2.1. Соотношение модели и оригинала

Понятие моделирования столь же фундаментально, как понятие системы. Человеческое сознание есть не что иное, как построение модели окружающего мира, причем одним из элементов этой модели является собственное «Я». По всей видимости, человек стал человеком не тогда, когда сделал палку или камень орудием труда, не тогда, когда освоил членораздельную речь, а тогда, когда научился моделировать окружающий мир и помещать в эту модель себя самого.

Человек может судить об окружающем мире только исследуя созданные им модели этого мира — в этом, собственно, содержание всей гносеологии. Смысл и существо всей научной деятельности человечества заключается в разработке моделей различных природных, технических и социальных явлений и процессов.

Науки описательные (например, география, история, систематика растений и животных, минералогия) тяготеют к моделям статическим, а физика, химия и экология в основном используют динамические модели. Математика сама служит поставщиком моделей для других областей знания (прикладная математика, математическая физика, математическая экология) или создает модели абстрактных систем (чистая математика).

Совершенно особую роль в моделировании играет вычислительная техника — **компьютеры**. Вычислительные машины первоначально были задуманы только для моделирования математических объектов (решение систем уравнений, поиск экстремумов, стохастические вычисления). Но очень скоро, всего за 30-50 лет, они расширили область своего применения почти на все сферы человеческой деятельности, сохранив в качестве основы своей деятельности идеи и принципы моделирования. Модели, использующие в качестве своего субстрата компьютер, называются **имитационными** моделями.

1.1.3. Цели моделирования

В определении моделирования (раздел 1.1.2.) ничего не говорится о том, какие именно черты и свойства оригинала следует считать существенными и переносить в модель. Общего и исчерпывающего ответа на этот вопрос нет. Выбор существенных черт оригинала зависит от целей построения модели, от уровня и объема знаний о структуре и функционировании оригинала, от технических возможностей построения модели и, наконец, от характеристик личности исследователя, создающего модель. На современном этапе человеческих знаний построение моделей сложных систем является, по словам Елены Сергеевны Венцель (1980), в значительной степени искусством, а не наукой. Именно это соображение послужило основой для названия настоящей книги «Искусство моделирования».

Начнем с целей моделирования. Наиболее распространенным мотивом для построения модели сложной динамической системы является **прогнозирование** поведения этой системы в будущем. Для предсказания положения небесных тел Солнечной системы издревле применялись математические модели: сначала модель Птолемея с многочисленными эпициклами, потом Коперника с круговыми орбитами, затем Кеплера с эллиптическими орбитами планет, наконец, модель Нью-

тона с использованием закона тяготения и дифференциальных уравнений. Блестящей проверкой правильности этой модели был прогноз существования и положения планеты Нептун.

Другим впечатляющим примером применения модели для целей прогнозирования является предсказание Дмитрием Ивановичем Менделеевым свойств еще не открытых к тому времени химических элементов с использованием периодической системы в качестве модели. Пример этот замечателен еще и тем, что при построении своей модели Менделеев не располагал такими существенными свойствами оригинала, как структуры атомных орбит.

В области техники, по существу, всякое проектирование сводится к прогнозу свойств и характеристик создаваемого изделия при помощи моделирования. Для этого широко используются математические модели (расчетные методы), натурные модели (например, аэродинамические трубы в авиастроении и опытовые¹ бассейны в судостроении). В последнее время натурное моделирование все больше вытесняется имитационным моделированием.

В науках о Земле и экологии модельное прогнозирование еще находится в стадии становления. В качестве несомненных успехов экологического прогнозирования можно указать на модели процесса эвтрофикации озер.

В области экономики и социологии более впечатляющи не успехи, а провалы прогнозирования. Модель построения социализма и коммунизма в Советском Союзе явно не учитывала многих существенных черт оригинала и прогнозы, сделанные на основании этой модели, резко разошлись с действительностью.

Системы **управления и регулирования** всегда, в той или иной мере, включают в себя модели объекта управления. Этому аспекту применения моделей посвящена глава 2.5.

Поводом для построения модели может служить **проверка гипотез** об устройстве оригинала или определение численного значения параметров уже заранее известной модели. Наиболее известной процедурой такого рода является проверка статистических гипотез. Например, выдвигается гипотеза о том, что некоторая случайная величина — предположим, размерное распределение рыб в водоеме, подчиняется закону Гаусса. По существу, это уже создание некоторой модели. Далее, при помощи критерия хи-квадрат или Колмогорова-Смирнова определяется, соответствует ли предложенная модель эмпирическим данным или нет. Общий пример такого подхода заключается в подборе коэффициентов заданной эмпирической модели (представленной, обычно, в виде эмпирической формулы, например многочлена) методом наименьших квадратов. В общем случае такой процесс называется **калибровкой** модели.

Дальнейшим расширением такого подхода является случай, при котором устанавливается соответствие самой формы модели (а не только ее коэффициентов) оригиналу, и это называется **верификацией** модели.

Определение модели (раздел 1.1.2.) не говорит о том, какие свойства системы существенные и какие — нет. Общего ответа на этот вопрос не существует. Выбор существенных свойств, то есть характерных для оригинала и модели одновременно, зависит от целей моделирования, технических возможностей создания модели, уровня и объема знания об оригинале. Кроме того, выбор существенных свойств зависит от личности модельера, поскольку в современном состоянии науки дело создания моделей, как уже говорилось выше, более искусство, чем точная наука.

Модель природного объекта может создаваться для проверки или **верификации научных гипотез**. Дело в том, что наши знания о природных объектах, как правило, носят характер гипотез, которые надо принять, отвергнуть или указать ограниченную область их применимости. Например, еще в XIX веке Либих выдвинул гипотезу о том, что развитие растений ограничивается тем фактором, который находится в минимуме. Исследование многочисленных моделей роста растений — от одноклеточных планктонных водорослей до деревьев — показало справедливость этой гипотезы и в то же время ее ограниченность, так как в случае взаимного влияния факторов она неприемлема (например, в отношении перехода к фиксированию атмосферного азота при высоких концентрациях неорганического фосфора). Возможны случаи, при которых для описания одного и того же явления выдвигаются альтернативные гипотезы, тогда модели, построенные на основании этих гипотез, находятся в состоянии конкуренции, которая может длиться очень долго. Хрестоматийный пример такого противостояния моделей — это волновая и корпускулярная модели распространения и природы световой энергии. В этом случае обе модели оказались правильными, а вот в споре «нептунистов» и «плутонистов» о геологической истории Земли обе модели оказались ложными.

¹ «Опытовые» — это не опечатка, а установившийся в кораблестроении термин.

Наконец, модели могут создаваться для целей **обучения**. Построение тренажеров для обучения управлению автомобилем, самолетом или космическим аппаратом невозможно без создания моделей (обычно компьютерных) управляемых объектов и внешней среды. Военные штабные игры или деловые игры для обучения бизнесменов и менеджеров также не обходятся без применения моделей, иногда очень сложных и дорогостоящих. Развлекательные компьютерные игры для детей и взрослых тоже в большинстве случаев, построены на применении моделей (например, основу известной игры SimSity составляет модель Форрестера (1986) развития города).

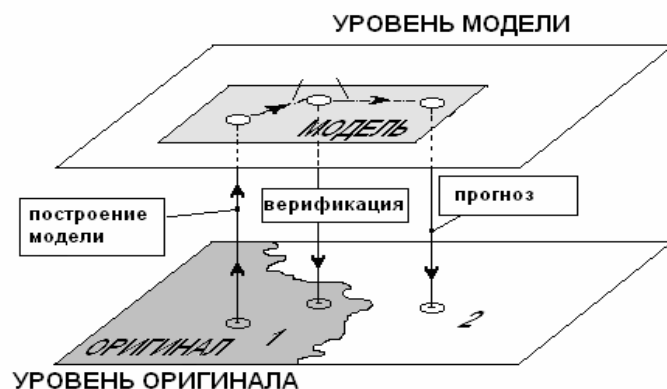


Рис.1.1.3.1. Создание и верификация модели, а также ее использование для прогнозирования

1 — исследованная область функционирования оригинала, 2 — неисследованная область функционирования оригинала

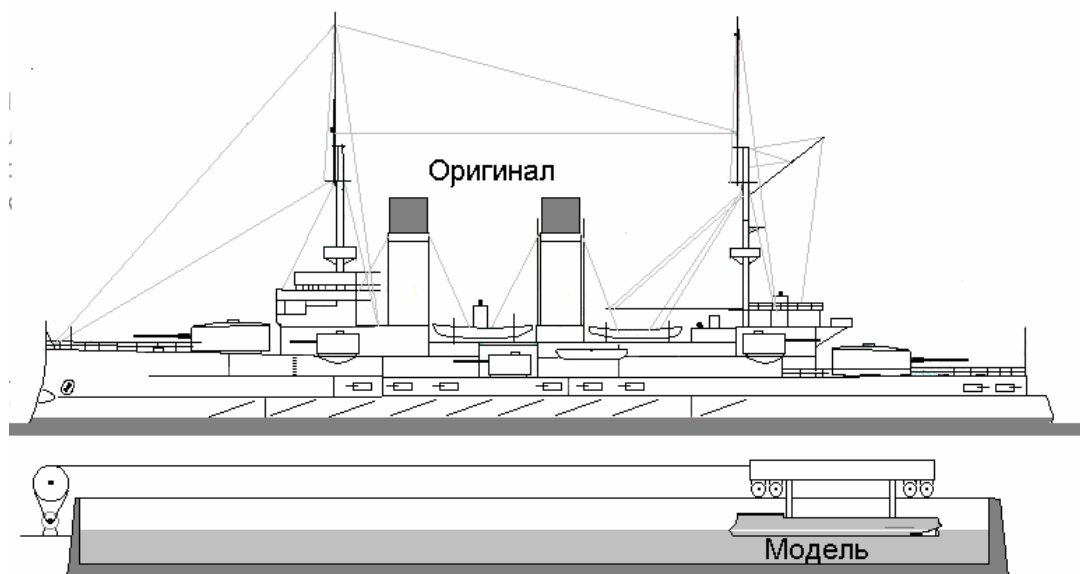


Рис.1.1.3.2. Пример использования модели. Исследование при помощи модели эскадренного броненосца «Орел» в опытном бассейне в Новой Голландии его волнового сопротивления при движении в воде. Пересчет величины волнового сопротивления движению корабля с модели на оригинал производился из условия равенства критерия Фруда ($F_r = \frac{v}{\sqrt{gL}}$) как для модели, так и для оригинала

1.1.4. Классификация моделей

Технология моделирования представляет собой процесс создания модели, основанной на знании об оригинале и заданной цели моделирования. Если оригинал и модель — системы одного и того же типа (раздел 1.1.2.), тогда модель называется **физической** или естественной. Например,

речной поток процессов изучается на основе небольшой модели реки. Аэродинамические характеристики пара и газовых лопастей турбины оценены по результатам исследования копий этих лопастей в аэродинамической трубе. Распределение нейтронного потока в активной зоне ядерного реактора может быть оценено созданием копии активной зоны, работающей в области очень низких мощностей (несколько ватт вместо миллионов ватт в оригинале).



Рис.1.1.3.1. Классификация моделей

Примерами этого типа моделирования в экологии могут служить, например, исследования по динамике популяций промысловых рыб путем наблюдения за популяциями аквариумных рыб (гуппии). Классическим примером натуральной модели является метод микрокосмов — создания небольших экосистем, функционирующих при управляемых условиях.

Основная проблема всякого моделирования — это экстраполяция результатов, полученных в модели, для условий оригинала. В области гидродинамики и физики теплопередачи эта проблема решена приложением некоторым безразмерных критериев. Например, при исследовании волнового сопротивления движению судна применяется критерий Фруда. Изучение гидродинамики пограничного слоя не мыслится без расчета критерия Рейнольдса. Процесс передачи тепла из движущейся жидкости на твердую поверхность характеризуется критерием Нуссельдта. В экологии аналогом таких критериев может быть безразмерный коэффициент $P \cdot t / B$, где P — продукция популяции, B — средняя биомасса популяции и t — средний возраст индивидуумов в популяции. Такой критерий был предложен В.Е.Заикой (1972).

Если оригинал и модель — системы разного типа и модель не является информационной или знаковой, тогда модель называется **аналоговой**. В пятидесятых годах прошлого века аналоговые модели были распространены в науке и технике, но со стремительным развитием цифровых

вычислительных машин этот тип моделирования практически исчез. Примерами аналогового моделирования в экологии могут служить гидравлическая модель динамики популяции сельди (Лапин, 1961) или электрическая модель взаимодействия между хищными и нехищными рыбами в Японском Море (Doi, 1962). В первом случае численность рыбы в каждой возрастной группе была представлена в виде уровня воды в сосудах, связанных трубками. Во втором случае численность рыбы каждого вида представлялась как напряжение электрического тока в разных точках электрической цепи, содержащей резисторы, конденсаторы и индукторы. Известны аналоговые модели сердечной и почечной деятельности (Парин, Баевский, 1966). Теперь аналоговые модели принадлежат истории моделирования, поскольку все свойства аналоговых моделей могут быть воспроизведены цифровой вычислительной машиной, но не наоборот.

Если модель представляет собой некоторый математический объект, тогда она называется **математической**. Математические модели — один из наиболее мощных инструментов исследования в науке и технике. Физика, начиная с эпохи Ньютона, основана на интерпретации естественных явлений в математической форме. Взаимодействие между физикой и математикой в процессе создания моделей настолько тесное, что исследования новых физических явлений служило стимулом к разработке новых разделов математики.

ГЛАВА 1.2

АППАРАТ МОДЕЛИРОВАНИЯ

1.2.1. Системы дифференциальных уравнений

Классическим математическим аппаратом при построении экологических моделей является аппарат дифференциальных уравнений. Например, простейшая модель облавливаемой популяции рыбы может быть представлена в виде уравнений для численности (N) и массы особи (W) в зависимости от возраста (t):

$$\frac{dN}{dt} = -(\phi - \varphi)N \quad 1.2.1.1.$$

$$\frac{dW}{dt} = a \quad 1.2.1.2.$$

$$Y = \int_{t_1}^{\infty} \phi \cdot N dt \quad 1.2.1.3.$$

Здесь ϕ — коэффициент естественной смертности, ψ — коэффициент промысловой смертности, a — коэффициент роста, Y — вылов. При постоянстве коэффициентов эти уравнения имеют аналитическое решение (Баранов, 1918, Beverton, Holt, 1957)

$$W = at \quad 1.2.1.4.$$

$$N = N_0 \exp(-(\phi + \varphi)t) \quad 1.2.1.5.$$

$$Y = a \cdot \phi \cdot N_0 \frac{\exp(-(\phi + \varphi)t_1)}{\phi + \varphi} \left(t_1 + \frac{1}{\phi + \varphi} \right) \quad 1.2.1.6.$$

Здесь N_0 — начальная численность, t_1 — промысловый возраст. Заметим, что при простейшем предположении о зависимости естественной смертности от возраста, а промысловой смертности от размера рыбы, уравнение 1.2.1.1. приходится решать численными методами.

Другой пример применения дифференциальных уравнений в экологическом моделировании — это система «хищник-жертва» (Вольтерра, 1976):

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= \left[1 - \frac{k_1}{k_2 + N_2} \right] N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= \left[1 - \frac{N_1}{k_3} \right] N_2 \end{aligned} \right\} \quad 1.2.1.7.$$

Здесь N_1 — численность жертв, N_2 — численность хищников, k_1, k_2, k_3 — коэффициенты.

Исследованию системы уравнений 1.2.1.7. и ее модификациям посвящено очень много работ (например, Базыкин, 1969; Свирежев и Елизаров, 1972). Заметим, что при моделировании конкретных природных систем хищников и жертв определение коэффициентов в этих уравнениях наталкивается на значительные трудности, да и сами уравнения далеко не отражают всей сложности происходящих явлений.

Примером использования системы дифференциальных уравнений в частных производных может служить модель экосистемы пелагиали океана (Ляпунов, 1968):

$$\left.
\begin{aligned}
A &= \min(b_1, Lb_2, C_n b_3, C_p b_4) \\
\frac{\partial L}{\partial z} &= -L(a_0 + a_1 \varphi_1 + a_2 \varphi_2 + a_3 \phi) \\
\frac{\partial C_N}{\partial t} &= -h_N A \varphi_1 + v_N \phi + \frac{\partial}{\partial z} \left(k \frac{\partial C_N}{\partial z} \right) \\
\frac{\partial C_P}{\partial t} &= -h_P A \varphi_1 + v_P \phi + \frac{\partial}{\partial z} \left(k \frac{\partial C_P}{\partial z} \right) \\
\frac{\partial \varphi_1}{\partial t} &= \alpha \cdot A \cdot \varphi_1 - \beta \cdot \varphi_1 \cdot \varphi_2 + \frac{\partial}{\partial z} \left(k \frac{\partial \varphi_1}{\partial z} \right) - \frac{\partial}{\partial z} (\omega_1 \varphi_1) \\
\frac{\partial \varphi_2}{\partial t} &= \gamma_1 \varphi_1 \cdot \varphi_2 + \gamma_2 \varphi_1 \cdot \phi + \frac{\partial}{\partial z} \left(k \frac{\partial \varphi_2}{\partial z} \right) - \frac{\partial}{\partial z} (\omega_2 \varphi_2) \\
\frac{\partial \phi}{\partial t} &= \nu \cdot \varphi_2 - \mu \cdot \phi + \theta_1 \cdot \varphi_1 \cdot \varphi_2 + \theta_2 \cdot \phi \cdot \varphi_2 + \frac{\partial}{\partial z} \left(k \frac{\partial \phi}{\partial z} \right) - \frac{\partial}{\partial z} (\omega_3 \phi)
\end{aligned}
\right\} \quad 1.2.1.8.$$

Здесь A — интенсивность фотосинтеза, L — интенсивность солнечной радиации, C_N — концентрация минерального азота, C_P — концентрация минерального фосфора, φ_1 — биомасса фитопланктона, φ_2 — биомасса зоопланктона, ψ — масса детрита (мертвого органического вещества), k — коэффициент вертикальной турбулентной диффузии, t — время, z — глубина. Все остальные символы в системе уравнений 1.2.1.8. — это эмпирические коэффициенты, которые достаточно трудно определить для конкретных условий экваториального апвеллинга.

В работе А.А.Ляпунова (1968) приводится только качественное исследование предложенной им системы уравнений. Численное решение подобной системы уравнений для конкретного случая наблюдений в 50-ом рейсе экспедиционного судна «Витязь» в Тихом океане осуществлено в работе М.Е. Виноградова, В.В. Меншуткина, Э.А. Шушкиной (1973).

1.2.2. Язык моделирования «STELLA»

В настоящее время наиболее распространенным специализированным языком в области экологического моделирования является язык STELLA (Hannon, Ruth, 2001). Свидетельством популярности этого языка является тот факт, что журнал «Ecological Modelling» посвятил специальный номер (№ 112, 1998) экологическим моделям, написанным на этом языке. Например, на языке STELLA выполнены модели динамики планктона в одном из бразильских водохранилищ (Angelini, Petre, 1996), в прибрежных водах Чили (Marin, 1997), модели популяций моллюсков (Brewster, Bushek, Dame, 2000), динофлагеллят (Andersen, 1998), фитопланктона (Santos, Nyman, Sosa, 1998), рыб (Jessup, 1998), эколого-экономическая модель эксплуатации мангровых зарослей (Grasso, 1998), экономики рыбного промысла (Wilson, Langton, Van-Orsdel, 1998), модели баланса биогенов в прудах и болотах (Mesple et al., 1997; Sturtevant, 1998). Этих примеров достаточно для того, чтобы показать разнообразие применения языка STELLA в экологическом моделировании.

Принципиальное отличие использования в экологическом моделировании специализированного языка от применения универсальных языков (таких как C++, Pascal, Delphi, Visual Basic и др.) заключается в том, что в первом случае пользователь формулирует сам лишь конструкцию модели, а моделирующий алгоритм и программа создаются автоматически. Во втором случае все эти процессы, в том числе и отладка программы, которая может оказаться очень трудоемкой, ложатся на плечи пользователя. Однако за все удобства использования специализированного языка приходится расплачиваться существенным ограничением конструкций моделей, которые можно описать

средствами данного языка. Успех специализированного языка определяется оптимальным решением компромисса между широтой возможных типов моделей и сложностью самого языка. В языке STELLA такой оптимум найден на основе использования математического аппарата численного решения системы дифференциальных уравнений первого порядка и развитого графического интерфейса в стиле программных продуктов фирмы Microsoft.

Подробное описание языка STELLA приведено во многих руководствах (Hannon, 1994; Ащепкова, 2002). Экологические приложения языка STELLA рассматриваются в монографии Меншуткина и Клековского (2006). Здесь дается только небольшой иллюстративный пример.

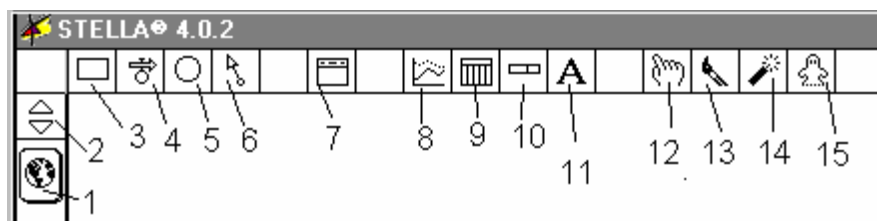


Рис. 1.2.2.1. Рабочее меню языка Stella

1 — указатель режимов моделирования, 2 — переключатель режимов моделирования, 3 — создание объекта типа **reservoir**, 4 — создание объекта типа **flow**, 5 — создание объекта типа **converter**, 6 — создание объекта типа **connector**, 7 — создание объекта типа **sector**, 8 — создание графика, 9 — создание таблицы, 10 — создание окна переменной, 11 — создание надписей, 12 — перетаскивание объектов при помощи мыши, 13 — изменение цвета объектов, 14 — уничтожение объектов, 15 — создание дубликата объекта («призрак»)

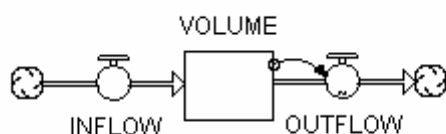


Рис. 1.2.2.2. Блок-схема модели водного баланса с применением анимации

```

□ VOLUME(t) = VOLUME(t - dt) + (INFLOW - OUTFLOW) * dt
INIT VOLUME = 100
INFLOWS:
  ⚙ INFLOW = RANDOM(10,50)
OUTFLOWS:
  ⚙ OUTFLOW = GRAPH(VOLUME)
    (0.00, 0.00), (10.0, 0.00), (20.0, 0.00), (30.0, 0.00), (40.0, 2.50), (50.0, 7.00), (60.0, 18.0),
    (70.0, 32.0), (80.0, 50.5), (90.0, 70.0), (100, 99.0)
  
```

Рис. 1.2.2.3. Вид текста программы модели водного баланса

Рассмотренные примеры экологических моделей, выполненных при помощи языка STELLA, дают возможность оценить достоинства и недостатки такого подхода. К несомненным достоинствам применения языка моделирования STELLA относится простота и легкость создания достаточно сложных моделей. Это особенно важно при отсутствии у пользователя навыков работы с универсальными языками программирования. Эффект почти немедленного получения результата, да еще в хорошо оформленном графическом виде очень важен, особенно при обучении современным методам экологических исследований. Другое достоинство языка STELLA — это прозрачность и наглядность всего процесса создания, работы и исследования модели, что далеко не всегда удается достичь при использовании универсальных средств программирования. Важно, что блок-схема, которая при традиционном подходе является лишь отчетным и демонстрационным материалом, в языке STELLA представляет собой неотъемлемую часть модели.

С другой стороны, далеко не всякая задача экологического моделирования может быть эффективно решена при помощи применения языка моделирования STELLA. Например, задачи, свя-

занные с индивидуальным подходом (individual — based models), очень неудобны для применения языка STELLA. Дело в том, что такой подход предусматривает в явном виде моделирование процессов появления новых объектов и их гибели в самом процессе работы модели. В языке STELLA нет операторов для имитации таких событий, и приходится идти на всякие ухищрения, которые сводят на нет главное достоинство языка — ясность и прозрачность программы. Дело в том, что STELLA не просто язык моделирования, а язык моделирования совершенно определенного класса объектов, вне которого он быстро теряет свою эффективность.

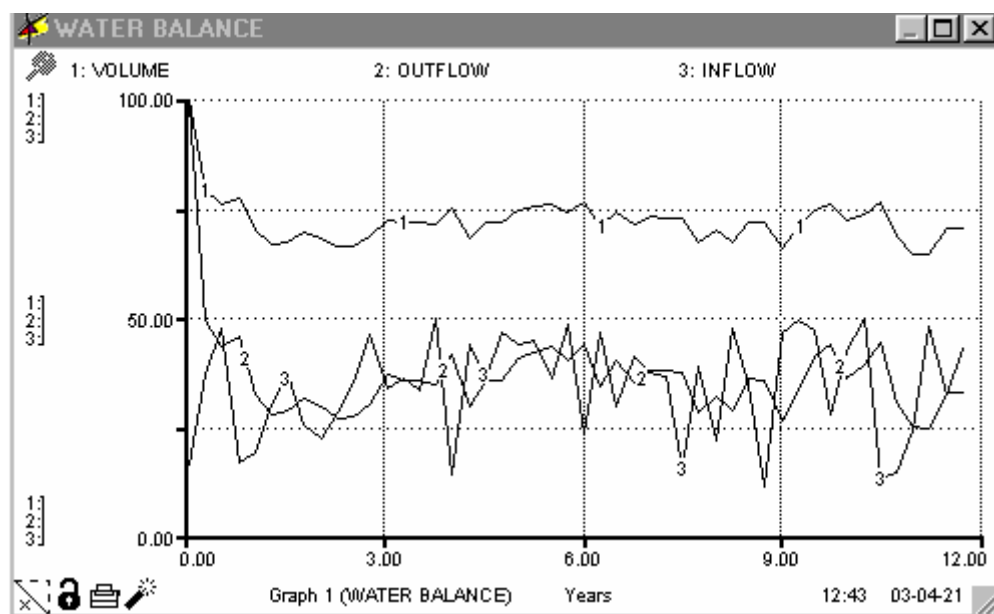


Рис. 1.2.2.4. Пример результата работы модели водного баланса

Для языка STELLA характерно описание потоков вещества и энергии, поэтому его применение вполне естественно в проблематике экологических задач, которые ставились в свое время Международной Биологической программой (IBP). Рассмотренные в разделах 2.1.5., 2.3.1. и 2.4.3. модели биоэнергетики клеща, модели потоков биогенов в водной экологической системе или сообществе животных — это как раз те проблемы, в которых применение языка STELLA наиболее эффективно. Если дело касается пространственного распределения экологических элементов, особенно в двухмерном или трехмерном случае, то применение языка STELLA еще вполне возможно, но порождает довольно громоздкие конструкции. Разработчики языка ввели в последние его версии развитый аппарат блочного построения моделей, что естественно, облегчает положение, но, когда счет элементов идет на сотни, то язык STELLA становится практически не пригодным.

Хотя STELLA — это язык моделирования непрерывных процессов, но при его помощи довольно удобно моделировать и дискретные объекты, например конечные автоматы с небольшой размерностью (не более 6-10) матриц перехода.

Язык STELLA хорошо приспособлен для имитации случайных процессов, хотя встроенные методы статистической обработки оставляют желать лучшего. Введение в последние версии этого языка средств экспорта и импорта данных, конечно, позволяет выйти из положения, но при этом пропадает эффект немедленного получения результата, столь важный при поисковых исследованиях и особенно при обучении.

1.2.3. Конечные автоматы

Теория конечных автоматов берет свое начало от прикладных задач конструирования электротехнических и электронных схем, что наложило некоторый отпечаток на применяемую в ней терминологию. Однако в настоящее время — это сформировавшийся раздел дискретной математики с широким спектром приложений, в числе которых есть и экология. В настоящем разделе излагаются самые общие сведения из теории конечных автоматов, которые необходимы для понимания последующего

изложения. Подробные сведения в строгом математическом изложении можно найти в специальных монографиях (Айзерман и др., 1963; Глушков, 1962; Мелихов, 1971; Цетлин, 1970).

Конечным автоматом называется такой математический объект, который может находиться в одном из конечного множества состояний $q \in Q$ и изменять это состояние при воздействии внешнего сигнала $x \in X$. При этом автомат может влиять на другие объекты посредством выходного сигнала $y \in Y$. Конечный автомат функционирует в дискретном времени. Это означает, что переход из одного состояния в следующее осуществляется скачком через промежуток времени Δt . Если переходы происходят через равные промежутки времени, то автомат называется **синхронным**, если через разные, то **асинхронным**. В дальнейшем будут рассматриваться только синхронные автоматы.

Состояние автомата в момент времени t $q(t)$ однозначно определяется предыдущим состоянием $q(t-1)$ и входным воздействием $x(t)$:

$$q(t) = \varphi(q(t-1), x(t)), \quad (1.2.3.1.)$$

где φ — функция переходов.

Выходной сигнал $y(t)$ всегда следует за входным сигналом $x(t)$. Если полагается, что сначала после поступления входного сигнала генерируется выходной сигнал, а уж затем происходит переход автомата в новое состояние, то такой автомат называется **автоматом Мили** и определяется соотношениями:

$$\begin{aligned} q(t) &= \varphi(q(t-1), x(t)) \\ y(t) &= \phi(q(t-1), x(t)), \end{aligned} \quad (1.2.3.2.)$$

где ϕ — функция выходов.

Если полагать, что после получения входного сигнала, автомат сначала переходит в новое состояние, а уж потом генерирует выходной сигнал, то такой автомат называется **автоматом Мура** и определяется соотношениями:

$$\begin{aligned} q(t) &= \varphi(q(t-1), x(t)) \\ y(t) &= \phi(q(t), x(t)) \end{aligned} \quad (1.2.3.3.)$$

Если выходной сигнал определяется только состоянием автомата, то такой автомат называется **правильным**. В дальнейшем изложении будут рассматриваться только правильные автоматы Мура.

Способы задания автомата могут быть аналитическими, геометрическими и матричными.

Аналитическое задание автомата предусматривает задание пяти объектов:

1. конечного множества $X \in \{x_i\}$, называемого **входным алфавитом**,
2. конечного множества $Y \in \{y_i\}$, называемого **выходным алфавитом**,
3. конечного множества $Q \in \{q_i\}$, называемого **алфавитом состояний**,
4. элемента $q_1 \in Q$, называемого **начальным состоянием**,
5. **отображения** F множества Q в себя, которое любому $q \in Q$ и каждому входному сигналу $x \in X$ сопоставляет состояние $q_k \in Q$, определяющееся функцией переходов $\varphi(q, x)$, и выходной сигнал $y \in Y$, определяющийся функцией выходов $\phi(q, x)$.

Таким образом, автомат (A) можно символически выразить как совокупность пяти объектов:

$$A = \langle X, Q, Y, q_1, F(q \in Q, x \in X) \rangle \quad (1.2.3.4.)$$

Геометрический способ задания автомата сводится к изображению ориентированного графа, вершинами которого являются состояния автомата ($q_k \in Q$), а около каждого ребра (q_k, q_l) ставится значение входного сигнала ($x \in X$), вызывающего переход автомата из состояния q_k в состояние q_l . Кроме этого, каждое ребро отмечается значением выходного сигнала ($y \in Y$).

Графы с нагруженными ребрами обычно называются графоидами, поэтому **ориентированный графоид** — это геометрическая интерпретация абстрактного автомата.

Рассмотрим **матричный** метод задания автомата. Функция переходов может быть представлена в виде матрицы, столбцы которой соответствуют исходным состояниям, колонки — входным сигналам, а сам элемент матрицы является результирующим состоянием автомата.

$$\varphi(q, x) = \begin{pmatrix} \varphi(q_1, x_1) & \varphi(q_2, x_1) & \varphi(q_3, x_1) & \dots & \varphi(q_n, x_1) \\ \varphi(q_1, x_2) & \varphi(q_2, x_2) & \varphi(q_3, x_2) & \dots & \varphi(q_n, x_2) \\ \varphi(q_1, x_3) & \varphi(q_2, x_3) & \varphi(q_3, x_3) & \dots & \varphi(q_n, x_3) \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \varphi(q_1, x_m) & \varphi(q_2, x_m) & \varphi(q_3, x_m) & \dots & \varphi(q_n, x_m) \end{pmatrix} \quad (1.2.3.5.)$$

где n — число возможных состояний автомата, m — число возможных входных сигналов. Аналогичным образом может быть построена матрица выходов автомата.

Бывает полезным создание **матрицы соединений**, элементами которой являются входные сигналы, столбцы соответствуют исходным состояниям автомата, а строки — результирующим состояниям. Если никакое внешнее воздействие не может перевести автомат из состояния q_k в состояние q_l , то элемент матрицы соединений с индексами (k, l) является нулевым.

Поясним введенные понятия простейшим примером. Рассмотрим небольшое олиготрофное озеро. Если на берегу этого озера будет построен населенный пункт с развитой промышленностью (рис. 1.2.3.1.), то фосфорная нагрузка на водоем увеличится, и озеро перейдет из олиготрофного состояния в мезотрофное.

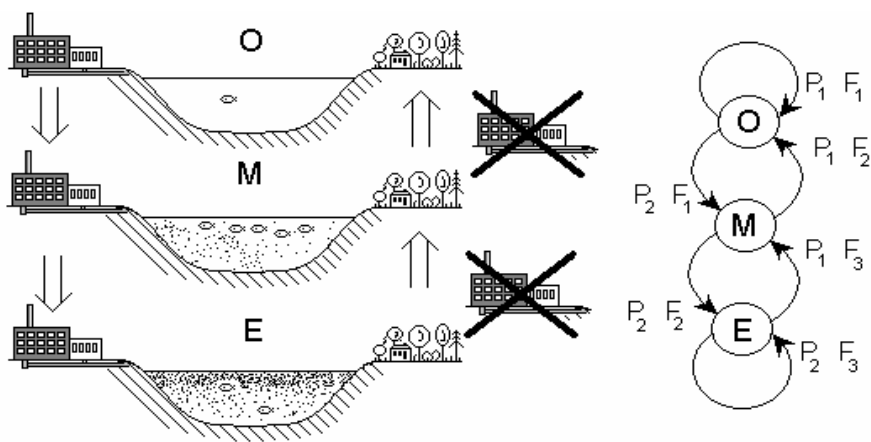


Рис.1.2.3.1. Моделирование процесса изменения трофического статуса озера при помощи конечного автомата с тремя состояниями:

O — олиготрофное, M — мезотрофное и E — эвтрофное состояния водоема. Входное воздействие: P_1 — низкая фосфорная нагрузка, P_2 — высокая фосфорная нагрузка. Выход: F_1 — низкий вылов рыбы, F_2 — высокий вылов рыбы, F_3 — средний вылов рыбы

Если высокая фосфорная нагрузка на озеро будет сохраняться, то водоем не удержится в мезотрофном состоянии и станет эвтрофным. Если же будут приняты меры к снижению фосфорной нагрузки, но озеро может вернуться к первоначальному олиготрофному состоянию.

Озеро находящиеся в эвтрофном состоянии при сохранении высокой фосфорной нагрузки будет сохранять свое состояние, однако существенное снижение интенсивности поступления биогенных элементов в водоем может привести к переходу водоема в мезотрофное состояние. Если рассматривать в качестве выхода моделируемой системы вылов рыбы, то в олиготрофном водоеме он будет минимальным, в мезотрофном вылов существенно увеличится, а в олиготрофных условиях может быть ниже, чем в мезотрофных, например из-за заморных явлений и бурного развития сине-зеленых водорослей. Сказанное, конечно, крайне упрощает действительность и годится только в качестве иллюстративного примера.

В рассматриваемом случае множество состояний автомата состоит из трех элементов $Q = \{O, M, E\}$, где O — олиготрофное, M — мезотрофное и E — эвтрофное состояния водоема. Множество входов состоит всего из двух элементов $X = \{p_1, p_2\}$, где p_1 — низкая фосфорная нагрузка, а p_2 — высокая фосфорная нагрузка. Множество выходов состоит из трех элементов

$Y = \{F_1, F_2, F_3\}$, где F_1 — низкий вылов рыбы, F_2 — высокий вылов рыбы, а F_3 — средний вылов рыбы. Графоид автомата изображен в правой части рис.2.1.

Матрица переходов рассматриваемого автомата имеет вид:

$$\varphi(q, x) = \begin{vmatrix} O & O & M \\ M & E & E \end{vmatrix} \quad (1.2.3.6.)$$

Матрица выходов рассматриваемого автомата имеет вид:

$$\phi(q, x) = \begin{vmatrix} F_1 & F_2 & F_3 \\ F_1 & F_2 & F_3 \end{vmatrix}. \quad (1.2.3.7.)$$

Матрица соединений для данного автомата принимает форму:

$$R(q, q) = \begin{vmatrix} p_1 & p_2 & 0 \\ p_1 & 0 & p_2 \\ 0 & p_1 & p_2 \end{vmatrix}. \quad (1.2.3.8.)$$

Продолжим краткое изложение элементов теории автоматов. Автомат, у которого функция входа постоянна, называется **автономным автоматом**. Для автономных автоматов справедливо следующее утверждение: всякий автономный автомат из любого начального состояния за конечное число временных шагов приходит или к устойчивому стационарному состоянию или к устойчивому циклу. Это свойство автоматов согласуется с весьма широким распространением в живой и неживой природе периодических явлений, которые совершенно не обязательно связаны с периодичностью внешних воздействий. Климатические циклы, биологические часы, нейронные пейсмейкеры, турбулентные пульсации температуры и скорости течения тому примером.

Автомат называется **вполне определенным автоматом**, если отображение F для любой пары элементов q и x . Если это условие не выполняется, то автомат называется **частичным**. Иначе, частичным автоматом называется автомат, у которого функция переходов или выходов определена не для всех пар значений $q \in Q$ и $x \in X$ — в матрицах это символизируется нулевым элементом или прочерком. В приведенном выше примере с эвтрофированием озера автомат является вполне определенным. Однако если рассматривать модель срабатывания уровня воды из водохранилища (рис. 1.2.3.2.), то для состояния минимально низкого уровня воды входное воздействие в виде срабатывания уровня не имеет смысла и называется запрещенным. Таким образом, для частичного автомата можно определить области допустимых и запрещенных внешних воздействий.

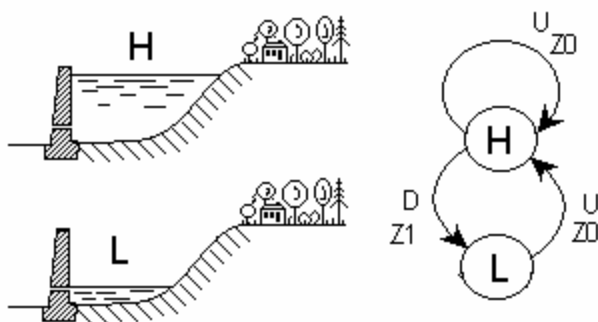


Рис.1.2.3.2. Моделирование процесса изменения уровня водохранилища при помощи конечного автомата с двумя состояниями

H — высокое положение уровня, L — низкое положение уровня. Входное воздействие: D — слив воды из верхнего бьефа, U — отсутствие пропуска воды через плотину. Выход: $Z1$ — выработка электроэнергии, $Z0$ — нет выработки электроэнергии

Состояние автомата называется **достижимым**, если оно является начальным состоянием или в него можно попасть из другого достижимого состояния. (Обращаем внимание на рекурсивность этого определения — в естественных науках определение понятия с использованием того же понятия считается запрещенным приемом и связывается с логическим «порочным кругом», однако в математике это вполне узаконенный прием, который понимают даже компьютеры — например, обращение процедуры к самой себе разрешено в большинстве язы-

ков программирования высокого уровня). Автомат, все состояния которого достижимы, называется **связным**.

Перейдем к обзору важной для экологических приложений **структурной теории автоматов**, которая занимается взаимодействием автоматов между собой.

В определении **произведения** двух автоматов можно выделить два случая: автоматы имеют разные входные алфавиты ($K = A \times B$) и автоматы имеют общий входной алфавит ($K = A \times B$). Рассмотрим первый случай. Пусть исходные автоматы имеют вид:

$$A = \langle X, Q, Y, q_1 \in Q, F(x \in X, y \in Y) \rangle \quad (1.2.3.9.)$$

$$B = \langle U, W, V, w_1 \in W, P(u \in U, v \in V) \rangle, \quad (1.2.3.10.)$$

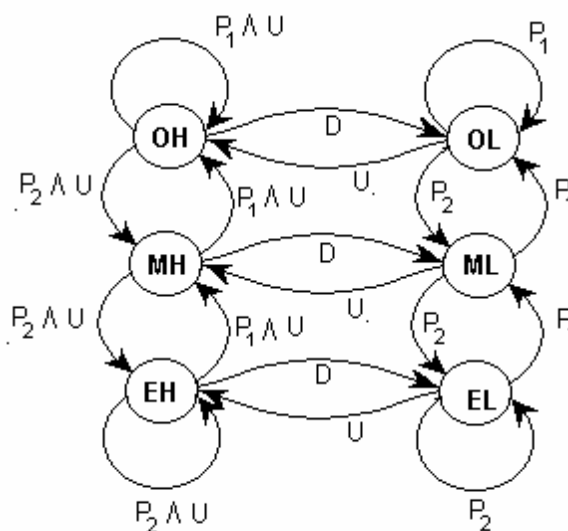
а результирующий автомат представлен в форме:

$$K = \langle Z, H, S, h_1 \in H, R(z \in Z, s \in S) \rangle \quad (1.2.3.11.)$$

Множество состояний результирующего автомата (**H**) представляет собой декартово произведение множеств исходных автоматов ($H = Q \times W$). Аналогично определяются множества входов и выходов результирующего автомата ($Z = X \times U, S = Y \times V$).

Рис.1.2.3.3. Графоид автомата, являющегося произведением автоматов, изображенных на рис. 1.2.3.1. и 1.2.3.2:

Состояния: ОН — олиготрофия при высоком положении уровня воды; ОЛ — олиготрофия при низком положении уровня воды, МН — мезотрофия при высоком положении уровня воды, МЛ — мезотрофия при низком положении уровня воды, ЕН — эвтрофия при высоком положении уровня воды, ЕЛ — эвтрофия при низком положении уровня воды. Входные воздействия: D — слив воды из верхнего бьефа; U — отсутствие пропуска воды через плотину, P₁ — низкая фосфорная нагрузка, P₂ — высокая фосфорная нагрузка



Поясним операцию умножения автоматов примером. Предположим, что возникла необходимость одновременного рассмотрения процессов эвтрофикации и изменения уровня водохранилища. Иными словами, надо создать автомат, который бы объединял свойства автоматов, графоиды которых изображены на рис.1.2.3.1. и 1.2.3.2. Декартово произведение множеств состояний обоих автоматов будет состоять из 6 элементов:

$$H = \{OH, OL, MH, ML, EH, EL\},$$

где ОН — олиготрофия при высоком положении уровня воды, ОЛ — олиготрофия при низком положении уровня воды, МН — мезотрофия при высоком положении уровня воды, МЛ — мезотрофия при низком положении уровня воды, ЕН — эвтрофия при высоком положении уровня воды, ЕЛ — эвтрофия при низком положении уровня воды.

На рис. 1.2.3.3. показан графоид результирующего автомата, причем для упрощения функции выходов не показаны. Полученный автомат является частичным, так как имеет запрещенные входы (нельзя сливать воду из мертвого объема водохранилища!), но связным, так как все его состояния достижимы. Заметим, что сохранение водохранилища в олиготрофном состоянии при высоком

положении уровня требует комбинации воздействий низкой фосфорной нагрузки и несрабатывания уровня ($p1 \wedge U$).

Перейдем к случаю умножения двух автоматов, которые имеют общий входной алфавит ($K = A \otimes B$). Содержательно это означает, что в отличие от рассмотренного выше случая, одни и те же входные сигналы могут воздействовать на состояния автомата A и автомата B. Начнем сразу с примера и попытаемся объединить уже рассмотренный автомат эвтрофирования водоема с автоматом кислородного режима (рис. 1.2.3.4.)

Полагаем, что высокая фосфорная нагрузка вызывает сокращение содержания кислорода в воде водохранилища, а низкая приводит к восстановлению нормального кислородного режима. Конечно, в природе все происходит несравненно более сложно, так что приведенный пример не более чем иллюстрация операций с абстрактными автоматами.

Как и в первом случае умножения автоматов, множество состояний результирующего автомата определяется как декартово произведение множеств состояний исходных автоматов.

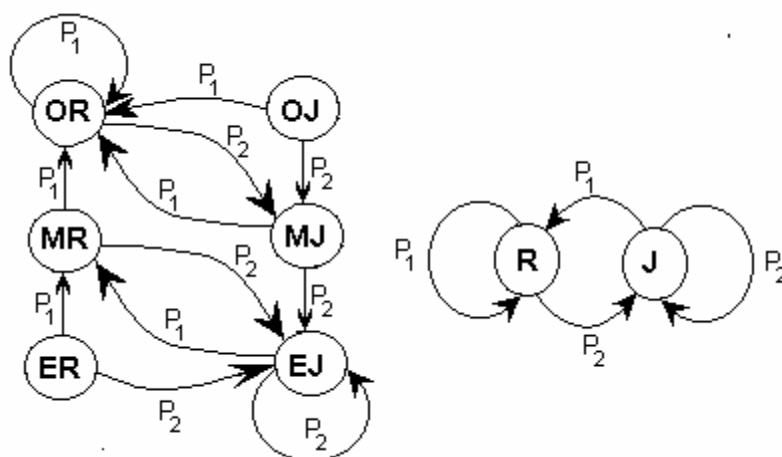


Рис.1.2.3.4. Графоид автомата, имитирующего кислородный режим водоема (справа) и графоид автомата, являющегося произведением автоматов эвтрофикации (рис.1.2.3.1.) и автомата кислородного

режима (слева): Состояния: R — высокое содержание кислорода в воде, J — низкое содержание кислорода в воде, OR — олиготрофия при высоком содержании кислорода, OJ — олиготрофия при низком положении уровня воды, MR — мезотрофия при высоком положении уровня воды, MJ — мезотрофия при низком положении уровня воды, ER — эвтрофия при высоком положении уровня воды, EJ — эвтрофия при низком положении уровня воды. Входные воздействия: P₁ — низкая фосфорная нагрузка, P₂ — высокая фосфорная нагрузка

Различие заключается в том, что функция отображения результирующего автомата определяется как объединение по элементам множества входных сигналов ($x \in X$ — в данном примере фосфорная нагрузка на водоем) элементов отображения исходных автоматов:

$$Rv = \bigcup_{x \in X} (F_x q \times P_x w) \quad (1.2.3.12.)$$

Для случая умножения автоматов эвтрофикации и кислородного режима графоид результирующего автомата приведен на рис.1.2.3.4. Заметим, что если состояния OJ и ER не служат в качестве начальных состояний, то эти состояния являются недостижимыми. Действительно, олиготрофное озеро с сильным дефицитом кислорода — это редкое исключение из лимнологической практики.

Операция **суперпозиции** автоматов ($N = A \times B$) заключается в том, что выходной сигнал автомата А является входным сигналом для автомата В. Естественно, что при этом выходной алфавит автомата А должен совпадать с входным алфавитом автомата В. Результирующий автомат

$$N = \langle X1, H, Y2, h1 \in H, S(x \in X1, y \in Y2) \rangle \quad (1.2.3.13.)$$

имеет множество входов, совпадающее с множеством входов автомата А, и множество выходов, совпадающее с множеством выходов автомата В. Множество состояний автомата N определяется как декартово произведение множеств состояний автоматов А и В.

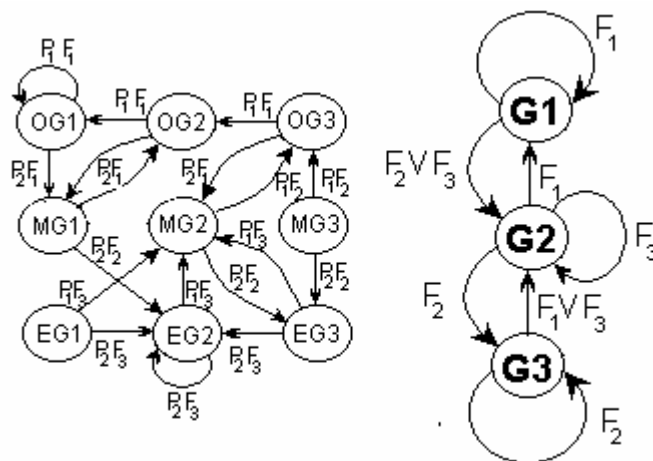


Рис.1.2.3.5. Графоид автомата, имитирующего развитие рыбного хозяйства (справа), и графоид автомата являющегося суперпозицией автоматов эвтрофикации (рис.1.2.3.1.) и рыбного хозяйства (слева)

Состояния: G1 — слабое, G2 — среднее и G3 — высокое развитие рыбного хозяйства, OG1, OG2 и OG3 — олиготрофное состояние водоема в сочетании со слабым, средним и высоким развитием рыбного хозяйства, MG1, MG2 и MG3 — мезотрофное состояние водоема в сочетании со слабым, средним и высоким развитием рыбного хозяйства, EG1, EG2 и EG3 — мезотрофное состояние водоема в сочетании со слабым, средним и высоким развитием рыбного хозяйства. Входные воздействия: P₁ — низкая фосфорная нагрузка, P₂ — высокая фосфорная нагрузка, F₁ — низкий вылов рыбы, F₂ — высокий вылов рыбы, F₃ — средний вылов рыбы.

Обратимся к конкретному примеру и создадим суперпозицию автомата эвтрофикации водоема с автоматом, имитирующим рыбное хозяйство, основанное на вылове рыбы из этого водоема (рис.1.2.3.5.). Предполагается, что рыбное хозяйство может находиться в состоянии слабого (G1), среднего (G2) и высокого развития (G3). Переход из одного состояния в другое определяется выловами рыбы, причем устойчивое состояние G1 соответствует вылову F₁, состояние G2 соответствует вылову F₃, состояние G3 соответствует вылову F₂, а выловы рыбы являются выходами автомата эвтрофикации водоема. Графоид результирующего автомата представлен на рис.1.2.3.5. Слабое развитие рыбного хозяйства в сочетании с эвтрофным состоянием водоема оказалось недостижимым состоянием системы, если только оно не являлось начальным состоянием. Заметим, что при принятых предположениях создать стабильное высокоразвитое рыбное хозяйство оказалось невозможным, поскольку дающее наивысшие величины уловов мезотрофное состояние водоема не стабильно. Наиболее рациональным с точки зрения рыбного хозяйства представляется чередование высоких и низких фосфорных нагрузок с тем, чтобы система колебалась от состояния MG2 к состоянию EG3 и обратно.

На этом закончим беглый обзор структурной теории автоматов и перейдем к понятию **вероятностного** автомата. Для простоты будем рассматривать вероятностные автоматы без выходов:

$$A = \langle X, Q, q1 \in Q, \varphi(q, x) \rangle, \quad (1.2.3.14.)$$

где $\mathbf{X} = \{x_j\}$, $j \in \mathbf{J} = \{1, 2, 3, \dots, m\}$ — входной алфавит, состоящий из m элементов, $\mathbf{Q} = \{q_i\}$, $i \in \mathbf{I} = \{1, 2, 3, \dots, n\}$ — множество состояний, причем $q_1 \in \mathbf{Q}$ — начальное состояние автомата, $\varphi(q, x)$ — функция, которая задает отображение множества $\mathbf{Q} \times \mathbf{X}$ в множество матриц $\mathbf{P} = \{P_j\}$, $j \in \mathbf{J} = \{1, 2, 3, \dots, m\}$, называемое таблицей переходных вероятностей. Для каждой пары (q, x) имеет место

$$\varphi(q, x) = \{p_1(q, x), p_2(q, x), p_3(q, x), \dots, p_n(q, x)\}, \quad (1.2.3.15.)$$

$$p_i(q, x) \geq 0, \sum_i p_i(q, x) = 1$$

Матрицы, составленные из неотрицательных элементов, причем сумма элементов в каждой строке равняется единице, называются **стохастическими матрицами**, которые составляют содержание функции переходов вероятностного автомата.

Вернемся к примеру эвтрофикации водоема. Если предположить что водоем находится в олиготрофном состоянии, то при низкой фосфорной нагрузке за время одного временного шага вероятность сохранить это состояние составляет 0.8. Вероятность же перехода в мезотрофное состояние при тех же условиях составляет 0.2. Если водоем находится в мезотрофном состоянии, то вероятность его возвращения в олиготрофное состояние составляет 0.6, а вероятность сохранить свое состояние 0.4. В случае эвтрофного состояния вероятность сохранения этого состояния будем полагать 0.2 (в основном за счет внутренней фосфорной нагрузки), а переходы в мезотрофное и олиготрофное состояния 0.3 и 0.5 соответственно.

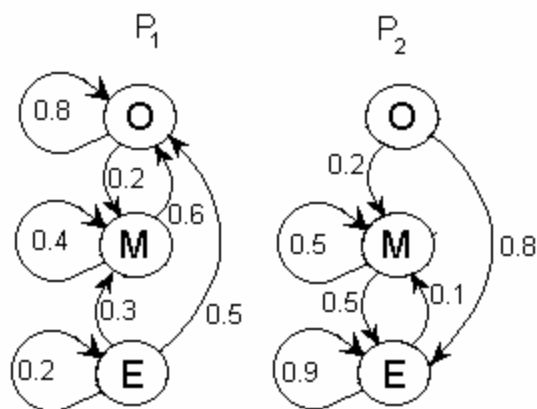


Рис.1.2.3.6. Графоид вероятностного автомата, имитирующего процессы изменения трофического статуса водоема:

P_1 — малая фосфорная нагрузка, P_2 — высокая фосфорная нагрузка. О — олиготрофное состояние водоема, М — мезотрофное состояние водоема, Е — эвтрофное состояние водоема. Числа при дугах графоида — вероятности переходов

При принятых вероятностях переходов матрица переходов для входного воздействия P_1 примет вид:

$$P_{P_1} = \begin{vmatrix} 0.8 & 0.2 & 0 \\ 0.6 & 0.4 & 0 \\ 0.5 & 0.3 & 0.2 \end{vmatrix} \quad (1.2.3.16.)$$

Аналогичным образом можно сконструировать матрицу переходов и для случая высокой фосфорной нагрузки:

$$P_{P_2} = \begin{vmatrix} 0 & 0.2 & 0.8 \\ 0 & 0.5 & 0.5 \\ 0 & 0.1 & 0.9 \end{vmatrix} \quad (1.2.3.17.).$$

На рис.1.2.3.6 представлен графоид вероятностного автомата, имитирующего изменения трофического статуса экологической системы водоема. По существу, детерминированные автоматы, рассмотренные в начале этого раздела, являются частными случаями вероятностных автоматов, у которых матрицы вероятностных переходов принимают значение единицы. На случай вероятност-

ных автоматов распространяются все приемы композиции автоматов (умножение, суммирование, суперпозиция), которые специально рассматриваться не будут.

Если для автономного детерминированного автомата предельными (финальными) являются устойчивые состояния или циклы, то для автономного вероятностного автомата можно определить **финальные вероятности** нахождения автомата в каждом состоянии (pf_i). Для нахождения этих финальных вероятностей следует решить систему алгебраических уравнений в правой части которых находятся финальные вероятности для i -го состояния, а в левой — сумма произведений для финальных вероятностей для каждого состояния на вероятность перехода из этого состояния в i -ое состояние (p_{ji}).

$$pf_i = \sum_{j=1}^n p_{ji} pf_j \quad \sum_{j=1}^n pf_j = 1$$

Для примера, изображенного на рис.1.2.3.6. такая система уравнений будет иметь вид:

$$\begin{aligned} pfO &= 0.8 pfO + 0.6 pfM + 0.5 pfE \\ pfM &= 0.2 pfO + 0.4 pfM + 0.3 pfE \\ pfE &= 0.0 pfO + 0.0 pfM + 0.2 pfE \\ pfO + pfM + pfE &= 1 \end{aligned} \quad (1.2.3.18.)$$

Решая эту систему, получаем $pfO = 0.75$, $pfM = 0.25$, $pfE = 0.0$. Это означает, что если в течение длительного времени будут сохраняться условия низкой фосфорной нагрузки, то три четверти времени водная экосистема будет находиться в олиготрофном состоянии и одну четверть времени в мезотрофном, а эвтрофное состояние вообще окажется недостижимым (если, конечно, оно не было начальным).

Запишем систему уравнений для условий высокой фосфорной нагрузки:

$$\begin{aligned} pfO &= 0.0 pfO + 0.0 pfM + 0.0 pfE \\ pfM &= 0.2 pfO + 0.5 pfM + 0.1 pfE \\ pfE &= 0.8 pfO + 0.5 pfM + 0.9 pfE \\ pfO + pfM + pfE &= 1 \end{aligned} \quad (1.2.3.19.)$$

В этом случае $pfO = 0.0$, $pfM = 0.25$, $pfE = 0.75$, т.е. олиготрофное состояние оказывается недостижимым, а большинство времени экологическая система находится в эвтрофном состоянии.

1.2.4. Клеточные автоматы

Частным, но существенным для экологических приложений, случаем конечного автомата является **клеточный автомат** (Wolfram, 1984). В понятие клеточного автомата (CA — cellular automata), помимо уже рассмотренных выше свойств, входит расположение автомата на плоскости и задание соседних с ним других таких же автоматов.

$$CA = \langle X, Q, L, q_1, F(q \in Q, q_n \in Q, x \in X) \rangle \quad (1.2.4.1.),$$

где L — множество автоматов, которые являются соседями данного автомата, q_n — состояния соседних автоматов. Таким образом, состояние клеточного автомата в последующий момент времени зависит не только от входного сигнала и состояния самого автомата, но и от состояний всех соседних автоматов.

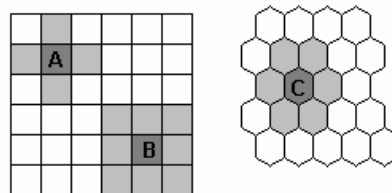


Рис.1.2.4.1. Возможные схемы определения соседей для клеточного автомата:

A, B — в прямоугольной сетке, C — в гексагональной сетке

На рис.1.2.4.1. представлены некоторые варианты определения соседей в прямоугольной и гексагональной сетках. Вариант A соответствует 4 соседним клеткам, вариант B — 8 и вариант C — 6 соседям (Czaran, 1998).

Одной из первых моделей, которая обеспечила широкую известность клеточным автоматам, была модель «LIFE» Гарднера (программная реализация этой модели очень проста (Очков, Рахаев,

1995)). Сетка в этой модели прямоугольная, а схема соседования по варианту В. Моделирующий алгоритм сводится к двум правилам:

1. В пустой клетке возникает особь, если в ее окружении есть 3 другие особи.
2. Если у живой особи есть 2 или 3 живых соседа, то эта особь выживает. Если соседей меньше 2, то особь гибнет от одиночества, а если больше 3, то гибнет от перенаселения.

Модель эта замечательна тем, что при очень простом устройстве способна давать очень сложные и неожиданные пространственные структуры (рис.1.2.4.2.).

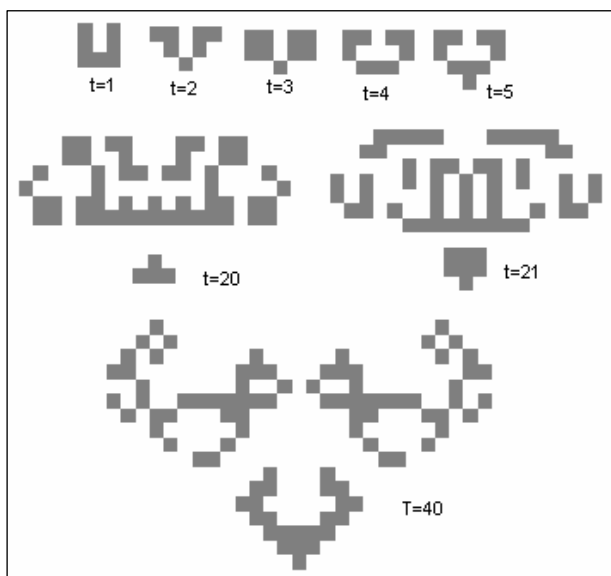


Рис.1.2.4.2. Некоторые последовательные состояния одной реализации модели «LIFE»

Более сложные конструкции клеточных автоматов нашли широкое применение в области ландшафтного моделирования (Karafyllidis, Thanailakis, 1997; Balzter et al., 1998; Alonso, Sole, 2000).

1.2.5. Многозначная (нечеткая) логика

В классической теории множеств полагается, что элемент может являться членом какого-либо множества, но может и не являться, третьего не дано. Однако, как это подчеркивалось во введении, экология и гидробиология, в частности, характерна принципиальной нечеткостью многих своих понятий. Например, трофическое состояние водоема. Известно довольно много шкал, которые связывают трофический статус водоема с величиной первичной продукции, концентрацией хлорофилла «а», биомассой зоопланктона, коэффициентом разнообразия Шеннона (Китаев, 1984, 2007; Кajak, 1998; Алимов, 2000). Каждый гидробиолог интуитивно понимает, что никакой резкой границы между мезотрофными и эвтрофными водоемами нет и не редки случаи, когда по одним показателям озеро является эвтрофным, а по другим — мезотрофным (например, Андронникова, Мокиевский, 1984). Так что идея размытости вполне органична для экологии, надо только придать этой размытости строгое количественное оформление, что и сделал профессор Калифорнийского университета Заде в 1965 году (Zadeh, 1965).

Начнем с того, что несколько формализуем понятие обычного четкого множества введением **функции принадлежности** $\mu(x)$. Если данный объект x является элементом множества X ($x \in X$), то его функция принадлежности равна единице ($\mu(x)=1$), в противном случае она равна нулю ($\mu(x)=0$). Вся идея нечетких множеств заключается в том, что функция принадлежности может принимать значения не только ноль и единица, но и любые иные в промежутке от нуля до единицы.

Поясним сказанное примером. Здислав Кайак (Kajak, 1998) в своем учебнике по лимнологии приводит (стр.218) таблицу, из которой следует, что мезотрофными являются озера с первичной продукцией от 250 до 10 $\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ и концентрацией общего фосфора от 10 до 30 mg dm^{-3} .

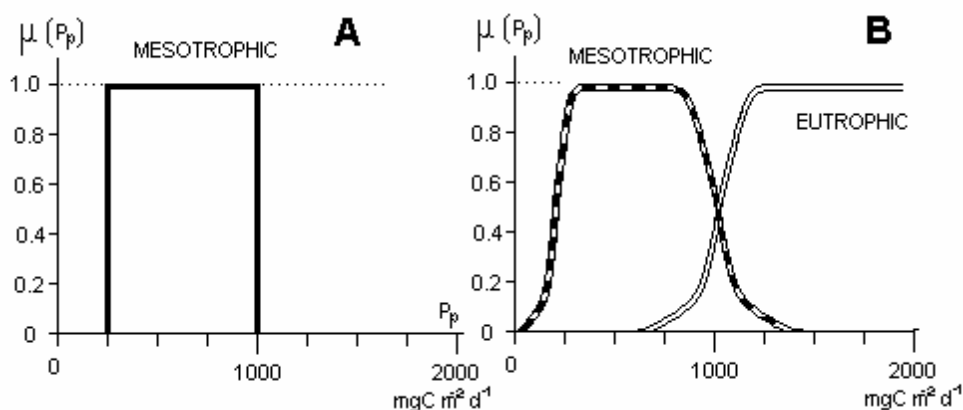


Рис.1.2.5.1. Определение трофического статуса озера:
(A — четкое, B — размытое)

На рис.1.2.5.1. представлено понимание термина «мезотрофия» в четкой (A) и размытой (B) интерпретации. В первом случае озеро с первичной продукцией $10 \text{ mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ является мезотрофным, а с продукцией $15 \text{ mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ — это уже эвтрофное озеро. Не говоря уже о точности определения первичной продукции, с первого взгляда видна условность такого деления. При нечетком подходе величине продукции в $10 \text{ mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ соответствует значение функции принадлежности 0.5 ($\mu_M(10)=0.5$), при продукции $8 \text{ mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ — это единица ($\mu_M(8)=1.0$), а при первичной продукции в $20 \text{ mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ — это нуль ($\mu_M(20)=0.0$). Сказанное означает, что при продукции $8 \text{ mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ мы полностью уверены, что перед нами мезотрофное озеро, в случае $10 \text{ mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ наша уверенность сокращается наполовину, а при $20 \text{ mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ никаких разговоров о мезотрофии быть не может — это явно эвтрофное озеро.

Конечно, определение функции принадлежности — во многом дело субъективное. У Роберта Ветцеля она одна, а у Георгия Георгиевича Винберга была несколько другая. Величина $\mu_A(x)$ означает действительно **субъективную** оценку степени принадлежности объекта x к множеству A .

Часто субъективность отождествляют с антинаучностью и всячески стараются ее избежать, во всяком случае, в печатных публикациях. Понятие нечеткости придает субъективности ясную количественную интерпретацию и вводит ее в круг научного знания.

Обратим внимание на связь четкого и размытого множеств. По существу, всякое четкое множество является частным случаем размытого множества со специфической функцией принадлежности.

Для размытых множеств действительны все те операции, которые применимы к четким множествам, однако для нечетких множеств имеется несколько вариантов объединения и пересечения.

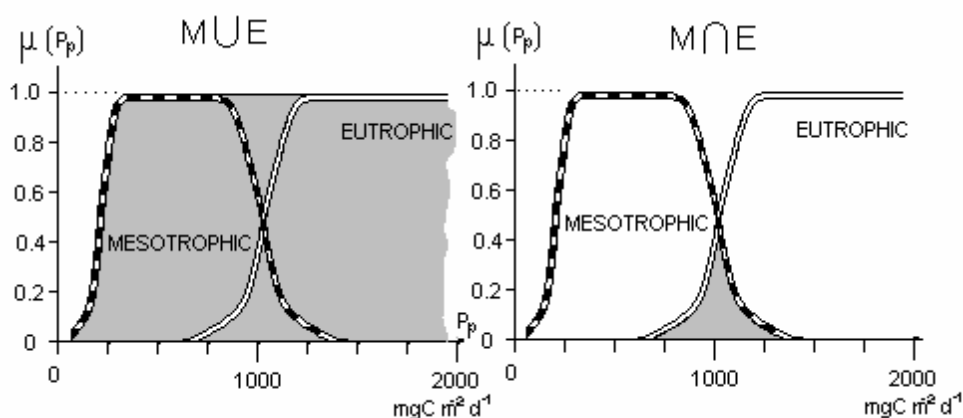


Рис.1.2.5.2.Объединение ($M \cup E$) и пересечение ($M \cap E$) размытых множеств

На рис.1.2.5.2. показаны функции принадлежности объединения и пересечения множества мезотрофных и эвтрофных озер.

$$\mu_{M \cup E}(P_p) = \min(1, \mu_M(P_p) + \mu_E(P_p)) \quad (1.2.5.1.)$$

$$\mu_{M \cap E}(P_p) = \min(\mu_M(P_p), \mu_E(P_p)) \quad (1.2.5.2.)$$

В разделе 4.3. используются операции нечеткой логики, однако сначала придется напомнить основные положения классической **двухзначной логики**, которая признает только две оценки высказываний — **истинно** или **ложно** («True» или «1» и «False» или «0» на языке современных компьютеров). Итак, в классической логике (или соответствующей ей булевой алгебре) переменная может принимать только два значения 0 или 1. Одноместная (т.е. с одним аргументом) операция в классической логике всего одна — **отрицание**.

$$\bar{X} = 1 - x \quad (1.2.5.3.)$$

Если, например, утверждается, что вода в реке Варте удовлетворяет III классу чистоты, то отрицание этого положения соответствует тому, что вода в реке Варте не удовлетворяет III классу чистоты.

Некоторые (всего их 16) двухместные операции классической логики представлены в таблице 1.2.5.1.

Например, если установлено, что некоторое озеро эвтрофно (X) и что в нем обитают караси (Y), то утверждение о том, что в этом озере обитают караси и оно эвтрофно соответствует **конъюнкции**, а утверждение о том, что или в озере обитают караси, или оно эвтрофно, или и то, и другое вместе, соответствует **дизъюнкции**. Особое значение для экологического моделирования имеет операция импликации. Если озеро эвтрофное, то в нем водятся караси — это типичная **импликация**. По существу, матрицы переходов автоматов, которые рассматриваются в разделе 1.2.3., представляют собой собрание импликаций такого типа: «Если озеро находилось в олиготрофном состоянии и фосфорная нагрузка увеличилась, то озеро перейдет в мезотрофное состояние». Утверждение, следующее после слова «если», называется **антецедентом** или **предпосылкой**, а после «то» — **заключением** или **выводом**. При первом знакомстве с логикой обычно возникает интуитивное возмущение операцией импликации, которая при ложной предпосылке позволяет считать истинным любое утверждение. Например, истинна следующая импликация «если в Рыбинском водохранилище в изобилии водятся крокодилы, то вода в этом водохранилище обладает всеми качествами пива» или «если все овцы квадратные, то овцы кормят электрическим током».

Таблица 1.2.5.1.

Основные функции двухзначной логики

Название	Формула	Значение			
		X=0, Y=0	X=0, Y=1	X=1, Y=0	X=1, Y=1
Конъюнкция (AND)	$Z = X \wedge Y$	0	0	0	1
Дизъюнкция (OR)	$Z = X \vee Y$	0	1	1	1
Импликация (IF)	$Z = X \rightarrow Y$	1	1	0	1
Эквивалентность (EQV)	$Z = X \leftrightarrow Y$	1	0	0	1
Исключающее «или» (EXOR)	$Z = X \oplus Y$	0	1	1	0

Размытая или нечеткая логика является расширением классической логики на большее, чем два, число значений истинности. Одной из первых нечетких логик была логика Лукасевича, в которой было три значения: 1 — истинно, $\frac{1}{2}$ — неопределенность и 0 — ложно. В таблице 1.2.5.2. приведены значения основных функций в логике Лукасевича.

Таблица 1.2.5.2. показывает, что в тех случаях, где фигурируют только истина и ложь, логика Лукасевича полностью совпадает с классической, но там, где возникает неопределенность, появляются различия. Например, если озеро эвтрофное, но о том, что в эвтрофных озерах обязательно водятся караси, нам ничего не известно ($Y = \frac{1}{2}$), то и о карасях в данном озере мы ничего сказать не можем. Кроме логики Лукасевича существуют другие трехзначные ло-

гики (Клини, Бочвара, Рейхенбаха, Хейтинга), но для разрушения стереотипа деления всех высказываний только на абсолютно истинные и заведомо ложные беглого знакомства с логикой Лукасевича вполне достаточно.

Таблица 1.2.5.2.

Основные функции логики Лукасевича

X	Y	$Z = X \wedge Y$	$Z = X \vee Y$	$Z = X \rightarrow Y$	$Z = X \leftrightarrow Y$
0	0	0	0	1	1
0	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}$	1	$\frac{1}{2}$
0	1	0	1	1	0
$\frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	1	1
$\frac{1}{2}$	1	$\frac{1}{2}$	1	1	$\frac{1}{2}$
1	0	0	1	0	0
1	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	1	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
1	1	1	1	1	1

Теперь перейдем к **нечеткой логике**, которая имеет непрерывный спектр значений истинности: от заведомой лжи (0) до неоспоримой истины (1). Начнем с того, что нечетких логик существует много. В таблице 1.2.5.3. приведены основные операции для наиболее простых и употребительных на практике случаев.

Обратимся к примерам. Типичное экологическое приложение конъюнкции — это определение продукции растений (PROD) в зависимости от интенсивности света (LIGHT) и поступления биогенов (PHOS):

$$\text{PROD} = \text{LIGHT} \wedge \text{PHOS} \quad (1.2.5.4.)$$

В минимаксной логике это приводит к закону Либиха $\text{PROD} = \min(\text{LIGHT}, \text{PHOS})$, который часто применяется в моделях фитопланктона (Jorgensen, 1998). В вероятностной логике это приводит к выражению $\text{PROD} = \text{LIGHT} \times \text{PHOS}$, которое находит применение в моделях фитоценозов леса (Botkin, 1993). Применения ограничительной логики в экологическом моделировании автору не известны.

Типичное экологическое приложение дизъюнкции — это определение общей смертности рыб (MORT) в зависимости от интенсивности промысла (FISHERY) и естественной смертности от воздействия хищников (PRED):

Таблица 1.2.5.3.

Основные функции различных типов нечетких логик

Операция	Минимаксная логика	Ограничительная логика	Вероятностная логика
Отрицание	$1 - x$	$1 - x$	$1 - x$
Конъюнкция	$\min(x, y)$	$\max(0, x+y-1)$	xy
Дизъюнкция	$\max(x, y)$	$\min(1, x+y)$	$x + y - xy$

$$\text{MORT} = \text{FISHERY} \vee \text{PRED} \quad (1.2.5.5.)$$

Вслучае применения вероятностной логики это приводит к известному в ихтиологии соотношению между промысловой и естественной смертностью:

$$\text{MORT} = \text{FISHERY} + \text{PRED} - \text{FISHERY} \times \text{PRED} \quad (1.2.5.6.)$$

Применение минимаксной логики соответствует экологической концепции «узкого места» или «решающего фактора»:

$$\text{MORT} = \max(\text{FISHERY}, \text{PRED}) \quad (1.2.5.7.)$$

Перечисленными в таблице 1.2.5.3. зависимостями далеко не исчерпывается богатство операций нечеткой логики. Например, формула, аналогичная формуле для отрицания в классической логике ($\bar{X} = 1 - X$), оказывается для размытой логики далеко не единственной.

Операция отрицания $\bar{X} = (x, \lambda)$ осуществляется при помощи соотношения:

$$\bar{x} = \frac{1-x}{1+\lambda x}, \quad (1.2.5.8.)$$

где λ — коэффициент «жесткости» логической связи отрицания. При $\lambda=0$ зависимость приобретает вид прямой линии с угловым коэффициентом -1 (рис. 1.2.5.3). При $\lambda>0$ эта зависимость приобретает вид вогнутой в сторону оси абсцисс кривой, что соответствует более «жесткому» или категоричному отрицанию. Наоборот, при $\lambda<0$ зависимость приобретает вид выпуклой кривой, что соответствует более «мягкому» или менее категоричному отрицанию.

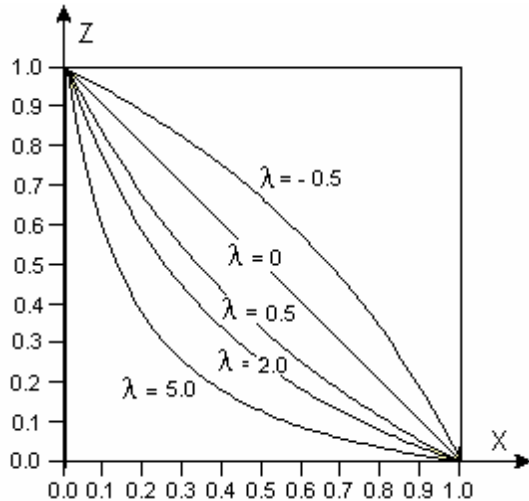


Рис.1.2.5.3. Функция отрицания в нечеткой логике

Поясним сказанное примером. Предположим, что истинность высказывания «в эвтрофном озере есть зимний дефицит кислорода» мы оцениваем на среднем уровне ($x=0.6$), а вот истинность обратного высказывания «в эвтрофном озере нет зимнего дефицита кислорода» следует оценить не $1 - 0.6 = 0.4$, а ниже, т.к. никакой дополнительной информации об этом озере нет и гарантировать отсутствие замора рискованно — в данном случае уместно «жесткое» отрицание.

Операция конъюнкции $z = (x, y, \lambda)$ осуществляется при помощи соотношения:

$$z = \frac{xy}{\lambda + (1-\lambda)(x+y-xy)}, \quad (1.2.5.9.)$$

где λ — коэффициент «жесткости» конъюнкции. При $\lambda=1$ зависимость приобретает вид произведения исходных переменных, что можно уподобить случаю перемножения вероятностей двух независимых событий (рис. 1.2.5.4). При $\lambda>1$ зависимость приобретает более «жесткий» характер, т.е. для уверенности в истинности величины z требуется очень высокая уверенность в истинности каждой из исходных переменных (x и y). «Мягкая» конъюнкция ($\lambda<1$) соответствует случаю, при котором требования к высокой достоверности исходных переменных снижаются. При $\lambda<0$ формула не имеет смысла.

Операция дизъюнкции $z = (x, y, \lambda)$ осуществляется при помощи соотношения:

$$z = \frac{x+y-(2-\lambda)xy}{\lambda+(1-\lambda)xy}, \quad (1.2.5.10.)$$

где λ — коэффициент «жесткости» дизъюнкции. При $\lambda=1$ зависимость приобретает вид $x+y-xy$, что можно уподобить случаю сложения вероятностей двух событий (рис. 1.2.5.4.). При $\lambda>1$ зависимость, в противоположность зависимости для конъюнкции, приобретает более «мягкий» характер, т.е. для уверенности в истинности величины z требуется хоть какая-то уверенность в истинности одной из исходных переменных (x и y). «Жесткая» дизъюнкция ($\lambda<1$) соответствует случаю, при котором истинность величины z определяется наибольшей истинностью любой из исходных переменных. Иными словами, при этом дизъюнкция приближается к функции жесткого максимума. При $\lambda<0$ формула не имеет смысла.

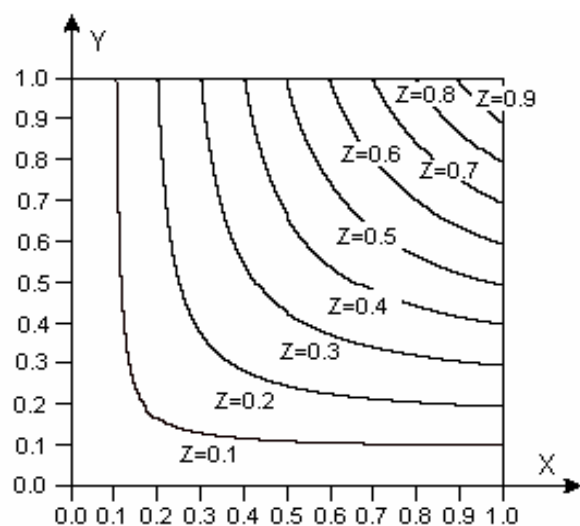


Рис.1.2.5.4. Функция конъюнкции в нечеткой логике

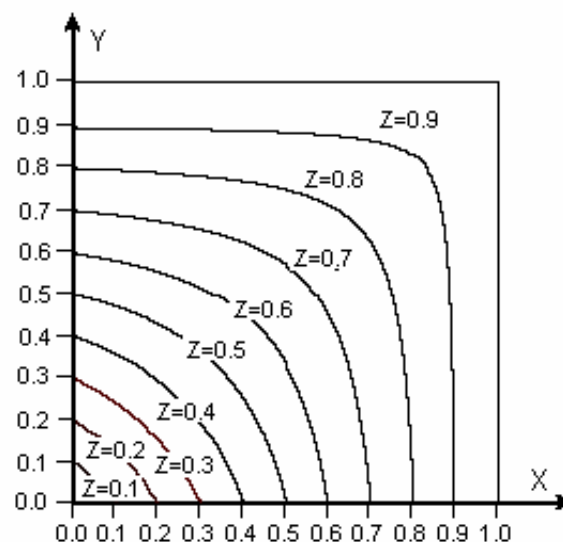
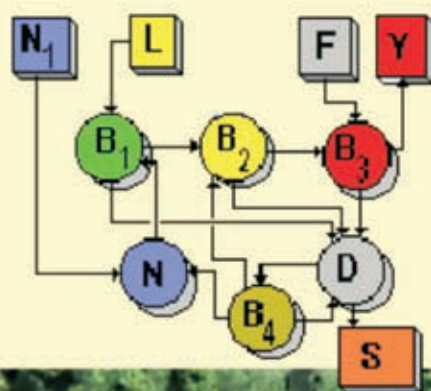


Рис.1.2.5.5. Функция дизъюнкции в нечеткой логике

Важной при построении дискретных моделей и экспертных систем является функция нечеткой импликации или нечеткого вывода (Klir , Folger , 1988; Zimmerman, 1991; Хирота, 1993; Леоненков, 2003).

Часть 2

ПРАКТИКА МОДЕЛИРОВАНИЯ



ГЛАВА 2.1

МОДЕЛИ НА УРОВНЕ ИНДИВИДУУМА

Материал этой главы достаточно фрагментарен и представляет собой примеры моделей из области физиологии и биоэнергетики, которые выполнялись в соавторстве со специалистами в своих областях. Основной смысл этой главы заключается в том, чтобы показать, что исходя из конкретной задачи и конкретного объекта моделирования, следует применять различные математические аппараты для построения имитационных моделей. Так, в случае моделирования водно-солевого обмена рыбы (раздел 2.1.1.) и энергетического баланса клеща (раздел 2.1.5.) был применен аппарат конечно-разностных уравнений, а в случае нервного механизма взлета и посадки саранчи (раздел 2.1.3.) и головного мозга человека (раздел 2.1.4.) целесообразным оказался дискретный подход. Что касается механизма регуляции внутримозгового кровообращения (раздел 2.1.2.), то первоначальные варианты модели основывались на численном решении уравнений гидродинамики, но для решения конкретной задачи реакции системы на гравитационные перегрузки более результативным оказался дискретный подход.

2.1.1. Модель водно-солевого обмена рыбы

Настоящий раздел посвящен моделированию водно-солевого обмена тихоокеанского лосося — нерки (*Oncorhynchus nerka*). Это типичный представитель рыб, нерестующих в пресной воде и способных на одной из миграций жизненного цикла к существованию в морской воде. Многолетние исследования осмотической и ионной регуляции у нерки на разных стадиях развития (Закс, Соколова, 1965; Наточин и др., 1969, 1975) создали предпосылку для математического моделирования динамики водно-солевого обмена у проходных рыб. Создание такой модели представляет интерес по ряду причин: оно позволяет свести воедино все результаты физиолого-биохимических исследований, дает возможность проверить правильность теоретических представлений о механизме водно-солевого гомеостаза проходных рыб, его связи с рядом других физиологических процессов (гемодинамика, проницаемость покровов, поступление воды и солей с пищей и др.) и, наконец, применить ее для решения вопросов акклиматизации рыб и их готовности к скату в море.

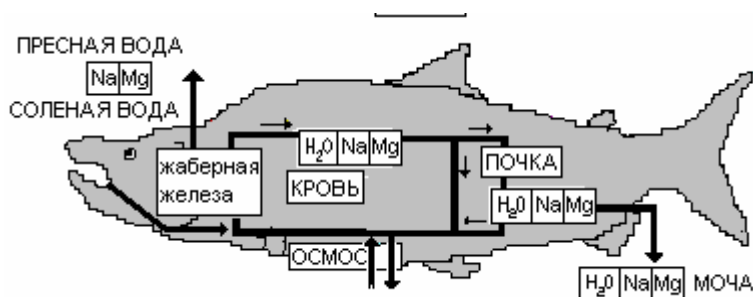


Рис.2.1.1.1. Схема водно-солевого обмена нерки

При построении модели (Меншуткин, Наточин, Вайнунская, 1976) были учтены все основные пути поступления и выделения воды и ионов, наличие основных жидкостных фаз и особенностей перераспределения жидкости между ними, существование систем регуляции осмотической концентрации, объема и ионного состава жидкостей внутренней среды (рис. 2.1.1.1.). Подробно рассмотрены также внутривисцеральные механизмы транспорта ионов и воды. В модели рассматривается ультрафильтрация как часть почечного плазмотока, выделены два сегмента канальцев — проксимальный и дистальный, учтены различия их ионной и плазматической проницаемости.

Блок-схема модели приведена на рис. 2.1.1.2. Определяющими переменными выбраны: объем плазмы крови (BV), концентрация ионов натрия (KN) и магния (KM) в плазме крови. Расход плазмы крови (PB), поступающей в почку, линейно зависит от удельного изменения объема рыбы (DB), причем его величина может изменяться от 0.2 до 0.8 мл×час⁻¹ на 1 г массы рыбы. Величина ренопортального крово-

тока (APB) принималась равной притоку крови по почечным артериям. Фильтрация жидкости в клубочках (PBF) составляла определенную долю от притока плазмы крови в почку. При моделировании процесса фильтрации считалось, что концентрация ионов после прохождения через мембрану клубочков не меняется. Здесь не учитывается величина ультрафильтруемой фракции этих катионов, так как у нерки она не измерена и не имеет принципиального значения для поставленной задачи.

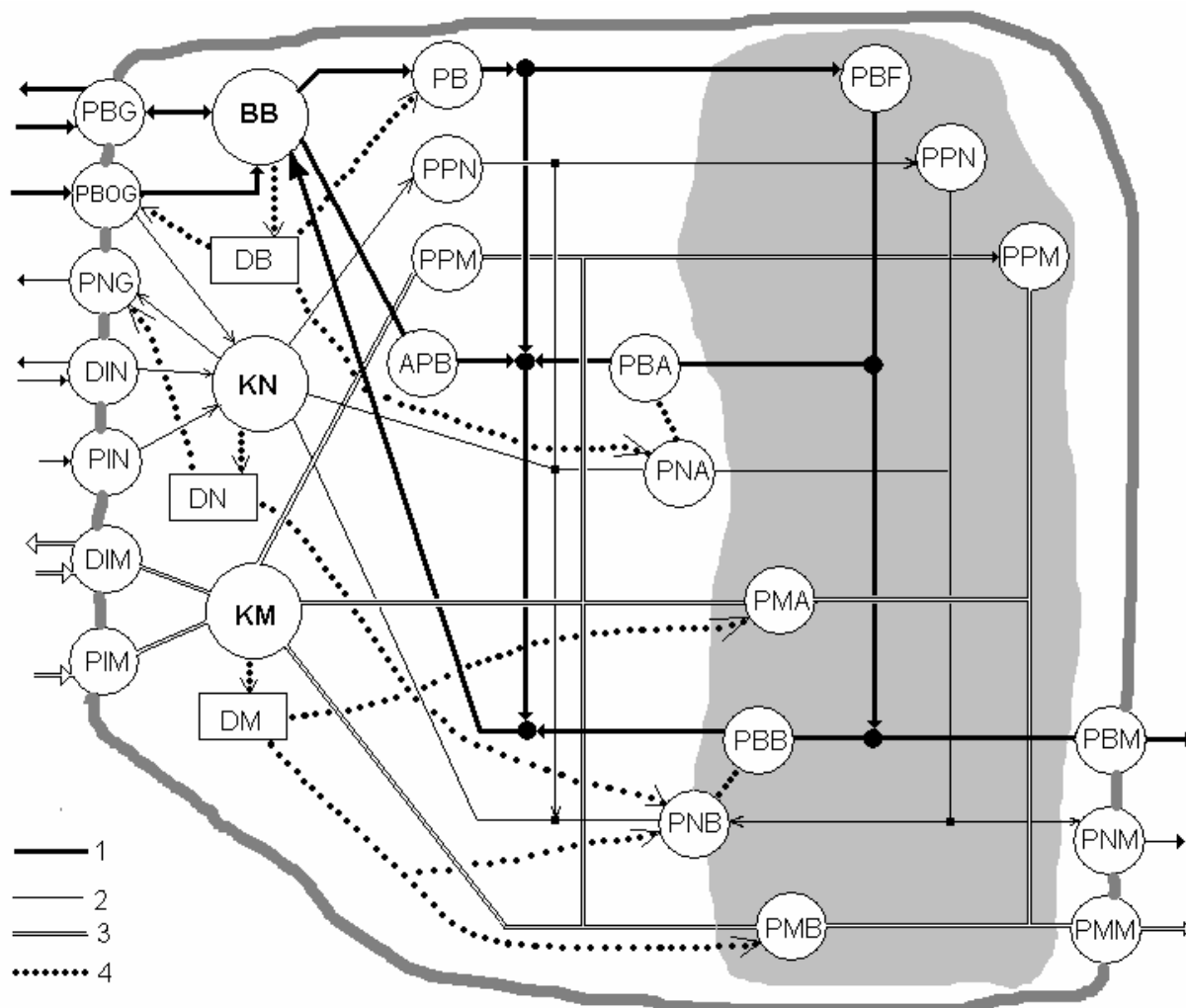


Рис. 2.1.1.2. Блок-схема модели водно-солевого баланса нерки:

1 — транспорт жидкости, 2 — транспорт ионов натрия, 3 — транспорт ионов магния, 4 — информационные связи

Реабсорбция натрия в проксимальном сегменте (PNA) считалась обратно пропорциональной удельному изменению объема тела рыбы. Верхний предел реабсорбции в этом состоянии соответствовал 80 % количества профильтровавшихся в клубочке ионов натрия (PNF). Реабсорбция воды в проксимальном сегменте (PBA) определялась, исходя из изотоничности транспорта в этом канальце.

Транспорт магния через стенку проксимального канальца (PMA) может быть двунаправленным — из просвета в кровь и в противоположном направлении, т.е. магний может и секретироваться, и реабсорбироваться. В первом случае транспорт полагался отрицательным, во втором — положительным. Транспорт магния считался обратно пропорциональным удельному изменению концентрации ионов магния (DM) в плазме крови рыбы. Максимальная величина секреции ограничивалась величиной реабсорбции натрия. Величина проксимальной реабсорбции магния ограничивалась 80 % количества магния, поступившего в нефрон при фильтрации (PM).

В дистальном сегменте реабсорбция натрия (PNB) увеличивалась с ростом концентрации натрия в плазме крови. Максимальная величина реабсорбции натрия была ограничена 80% количества ионов натрия, выходящих из проксимального сегмента.

Реабсорбция или секреция магния (PMB) в дистальном сегменте моделировалась аналогично тем же процессам в проксимальном сегменте, только с другими значениями коэффициентов пропорциональности, для обеспечения большей крутизны характеристики процесса регулирования. Реабсорбция воды в этом сегменте (PBB) принималась отличной от нуля в том случае, когда рыба находилась в соленой воде, при этом величина реабсорбции воды была пропорциональной доле реабсорбируемых ионов в дистальном канальце.

Мочеиспускание рассчитывалось как разность между поступившей из проксимального канальца и реабсорбированной в дистальном сегменте жидкости (PBM). Аналогично рассчитывалось количество натрия и магния в выделяющейся моче (PNM, PMM).

Изменение объема плазмы крови рыбы за единицу времени складывалось из расхода плазмы, уходящей в почку, и поступления из почки (PBP). Кроме того, учитывалась осмотическая передача воды между внешней средой и телом рыбы (PGB), а также поступление воды в результате питья (PBOG). Осмотический коэффициент находился на основании экспериментальных данных по водному балансу лососевых рыб в пресной и соленой воде. Количество впитываемой жидкости принималось таким, чтобы удерживать отклонение объема тела рыбы от нормы не более чем на 0.5%.

Изменение концентрации ионов натрия в плазме крови складывалось из расхода натрия, уходящего в почку (PPN), и возвращающегося из почки (PNP), а также из поступления или расхода натрия в результате деятельности жаберной железы (PNG), диффузии натрия через кожу рыбы (DIN), поступления ионов натрия с заглатываемой водой и поступления натрия с пищей (PIN). Количество диффундирующего натрия полагалось прямо пропорциональным разности концентраций ионов натрия в плазме и внешней среде. Секреция жаберной железы находилась в зависимости от удельного изменения концентрации натрия в плазме крови (DN). Изменение количества ионов магния в плазме крови складывалось из тех же элементов, что и изменение количества ионов натрия, с той лишь разницей, что отсутствует член, соответствующий железе (PNG), и численное значение коэффициента диффузии иное. Все величины в модели, имеющие размерность объема, выражались в мл, концентрации ионов в $\text{мэкв} \times \text{мл}^{-1}$, а расходы ионов — $\text{мэкв} \times \text{час}^{-1}$.

Коэффициенты пропорциональности между изменениями объема (DB), концентрациями натрия и магния (DN, DM) в крови и связанными с ними величинами (PB, PNA, PMB) выбирались с некоторой степенью неопределенности, поскольку из экспериментальных данных был известен только знак этих величин. Была исследована чувствительность поведения модели относительно этих коэффициентов. Выяснилось, что на устойчивые состояния нерки в пресной и соленой воде величины этих коэффициентов практически не влияют и сказываются лишь на временных характеристиках переходного процесса при перемещении рыбы из пресной воды в соленую и обратно.

Модельный эксперимент с длительным выдерживанием рыб в пресной воде свидетельствует о том, что все основные показатели водно-солевого обмена в течение многих часов сохраняются на постоянном уровне. В одном из первоначальных вариантов модели кровоснабжение почек обеспечивалось только почечными артериями. В этом случае отмечалось хорошее соответствие модельных и натурных данных только в пресной воде. В условиях соленой воды такая модель работала неудовлетворительно. Поэтому в модель была введена система кровоснабжения почек, обеспечивающая приток крови в околоканальцевые капилляры. Эта система называется ренопортальной (APB на рис.2.1.1.2.). После введения в модель такого усовершенствования хорошее соответствие модели и оригинала было достигнуто для условий и пресной, и соленой воды. По морфологическим данным (Hickman, Trump, 1960) ренопортальная система действительно развита у морских рыб и отсутствует у пресноводных.

Другое уточнение модели заключалось в том, что по результатам прямых экспериментов на нерке (Наточин и др., 1975) был обнаружен гуморальный фактор, выделяемый в кровь и действующий на интенсивность секреции магния в почке для поддержания гомеостаза (связь DM и PMB рис.2.1.1.2.).

На рис.2.1.1.3. представлена динамика системы водно-солевого баланса при переходе из пресной воды в соленую. Система из одного устойчивого состояния переходит в другое устойчивое состояние.

Верификация модели проводилась на основании экспериментов с инъекцией рыбам магния, т.е. имитацией действия одного из факторов морской воды. Результаты представленные на рис. 2.1.1.4. свидетельствуют об удовлетворительном совпадении экспериментальных и модельных данных. Особо следует отметить, что результаты экспериментов по инъекции магния рыбам никак не использовались при построении модели.

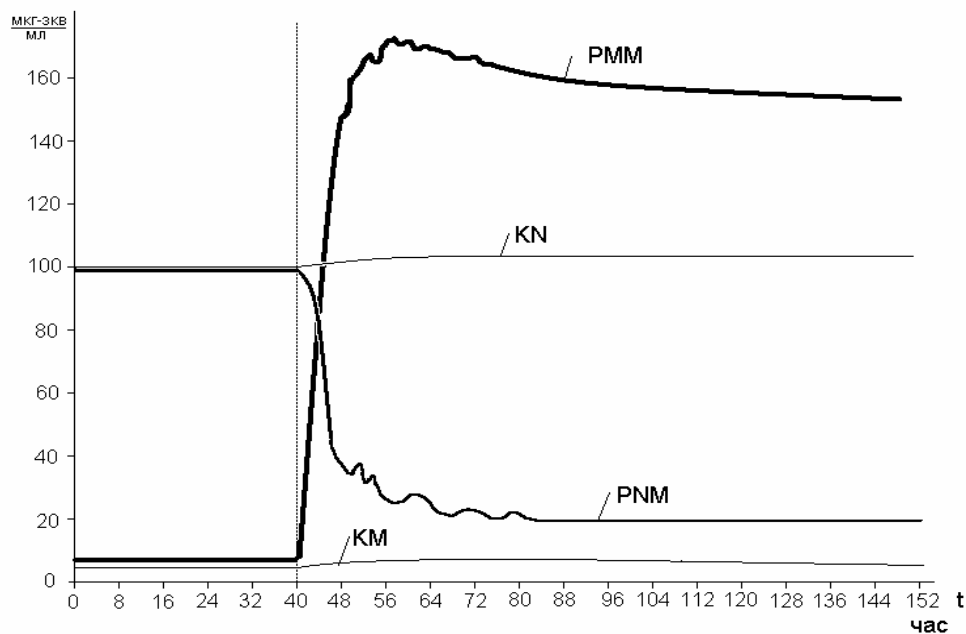


Рис.2.1.1.3. Динамика системы водно-солевого обмена рыбы при переходе из пресной воды в соленую (t=40):

KN — концентрация натрия в плазме крови, PNM — концентрация натрия в моче, KM — концентрация магния в плазме крови, PMM — концентрация магния в моче

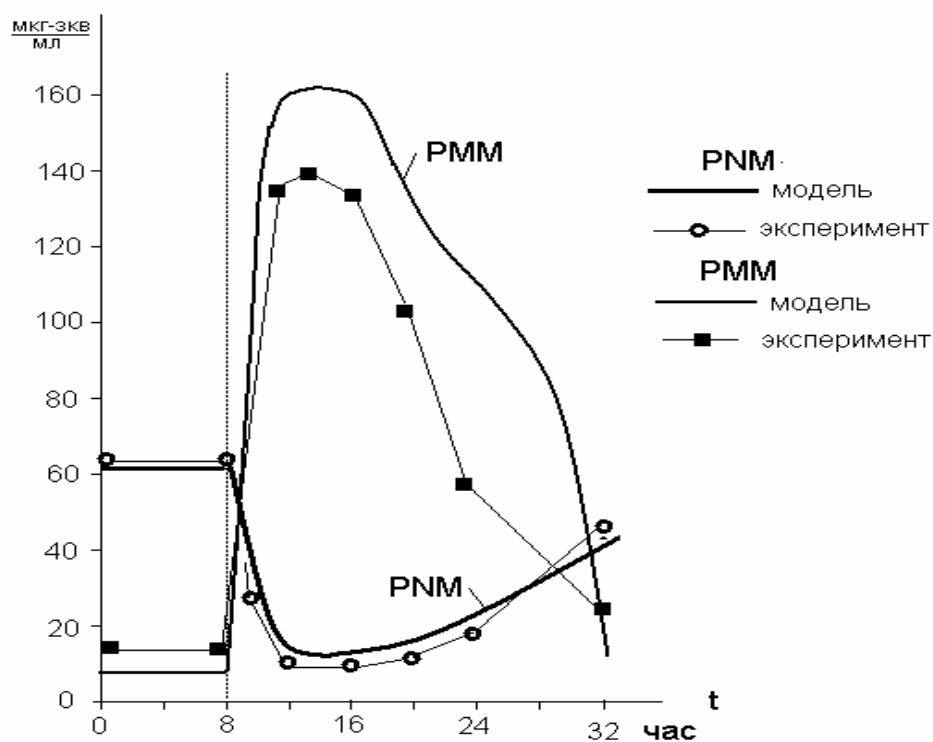


Рис.2.1.1.4. Сравнение экспериментальных и модельных данных при инъекции нерке весом 30 г 0.2 мл 10%-ного раствора $MgCl_2$ (t=40):

PNM — концентрация натрия в моче, PMM — концентрация магния в моче

Разработанная модель представляет собой принципиальное количественное решение задачи о взаимосвязи отдельных элементов системы поддержания водно-солевого баланса и, естественно, вполне применима не только к характеристике функционирования этой системы у проходных, но также у пресноводных и морских костистых рыб. Хорошее соответствие реального объекта и модели позволяет считать, что модель может быть использована для решения ряда теоретических вопросов, которые трудно или невозможно решить в прямом эксперименте, а также некоторых прикладных проблем, касающихся акклиматизации рыб в водоемах с различным составом солей.

2.1.2. Модель внутричерепного кровообращения

Модель внутричерепного кровообращения была разработана под руководством проф. Ю.Е. Москаленко, причем основная цель моделирования заключалась в определении допустимых гравитационных перегрузок космонавтов (Москаленко, 1967). Схема системы мозгового кровообращения представлена на рис.2.1.2.1. Приток крови от сердца к мозгу осуществляется по парным сонным артериям. Через Виллизиев круг артериальная кровь поступает в капилляры мозга. Из капилляров мозга кровь собирается в яремных венах и возвращается в сердце. Особенность системы внутричерепного кровообращения заключается в том, что мозг окружен жидкостью (ликвором) и ограничен жесткими стенками черепной коробки. Поэтому повышение артериального давления (p_a) ведет за собой увеличение объема артериальных сосудов (w_a), что, в свою очередь, приводит к росту внутричерепного давления (p_h). Это приводит к сплющиванию венозных сосудов, увеличению их гидравлического сопротивления и, как следствие, уменьшению кровотока через мозг (Q).

Модель регуляции внутричерепного кровообращения разрабатывалась в двух вариантах — дискретном (Меншуткин, Москаленко, 1967; Москаленко, Меншуткин, Кисляков, 1967) и непрерывном (Кисляков, 1973). В настоящем разделе рассматривается только дискретный вариант, основанный на применении математического аппарата конечных автоматов, который был рассмотрен в разделе 1.2.4.

Давление крови в артериальных сосудах (p_a), тонус артериальных сосудов (e_a) и противодействие в венозных сосудах (p_v) являются входными функциями рассматриваемой системы (рис.2.1.2.2.). Состояние системы определяется объемом артериальных сосудов (w_a), внутричерепным давлением (p_h) и объемом венозных сосудов (w_v). Выходом системы является уровень интегрального мозгового кровотока (Q). Каждая переменная определяется конечным множеством состояний. Тонус артериальных сосудов может принимать три значения: пониженный (1), средний (2) и повышенный (3). Остальные переменные имеют 5 состояний, которые можно интерпретировать как очень низкое значение (0), пониженное (1), среднее (2), повышенное (3) и очень высокое (4).

Для описания функции переходов системы из одного состояния (wat , pht , wvt) в дискретный момент времени t в следующее состояние (wat_{t+1} , pht_{t+1} , wvt_{t+1}) в момент времени $t+1$ моделируемая система представлена в виде композиции из 7 автоматов.

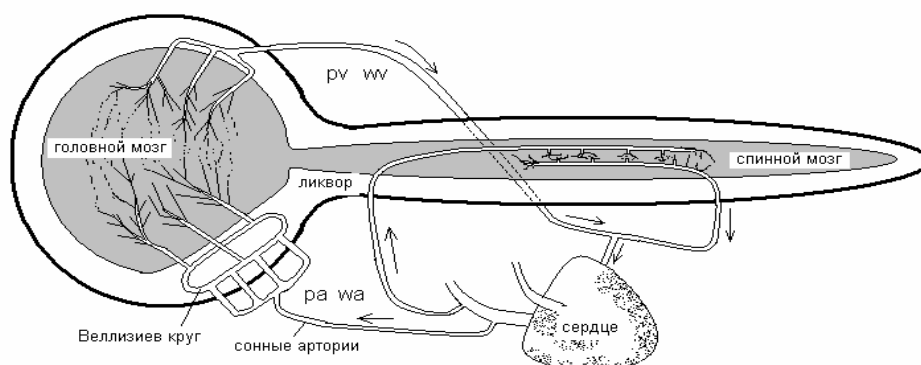


Рис.2.1.2.1. Схема системы мозгового кровообращения

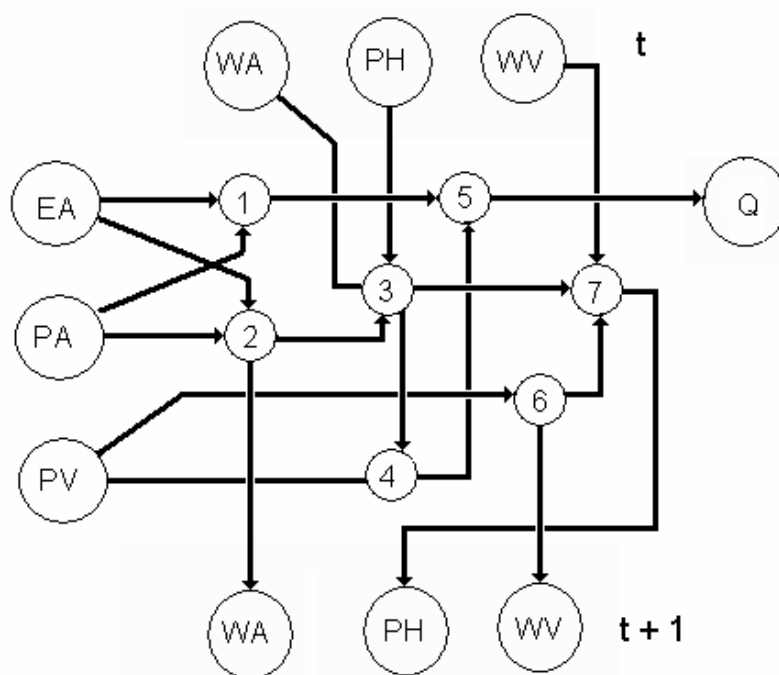


Рис.2.1.2.2. Блок-схема модели внутричерепного кровообращения:

(*pa* — давление в сонных артериях, *pv* — давление в яремных венах, *ph* — внутричерепное давление, *wa* — объем артериальных сосудов, *wv* — объем венозных сосудов, *ea* — тонус артериальных сосудов, *Q* — интенсивность кровотока)

Автомат 1 определяет давление крови на входе капилляров (*pa1*), которое зависит от артериального давления и тонуса сосудов. Граф переходов этого автомата показан на рис. 2.1.2.3. При низких артериальных давлениях высокий тонус соответствует более высоким давлениям *pa1*, при высоких — низкий тонус ведет к снижению давления на входе в капилляры.

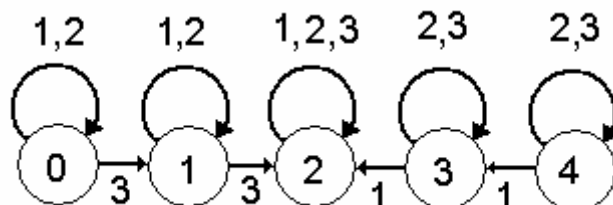


Рис.2.1.2.3. Граф переходов автомата 1:

Дуги помечены состояниями тонуса сосудов

Автомат 2 определяет объем артериальных сосудов по состоянию артериального давления и тонусу сосудов. Снижение тонуса ведет к росту объема, а повышение — к его сокращению.

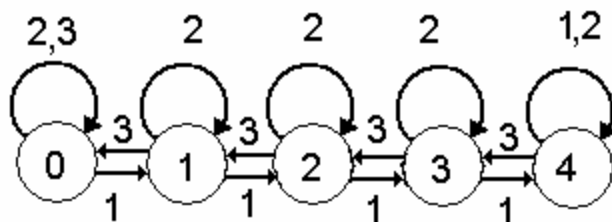


Рис.2.1.2.4. Граф переходов автомата 2:

Дуги помечены состояниями тонуса сосудов

Автомат 3 имитирует изменение внутричерепного давления в зависимости от объема артериальных сосудов. Это давление повышается с увеличением объема wa . Естественно, увеличение объема приводит к росту давления, а снижение объема — к его падению (рис.2.1.2.5).

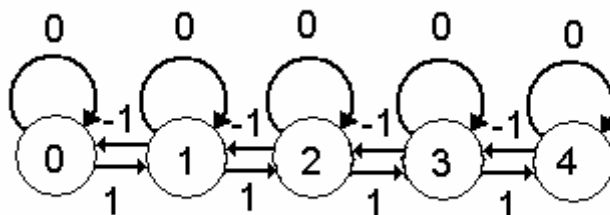


Рис. 2.1.2.5. Граф переходов автомата 3, определяющего изменение внутричерепного давления в зависимости от изменения объемов артериальных сосудов:

Дугами помечены изменения объема артериальных сосудов ($wa - wa_{t+1}$)

Автомат 4 (рис.2.1.2.6.) определяет давление крови на выходе из капилляров. Величина кровотока через мозг (Q) зависит от соотношения давления крови на входе в капилляры и противодавления на выходе (автомат 5). Значение объема венозных сосудов вычисляется при помощи автомата 6, а результирующего внутричерепного давления — при помощи автомата 7.

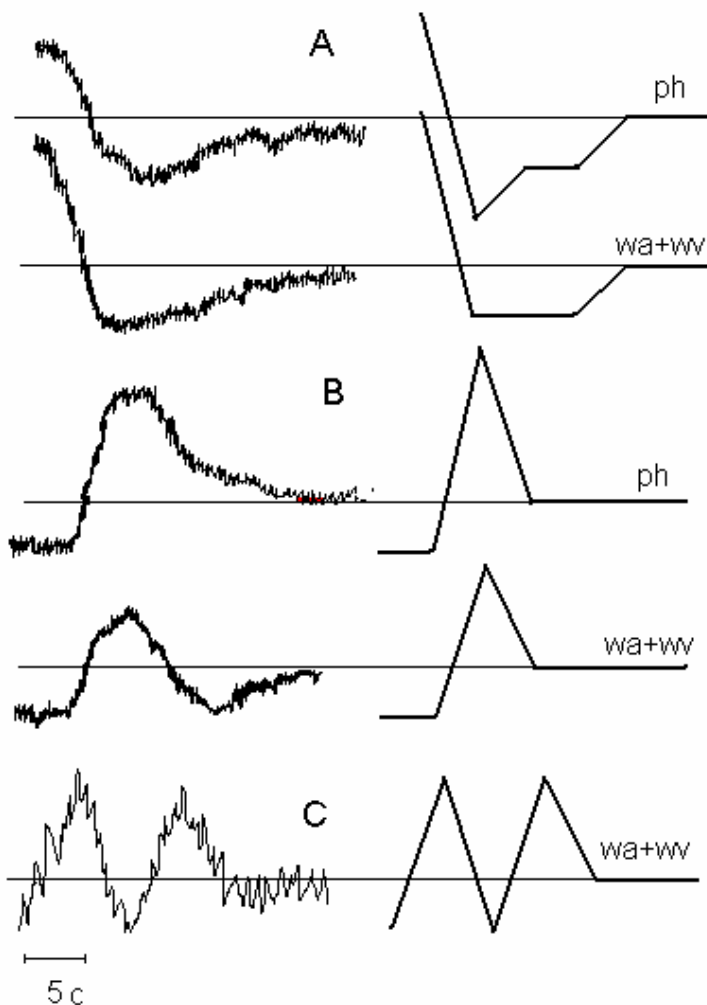


Рис. 2.1.2.6. Сравнение динамики внутричерепного давления (p) и кровенаполнения полости черепа ($wa+ww$) по опытным данным (Москаленко, 1967) и в модели при воздействии положительной гравитационной нагрузки в 1g (A), отрицательной гравитационной нагрузки в 1g (B) и 0.6g (C):

В левой части рисунка — экспериментальные данные, а в правой — модельные

Тонус артериальных сосудов (ea) задавался таким образом, чтобы обеспечить при заданных внешних условиях (pa , pv), которые полагались зависящими от гравитационных нагрузок, максимальный кровоток через головной мозг (Q).

Верификация модели производилась путем сопоставления экспериментальных данных (Москаленко, 1967) с функционированием модели, поставленной в условия проведения экспериментов. В опытах измерялись уровень кровенаполнения черепа методом электроплетизмограммы (ЭПГ), что соответствовало сумме величин объемов артериальной и венозной крови ($wa+vw$), а также внутричерепное давление (ph). После воздействия положительной гравитационной нагрузки около 1 g уровень внутричерепной электроплетизмограммы (ЭПГ) падал сначала ниже исходных значений, но затем быстро восстанавливался и стабилизировался на уровне несколько ниже среднего (рис.2.1.2.6., А).

При отрицательных гравитационных нагрузках (рис.2.1.2.6.В, С) динамика ЭПГ также оказалась похожей на динамику величины $wa + vw$ в модели. При более сильных гравитационных нагрузках сохраняется только качественное подобие процессов изменения кровенаполнения в эксперименте и модели.

Факт соответствия экспериментальных и модельных данных свидетельствует о том, что объем сведений о системе регулирования внутричерепного кровообращения, использованный при построении модели, в первом приближении достаточен для схематического описания динамики рассматриваемой системы. Дальнейшее развитие модели внутричерепного кровообращения пошло по пути создания непрерывной модели с учетом транспорта кислорода и углекислоты (Кисляков, 1975).

2.1.3. Модель нервного механизма полета насекомого

Благодаря своей относительной простоте, нейрональные отношения насекомых представляют собой большие удобства для моделирования (Свидерский, 1980). Среди различных форм локомоторной деятельности насекомых наиболее сложной является полет. В осуществлении полета саранчи *Locusta migratoria* принимают участие несколько десятков различных мышц, обеспечивающих работу двух пар крыльев насекомого. Часть этих мышц включена в контроль эластичной отдачи крыльев и не играет существенной роли в координации движений. Все крыловые мышцы иннервируются из трех грудных ганглиев.

При анализе системы, контролирующей полет, имелась возможность значительно сократить количество рассматриваемых элементов, поскольку все четыре крыла являются в отношении управления полетом аналогичными. В предельном случае можно ограничиться рассмотрением контроля работы всего двух мышц-антагонистов, что значительно упрощает задачу.

Группу нейронов, обеспечивающих работу двух таких мышечных единиц, назовем элементарной ячейкой системы, контролирующей полет. Число таких ячеек будет небольшим, и вопрос о том, как сильно могут различаться и различаются ли вообще такие ячейки, остается в стороне от данного исследования.

С точки зрения моделирования (Меншуткин, Свидерский, Умнов, 1968) динамику одной такой ячейки можно представить в виде конечного автомата (рис. 2.1.3.2.). Действительно, начало, поддержание и прекращение полета у саранчи строго детерминировано, для осуществления полета не требуется предварительного обучения системы. Она обладает врожденной постоянной готовностью к действию, т.е., иными словами, мы имеем дело с механизмом безусловного рефлекса.

Как следует из рассмотрения графа переходов (рис.2.1.3.2), система имеет три устойчивых состояния — полет (состояние 11), готовность к немедленному взлету (состояние 12) и спокойное перемещение или стояние на поверхности земли (состояние 1). Для взлета из состояния 1 системе требуется получение сигналов от рецепторов ног (В) как минимум в течение 5 интервалов времени, причем на последнем интервале обязательно требуется подтверждающий сигнал об обдувании рецепторов головы (А). В случае отсутствия этого сигнала полет может вообще не состояться (цепочка состояний 5, 4, 3, 2, 1) или произойдет кратковременное вымахивание крыльями (цепочка состояний 6, 7, 8, 1). Кратковременное прекращение сигнала о возможности продолжения полета еще не ведет к его прекращению (состояние 10), и только его длительное прекращение ведет к остановке работы мотонейронов крыльев.

Задача моделирования ставится так: найти, как может быть устроена и из какого минимального числа элементов должна состоять система, контролирующая полет (точнее, одна ячейка такой системы), чтобы при подаче на вход этой системы определенных сигналов в определенной последовательности и с определенных мест (афферентный вход) можно было бы на выходе системы получить картину сигналов, близкую к реальным эфферентным импульсам. При этом синтез ячейки должен производиться не из произвольных логических элементов, а из элементов, максимально приближающихся по своим динамическим свойствам к реальным нейронам.

Модель нейрона (Толкунов, Меншуткин, 1995) представляет собой модификацию модели нервной клетки моллюска *Aplisia* (Perkel, Moore, Segundo, 1963). Эта модель имеет в виде входной переменной наличие или отсутствие импульсного разряда нейрона (спайка) в текущий интервал времени. Состояние нейрона определяется мембранным потенциалом (P), порогом срабатывания (T) и временем, прошедшим после последнего импульса (τ). Мембранный потенциал определялся алгебраической суммой возбуждающих и тормозных импульсов, поступающих на синапсы данного нейрона. Кроме того, мембранный потенциал ограничивается снизу уровнем инверсии, а сверху — порогом генерации спайка. С течением времени мембранный потенциал стремится к потенциалу покоя (P_0) с постоянной времени μ :

$$P_t = P_0 e^{-t/\mu} \quad (2.1.3.1.)$$

Порог равен бесконечности, если время, прошедшее после последнего импульса, меньше времени абсолютной рефрактерности. В дальнейшем порог срабатывания нейрона стремится к равновесной величине (TS) по соотношению, аналогичному (2.1.3.1.).

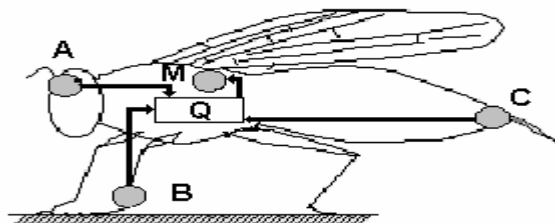


Рис. 2.1.3.1. Схема нервного механизма взлета и посадки саранчи:

A — рецепторы головы, B — рецепторы ног, C — рецепторы конца брюшка, M — мотонейроны крыльев, Q — ганглий регулятора взлета и посадки

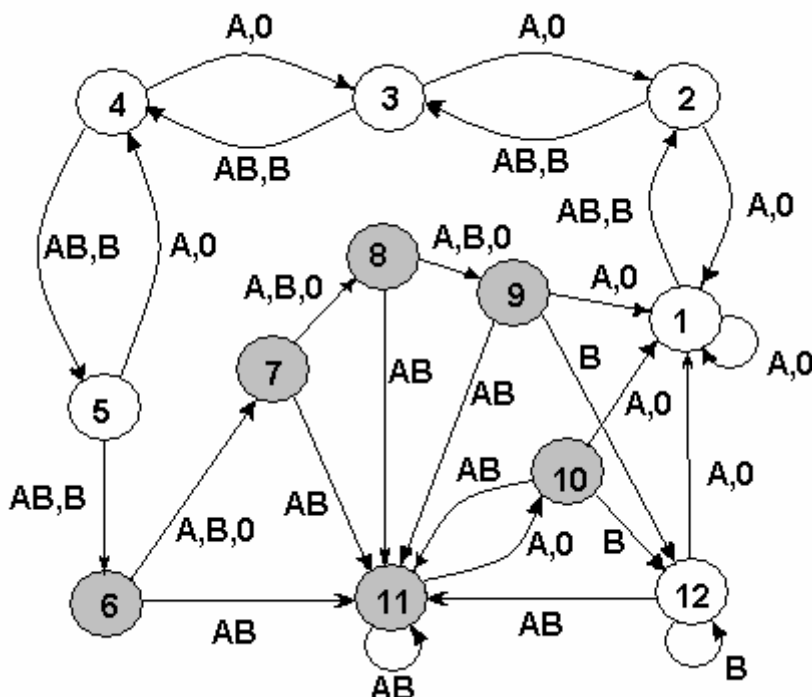


Рис. 2.1.3.2. Граф функционирования системы взлета и посадки саранчи:

Светлые кружки соответствуют нахождению на земле, а серые — состоянию полета. 0 — никакой рецептор не действует, A — рецепторы головы сигнализируют об обдувании, B — рецепторы ног сигнализируют об отрыве от земли, AB — сигналы поступают одновременно от рецепторов головы и ног

Предполагалось, что в моделируемой нервной ячейке нейроны отличаются друг от друга только величинами порогов срабатывания (TS).

В процессе работы над моделью перебирались различные схемы соединения нейронов в ячейке и свойства самих нейронов. Для ячейки, состоящей из трех нервных клеток, наиболее удачной оказалась конструкция, показанная на рис. 2.1.3.3. Коэффициенты связи между нейронами были одинаковыми, кроме связи K12, которая была в 10 раз слабее остальных. Кроме того, второй нейрон оказывал на первый (K21) тормозное воздействие, а все остальные связи были возбуждающими.

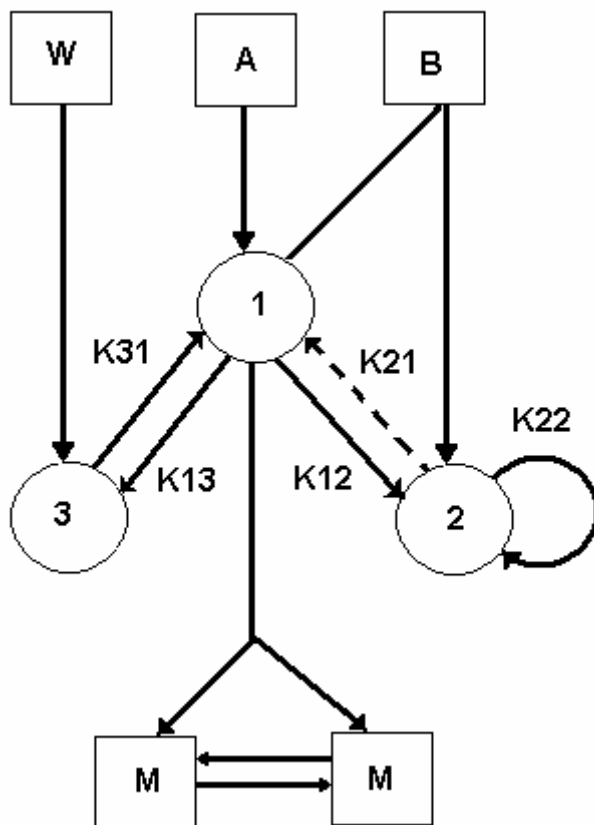


Рис.2.1.3.3. Схема связей нейронов (1, 2, 3) в механизме управления полетом саранчи:

Сплошные линии — возбуждающие связи, прерывистые — тормозные. W — рецепторы крыльев, остальные обозначения такие же как и на рис. 2.1.2.1

На рис.2.1.3.4. показано сопоставление результатов функционирования модели (последовательность спайков, подаваемых на мотонейроны крыльев) с непосредственной записью нейронной активности в эксперименте, имитирующем взлет и посадку саранчи (Свидерский, 1980). Совпадение этих данных если не точное, то достаточно удовлетворительное, чтобы сделать заключение о правдоподобности модели.

Существенным результатом проведенного моделирования оказалось то, что модель смогла работать при наличии всего трех интернейронов, что находится в соответствии с реально наблюдающейся экономией в числе нейронов у насекомых. Важно, что среди этих трех нейронов один занял ведущее место, играя роль генератора ритма или пейсмекера. Любопытно отметить, что на первом этапе моделирования никаких различий в функциональных свойствах нейронов ячейки определено не было, однако в дальнейшем необходимость детального изучения этого вопроса возникла в связи с тем, что модель не смогла устойчиво работать при подаче на ее вход всех реальных комбинаций афферентных сигналов.

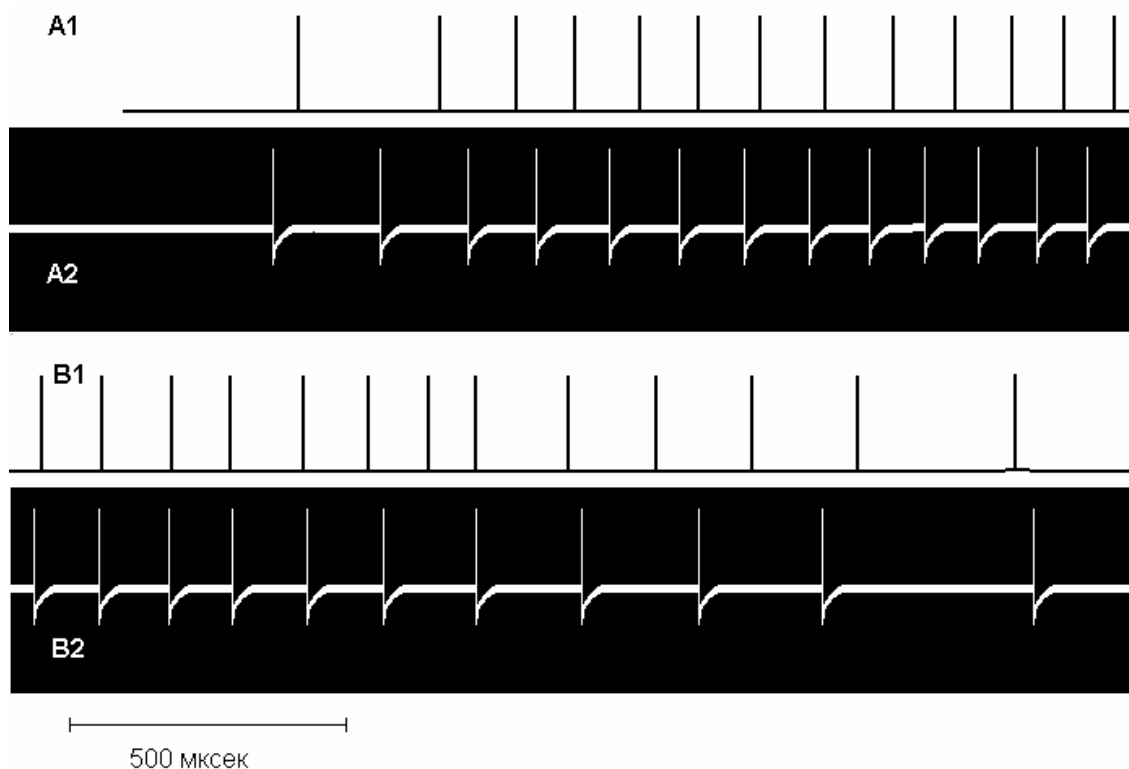


Рис. 2.1.3.4. Запуск системы управления полетом саранчи в модели (A1) и по экспериментальным данным (A2). Торможение системы управления полетом саранчи в модели (B1) и по экспериментальным данным (B2)

2.1.4. Модель головного мозга человека

Настоящий раздел посвящен моделированию функционального выключения одного полушария и нейрофармакологических воздействий на глубокие структуры мозга человека (Меншуткин, Суворова, Балонов, 1981). Причина включения этой модели в настоящую монографию заключается в том, что в ней применен математический аппарат нечеткой логики, который использовался в моделях при построении экологических моделей. В качестве примеров можно привести модели влияния промысла рыбы на экосистему водоема (Меншуткин, 1971) или пелагического сообщества озера Байкал (Меншуткин, Кожова, Ащепкова, 1978). С применением подобного аппарата построена модель мегаполиса (Глава 2.8.).

Построение модели головного мозга преследовало цель выяснения влияния фармакологических препаратов и лечебных электросудорожных припадков на состояние системы, которое оценивалось по результатам изменения психических функций (анализ тональных звуковых сигналов, артикуляция речи, ориентировка во времени и пространстве и т.п.).

Блок-схема модели представлена на рис.2.1.4.1. Модель включает в себя 20 основных переменных, которые определяют ее состояние. Кроме этого, имеются 85 промежуточных переменных, 16 входных и 12 выходных переменных. Каждая из этих переменных может принимать значения от 0 до 1, причем норме соответствует значение 0.5. Применяемые функциональные зависимости описаны в разделе 1.2.5. В данной задаче такой подход к построению модели был естественным, поскольку описание почти всех переменных было исключительно качественным. Например, о структурах мозга было известно только то, что они находятся в «возбужденном», «нормальном» или «подавленном» состоянии. О выходных переменных информация представлена примерно в таком же виде. Например, «образная память существенно ниже нормы» или «образная память в норме или немного ниже».

Основные переменные представлены состояниями различных зон коры (I–VII) и глубоких структур (VIII–X) головного мозга. Входы системы представлены унилатеральными электросудорожными припадками (УЭП) при различном расположении электродов (УПТ — при теменной локализации электродов, УПВ — височное и УПЛ — лобное), билатеральными припадками (БП) и действием нейрофармакологических препаратов (ко — кофеин, ме — мелипрамин, бе — бемеград, ба — барбамил, ат — амитроптилин, ле — лепонекс, ам — аминазин, ph — фенамин, де — дели-

зид). Выходы системы представляют собой изменения функций различных зон коры головного мозга, которые поддаются экспериментальному определению (А-L на рис. 2.1.4.1.)

Состояние каждой корковой зоны (I-VII) в данный момент времени определяется как ее состоянием в предыдущий момент времени, так и воздействием на эту структуру (переменные 2, 5, 13, 20, 28, 35 на рис. 2.1.4.1.). Эти воздействия складываются под воздействием входов и внутренних связей. Внутренние связи подразделяются, в свою очередь, на межполушарные, идущие от гомологических зон другого полушария (6, 9, 17, 24, 31 и 39), и внутриполушарные (10, 15, 22, 32 и 37). Эти внутриполушарные воздействия формируются из воздействий со стороны соседних кортикальных структур (1, 4, 19, 27 и 33), а также от регулирующих воздействий (12, 16, 23, 30 и 38), исходящих от ретикулярной формации ствола (VIII), неспецифических систем таламуса (IX) и структур гипоталамуса (X).

В модели учтено, что внутриполушарные связи имеют существенно нелинейный характер. Умеренное изменение (снижение или повышение) активности одной из корковых зон вызывает в соседних зонах изменения обратного знака. При резко выраженных активностях одной из корковых зон взаимодействия с соседними зонами становятся положительными. Такая характеристика внутриполушарных отношений основана на результатах электрофизиологических исследований (McCulloch, 1944).

Межполушарные связи имеют в модели отрицательный знак — при снижении активности структур одного полушария нарастает активность гомологических структур другого полушария. Такая реципрокность межполушарных взаимоотношений установлена в результате нейро- и электрофизиологических исследований (Деглин, 1973; Балонов, Деглин, 1976). В модели учтена также несимметричность межполушарных взаимоотношений — изменения состояния структур левого полушария (6, 9, 17, 24, 31, 39) резче сказываются на активностях структур правого полушария (6', 9', 17', 24', 31', 39'), чем изменения активности структур правого полушария на активность структур левого. Это соответствует данным экспериментальных исследований, которые показывают, что левосторонние УЭП и очаговые поражения левого полушария вызывают более выраженные расстройства сознания, памяти, сенсорных функций, условно-рефлекторной деятельности, чем те же дефекты левого полушария (Трауготт и др., 1973). Предусмотрено, что при резком усилении активирующих влияний ретикулярной формации ствола мозга внутрикортикальные и межполушарные связи блокируются, и описанные выше механизмы взаимодействия между структурами мозга прекращают свое действие (Николаенко, Нуллер, 1978).

Из функций левого полушария в модели рассмотрены: общая и речевая активность (F), определяемая состоянием полюса лобной доли (VI); порождение артикулированной речи (E), являющейся функцией отделов промоторных областей (V); разборчивость речи (C), зависящая от задневисочных отделов (III); грамматическое оформление высказываний, словесная ориентировка в пространстве и календарном времени (A), связанная с деятельностью теменной области (I); словесная память (D), зависящая от передних отделов височной доли (IV).

Из функций правого полушария в модели рассмотрены: порождение и опознание мимических движений (G), порождение и опознание речевых интонаций и голосовых характеристик (H), образная память (I), опознание мелодий и предметных шумов и звуков (J), ориентировка в наглядной ситуации и субъективная оценка текущего времени (L). Эти функции связаны с состоянием лобной доли (VI'), нижних отделов промоторной области (V'), передних (IV') и задних (III') отделов височной доли, теменной доли (I') соответственно.

Анализ коротких тональных сигналов, подаваемых в левое (B) и правое (K) ухо, определяется состоянием проекционных зон левой (II) и правой (II') височных долей.

Ретикулярная формация ствола мозга, неспецифические системы таламуса и структуры гипоталамуса полагаются в модели состоящими из левосторонних (VIII, IX, X) и правосторонних (VIII', IX', X') образований, что в первом и последнем случае достаточно условно. Возможность такого разделения базируется на материалах электрофизиологического анализа данных УЭП (Деглин, 1973). В модели предусмотрены достаточно сильные положительные связи между левосторонними и правосторонними элементами глубоких структур мозга.

Состояние ретикулярной формации определяется внутренними (40, 40') и внешними (43) воздействиями. К первым относятся влияния со стороны височных (III, IV) и лобных долей (VII), а также со стороны заднего гипоталамуса (X). Аналогичные воздействия на неспецифические структуры таламуса (IX) исходят из лобных долей, а на задний гипоталамус (X) — из задних отделов височных долей (II). К внешним воздействиям на глубокие структуры относятся билатеральный судорожный припадок (БП) и введение нейрофармакологических препаратов. Влияние каждого препа-

рата на структуры специфично (табл.2.1.4.1). Никакие различия для левого и правого полушарий при действии нейрофармакологических препаратов в модели не учитывались

Таблица 2.1.4.1.

Влияние нейрофармакологических препаратов на активность глубоких структур мозга
(по Трауготт и др., 1968; Кауфман, 1979) (нейтральное (0), усиление(+), резкое усиление(++), подавление (-), резкое подавление (--) активности)

	Препарат	Неспецифические ядра таламуса	Ретикулярная формация и структуры заднего гипоталамуса
ko	Кофеин	+	0
me	Мелипрамин	+	+
be	Бемегрид	+	-
ba	Барбитал	++	-
at	Амитрмптилин	+	-
le	Лепонекс	+	--
am	Аминазин	-	--
ph	Фенамин	-	+
de	Делизид	-	++

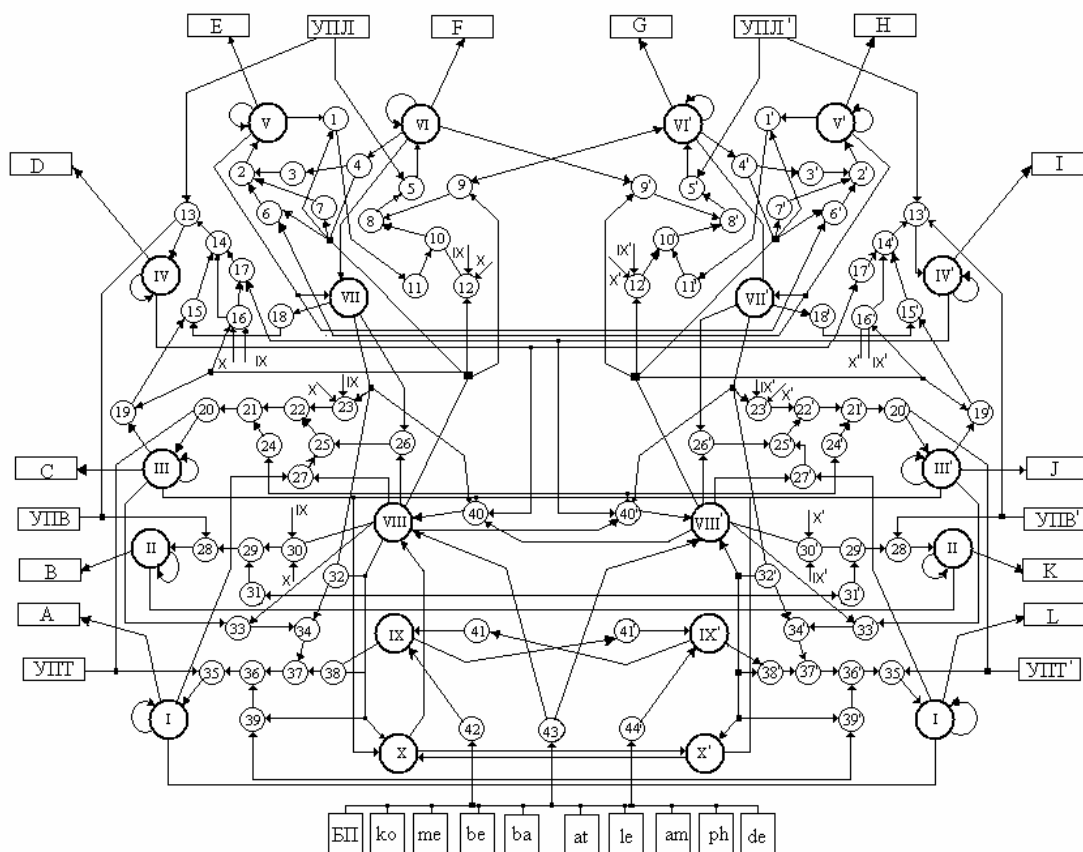


Рис. 2.1.4.1. Блок-схема модели деятельности мозга человека:

Основные переменные — большие кружки с римскими цифрами: I — теменная доля, II — проекционная зона височной доли, III — задние отделы височной доли, IV — передние отделы височной доли, V — нижние отделы примоторной доли, VI — полюс лобной доли, VII — лобные доли, VIII — ретикулярная формация ствола мозга, IX — неспецифические системы таламуса, X — гипоталамус. Промежуточные переменные — маленькие кружки с арабскими цифрами. Внешние воздействия: УПТ — унилатеральные электросудорожные припадки при теменной локализации электродов, УПЛ — то же при височной локализации электродов, БП — билатеральный припадок (обозначения остальных воздействий в табл. 2.1.4.1). Выходные функции — прямоугольники с большими латинскими буквами. А — словесная ориентация в пространстве и времени, грамматическое оформление высказываний, В — анализ коротких тональных сигналов, подаваемых на левое ухо, С — разборчивость речи, D — словесная память, E — порождение артикулированной речи, F — общая и речевая активность, G — порождение и опознание мимических движений, H — порождение и опознание интонаций голоса, I — образная память, J — опознание мелодий и предметных шумов, K — анализ коротких тональных сигналов, подаваемых на правое ухо, L — ориентировка в наглядной ситуации и оценка текущего времени. Цифры и обозначения без штриха — левое полушарие, со штрихом — правое. Римские цифры со стрелками у маленьких кружочков промежуточных переменных — передача воздействия от соответствующих глубинных структур мозга (IX, X)

Верификация модели производилась при помощи имитации на модели унилатеральных электросудорожных припадков (УЭП), по которым накоплен большой экспериментальный материал, не использованный при построении модели (рис.2.1.4.2.).

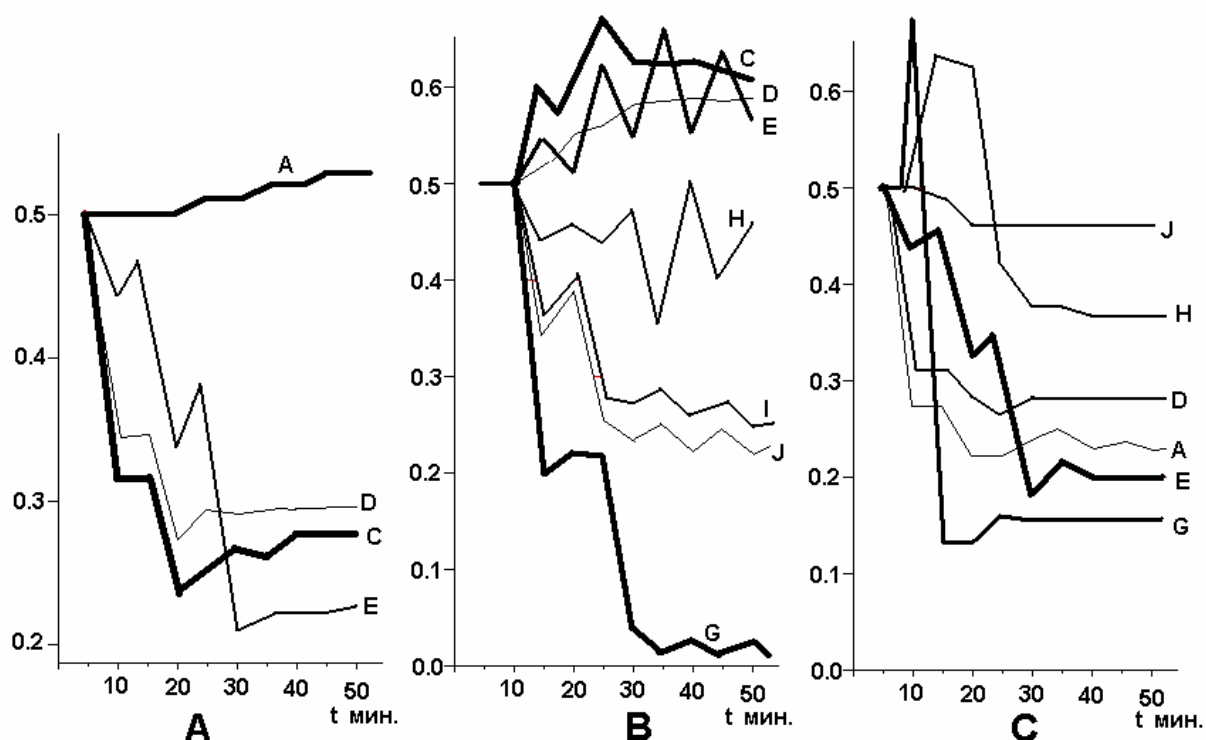


Рис. 2.1.4.2. А — влияние лобно-височного и левовисочного УЭП на выходные функции, В — межполушарные взаимодействия при правостороннем лобно-теменном УЭП, С — межполушарные взаимодействия при левостороннем лобно-теменном УЭП. Обозначения такие же как и на рис. 2.1.4.1

Одним из примеров использования модели была попытка имитации шизофрении. По современным данным в основе этой болезни в разных ее формах лежит сложный комплекс нейрофизиологических расстройств. Основным и обязательным компонентом этого комплекса является хроническая гиперактивация глубоких подкорковых и мезенцефальных структур и связанное с этим резкое усиление их влияния на структуры коры (Flekkoу, 1975). Второй обязательный компонент этого комплекса, установленный у больных с многолетним течением заболевания — это избыточная активация структур левого полушария при снижении или блокаде функций правого полушария (Кауфман, 1979). Для имитации на модели шизофрении создавалось предельное, но кратковременное усиление активности ретикулярной формации мозга или неспецифических систем таламуса, или всех этих образований одновременно. В другом варианте предусматривалась длительная активация всех подкорковых структур. Оказалось, что комплекс свойственных шизофрении искажений функциональной специализации полушарий был воспроизведен моделью только во втором варианте. При этом происходит сохранение или даже облегчение некоторых речевых функций (разборчивости речи, грамматического строя речи, словесной памяти) при затруднении кортикальных функций, связанных с правым полушарием. Существенно, что блокаде функций правого полушария предшествует кратковременный период усиления его функций. Это соответствует клиническим наблюдениям над хронической шизофренией, для которой характерен дефицит функций правого полушария, которому часто предшествует острый период психоза с онейроидным синдромом, т.е. период, характеризующийся патологическим обострением функции правого полушария. Таким образом, опыты на модели убеждают в том, что преобладание тех или иных острых или хронических шизофренических синдромов зависит от того, на какую мишень, т.е. на какое кортикальное поле направлено избыточное активирование глубоких структур.

Рассмотренная модель представляет собой пример того случая, при котором возможно создание результативных моделей в области, в которой почти полностью отсутствуют количественные закономерности и вся информация имеет исключительно качественный характер.

2.1.5. Модель потоков энергии через особь клеща *Rhisoglyphus echinopus*

В качестве примера модели особи рассмотрим модель роста особи взрослого клеща *Rhisoglyphus echinopus* (Fumore et Robin, 1968), в разработке которой участвовал один из авторов (Klekowski, Uchmanski, 1980). Модель основана на очень тщательных наблюдениях и измерениях, проведенных при выращивании клещей в искусственных условиях (Stepien, 1970).

В основу рассматриваемой модели положены фундаментальные понятия и балансовые соотношения для беспозвоночных пойкилотермных животных. Подробное описание теории и практики биоэнергетических исследований можно найти в работах Г. Г. Винберга (1966), Л. М. Суцени (1975) и в монографии под редакцией Р. З. Клековского и С. Фишер (Klekowski, Fisher, 1993).

При описании потоков энергии через особь клеща приняты следующие обозначения:

C — потребление пищи в единицу времени (реальный рацион);

A — ассимилированная часть рациона;

R — траты на обмен, дыхание, отнесенные к единице времени;

P — продукция особи (количество органического вещества, созданного особью в результате процессов метаболизма за единицу времени);

E — генеративная продукция особи (энергия, расходуемая на откладку яиц и отнесенная к единице времени);

ΔW — соматическая продукция особи или прирост тела особи за единицу времени.

Все перечисленные выше переменные выражаются в единицах потока энергии, а именно в кал/сут.

Первоначально модель роста особи клеща была сформулирована в терминах дифференциальных уравнений (Klekowski, Uchmanski, 1980), которые приводятся ниже.

$$\begin{aligned}
 R &= \alpha W(t)^\beta \\
 E &= G W(t) \\
 C &= \begin{cases} \beta W(t) & \text{если } t > 65 \\ A1 \, dE / dt + B1 & \text{если } 23 > t \geq 65 \end{cases} \\
 A &= UC \\
 P &= A - R \\
 W &= P - E \\
 \text{где } \alpha, \beta, A1 \text{ и } B1 - &\text{коэффициенты}
 \end{aligned}$$

Коэффициент усвоения пищи (U) определяется по эмпирическим соотношениям в зависимости от времени жизни особи. Относительная плодовитость (EG) также определяется по эмпирическим данным, причем в обоих случаях интервал возможных значений возраста клеща в сутках разбивается на интервалы, для каждого из которых устанавливается своя зависимость.

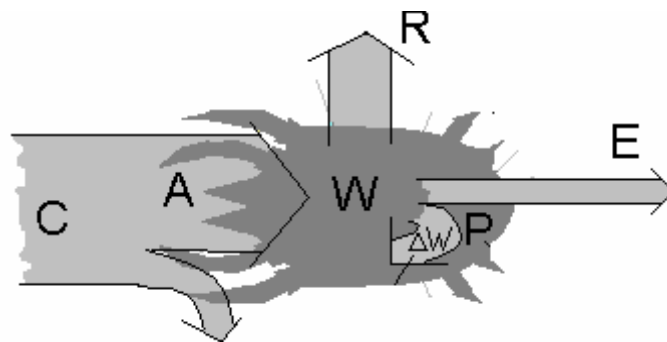


Рис.2.1.5.1. Схема энергетического баланса клеща:

C — потребление пищи, A — ассимилированная пища, W — масса тела особи клеща, P — продукция, R — траты на обмен (дыхание), E — репродуктивная продукция (откладка яиц), ΔW — соматическая продукция (увеличение массы тела в процессе роста)

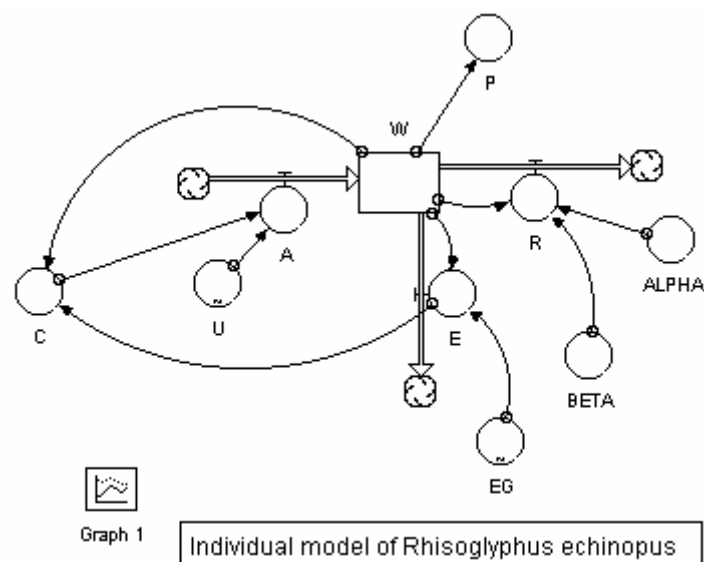


Рис.2.1.5.2. Блок-схема модели роста и энергетического баланса клеща *Rhisoglyphus echinopus*

Основу модели составляет уравнение баланса вещества и энергии для особи. Приходная составляющая баланса описывается количеством усвоенной пищи ($A = C \times U$), где C — рацион, U — коэффициент усвоения. Расходная часть складывается из затрат на обмен (R) и генеративной продукции. Соматическая продукция идет на изменение массы тела особи (dW/dt). Обратим внимание на вычисление первой производной при помощи встроенной функции $DERIVN(W, 1)$. Эмпирические зависимости потребления пищи (C) в зависимости от возраста особи, а также функциональные связи удельной генеративной продукции (EG) и коэффициента усвоения (U) средствами языка STELLA описываются значительно компактнее и нагляднее, чем при использовании универсальных языков программирования.

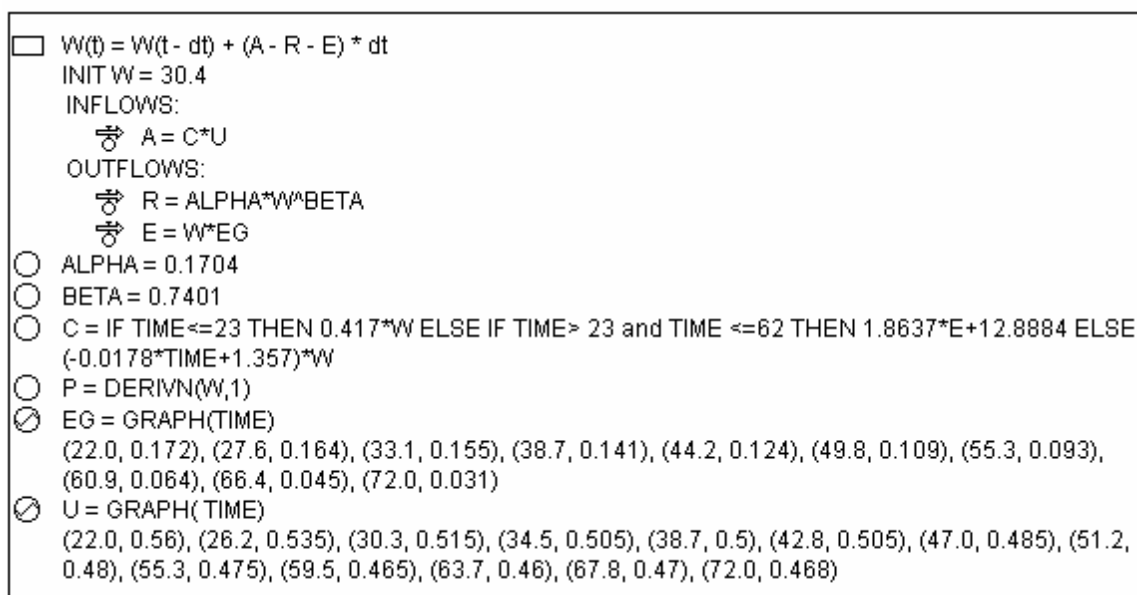


Рис.2.1.5.3. Программа модели роста и энергетического баланса клеща *Rhisoglyphus echinopus* на языке STELLA

ГЛАВА 2.2

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ МОДЕЛИ

Эта глава представляет собой систематическое изложение методов имитационного моделирования популяций с постепенным возрастанием сложности объектов моделирования и методики построения моделей. Глава начинается с простейшего случая — моделирования динамики когорты или поколения (раздел 2.2.1.). В разделе 2.2.2., посвященном моделированию популяций рыб, приведен элементарный учебный пример, после чего рассматривается классическая задача определения оптимальных режимов рыболовства и моделирования конкретной изолированной популяции окуня. Особенности моделирования популяций водных беспозвоночных разобраны в разделе 2.2.3.1. На примере модели популяции циклопов (2.2.3.2.) иллюстрируется применение объектно-ориентированного подхода к моделированию популяций.

Пример учета в модели пространственного перемещения организмов представлен в разделе 2.2.4., а методика модельного определения популяции моллюсков по данным однократных полевых наблюдений изложена в разделе 2.2.5.

Специфические проблемы моделирования популяции фотосинтезирующих одноклеточных водорослей (фитопланктона) рассмотрены в разделе 2.2.6. В принципе, этот раздел помещен в главу о популяционных моделях достаточно условно, поскольку одновидовых популяций фитопланктонных водорослей в природе практически не встречается, но сукцессионные процессы в данной модели не рассматриваются и фитопланктонное сообщество рассматривается как гомогенная популяция.

Глава завершается описанием модели очень специфической популяции — популяции человека (раздел 2.2.7.), которая является объектом изучения специальной науки — демографии. Хотя в этой модели совершенно не существенно понятие биомассы, но динамика численности сильно усложнена наличием семейных и экономических отношений между людьми.

2.2.1. Модель динамики когорты

Прежде чем перейти к более сложным популяционным моделям, разберем частный, но методически важный случай — модель когорты. Когортой или поколением называется группа животных или растений имеющих одинаковый возраст. Когорту можно еще интерпретировать как популяцию, особи которой размножаются только один раз в жизни и гибнут после размножения. Например, популяция дальневосточного лосося горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) состоит всего из двух когорт — поколений четных и нечетных лет. Дело в том, что горбуша живет два года и нерестует только один раз в жизни. Вот и получается, что потомки особей нерестовавших в 1980 году приходят на нерест в 1982 году, а их потомки нерестуют в 1984, 1986 годах. Горбуша, нерестовавшая в 1981 году, дает потомство, которое пришло на нерест в 1983 году и так далее. Нечто подобное бывает и в популяциях беспозвоночных. При представлении динамики популяции в виде таблиц время-возраст (Live Tables — в англоязычной терминологии) когорты представляются в виде диагоналей таблицы.

Определим состояние когорты в момент t времени двумя переменными: численностью особей в когорте (N) и средней массой тела одной особи (W). При таком подходе мы сразу отказываемся от рассмотрения разнообразия темпов роста отдельных индивидуумов внутри когорты, но это уже задача индивидуального метода моделирования, которого мы пока касаться не будем.

Биомасса когорты (B) определяется как произведение численности на средний вес (массу) особи:

$$B = N \times W, \quad (2.2.1.1.)$$

Продукция (P) определяется как количество органического вещества созданного в когорте за единицу времени. В продукцию включают не только то органическое вещество, которое пошло на увеличение массы тела организмов (соматическая продукция), но и прижизненные выделения организмов в виде половых продуктов (генеративная продукция), молока или, например такой редкий случай продукции как поедаемые другими животными части тела, которые впоследствии регенерируют (имеются в виду сифонные трубки у моллюсков, которые объедаются рыбами). Однако в дан-

ном случае мы ограничимся рассмотрением только соматической продукции, поэтому можем записать следующее соотношение:

$$P = N \times (dW / dt), \quad (2.2.1.2.)$$

По своему опыту автор знает, что большинство биологов и особенно экологов увидев в книге знак производной или интеграла (не говоря уже о символах теории множеств или векторной алгебры) или немедленно прекращают чтение и закрывают книгу, или пропускают несколько абзацев в поисках чего-то более понятного. Конечно, можно было бы сразу начать с конечных разностей и написать формулу Бойсен-Йенсена (Винберг (под. ред.), 1981), которая привычна для экологов:

$$P = ((N_1 + N_2) / 2 \times (W_2 - W_1)) / (t_2 - t_1), \quad (2.2.1.3.)$$

здесь — N_1, N_2, W_1, W_2 численности и средние веса в последовательные моменты времени t_1 и t_2 .

Однако, рост организма — процесс непрерывный, и по существу задачи употребление первой производной от массы тела по времени как скорости роста вполне логично. Формула же Бойсен-Йенсена — это ни что иное как приближенное вычисление производной по двум точкам. (В скобках заметим, что с точки зрения вычислительной математики это самая, что ни есть грубая формула для приближенного вычисления производной, существуют формулы куда более точные, но в экологической практике их применение обычно лишено смысла из-за сильной размытости исходных данных).

Элиминацией (**E**) называется суммарная масса особей погибающих в единицу времени. По аналогии с продукцией можно написать:

$$E = - W \times (dN / dt), \quad (2.2.1.4.)$$

В этом случае, в отличие от продукции, применение первой производной от численности по времени требует обязательной оговорки о том, что численность когорты полагается в виде непрерывной функции времени. Вообще, с экологической точки зрения это вовсе не так — особь, как правило, умирает целиком, и функция численности от времени является ступенчатой. При больших численностях замена ступенчатой функции гладкой проходит безболезненно. На таком представлении построена вся демография и классическая математическая экология.

Знак минус в формуле элиминации вполне естественен, так как численность когорты может только уменьшаться, значит, ее производная отрицательна. В конечных разностях формула для вычисления элиминации выглядит как:

$$E = (((W_1 + W_2) / 2) \times (N_1 - N_2)) / (t_2 - t_1), \quad (2.2.1.5.)$$

Куда девался знак минус в этой формуле, мы не будем объяснять, надеясь на сообразительность читателя.

Из приведенных определений продукции и элиминации когорты следует, что эти величины зависят от форм функций численности и средней массы тела (кривой роста). Предлагаемая в настоящем разделе программа как раз и предназначена для вычисления продукционных характеристик когорты в зависимости от форм кривых численности и роста.

Самая простая форма кривой численности когорты получается из предположения о постоянстве смертности особей в течение всего времени существования когорты. Иными словами это можно выразить в виде простого дифференциального уравнения:

$$dN / dt = - m, \quad (2.2.1.6.)$$

здесь m — коэффициент смертности или, как его часто называют в экологии, коэффициент мгновенной смертности. Знак минус в правой части приведенного выше уравнения поставлен потому, что численность особей в когорте может только уменьшаться, следовательно, первая производная численности по времени должна быть отрицательной. Приведенное выше уравнение легко решается (без решения этого уравнения не обходится ни один курс математики для биологов, даже в самом урезанном виде):

$$Nt = N_0 \times \exp(-m \times t), \quad (2.2.1.7.)$$

здесь N_0 — начальная численность особей в когорте, $\exp()$ — это символическое обозначение возведения числа $e=2.71823...$ в степень, которая записана в скобках.

В экологической практике непосредственно определить коэффициент мгновенной смертности нельзя. Обычно известно, сколько особей было в когорте в один момент времени и сколько

особей осталось к некоторому другому моменту. В этом случае вычисляется коэффициент смертности, отнесенный к конечному интервалу времени:

$$M = (N_2 / N_1) / (t_2 - t_1),$$

В отличие от коэффициента мгновенной смертности этот коэффициент не может быть больше единицы. Переход от одного коэффициента смертности к другому определяются соотношениями:

$$M = 1 - \exp(-m \times (t_2 - t_1)), \quad (2.2.1.8.)$$

$$m = -\text{Log}(1 - M) / (t_2 - t_1), \quad (2.2.1.9.)$$

где **Log** — символ функции натурального логарифма.

Теперь перейдем к рассмотрению формул функции роста. Самое простое предположение о функции роста заключается в постоянстве его скорости. Такой рост характерен для насекомых и многих других беспозвоночных. Называется такой рост экспоненциальным и описывается следующей формулой:

$$(T) = W(0) \times \text{Exp}(g \times T) \quad (2.2.1.10.)$$

здесь: **W(0)** — это начальная масса особи, в случае рыбы — это масса икринки, а в случае млекопитающих — масса новорожденной особи, а $g = (1 / T_{\max}) \times \text{Log}(1 / W(0))$. В данном случае эта величина определяется не в абсолютных величинах, а в долях от предельно достижимой массы тела особи.

Если скорость роста линейно убывает с возрастом особи и рост вовсе прекращается при достижении некоторого предельного (дефинитивного) значения — **WD**, то такой тип функции роста будем называть логистическим и определять при помощи формулы:

$$W(T) = W(0) + (WD - W(0)) \times (1 - \text{Exp}(-k \times T)), \quad (2.2.1.11)$$

где $k = -(1 / T_{\max}) \times \text{Log}((WD - W(T_{\max})) / (WD - W(0)))$.

Более сложная форма роста с достижением максимальной скорости роста не в самом начале жизни особи, а спустя некоторое время, предложена Л.Берталанффи и широко применяется в ихтиологической практике.

$$W(T) = W(0) + (WD - W(0)) \times (1 - \text{Exp}(-k \times T)) ^ 3, \quad (2.2.1.12.)$$

где $k = -(1 / T_{\max}) \times \text{Log}(1 - ((W(T_{\max}) - W(0)) / (WD - W(0))) ^ (1 / 3))$.

Иногда бывает целесообразно рассмотреть самую простую форму функции роста — линейную:

$$W(T) = W(0) + (W(T_{\max}) - W(0)) \times (T / T_{\max}). \quad (2.2.1.13.)$$

Заметим, что в данном случае применение понятия дефинитивного веса особи не имеет смысла, т.к. никакого предела для линейного роста не существует, поэтому в процедуре используется то значение массы особи, которое она достигает к концу рассматриваемого периода времени — **W(T_{max})**.

Более гибко можно подбирать формы функций роста при помощи степенных функций, при этом показатель степени **R** меньше единицы соответствует кривым с замедлением темпа роста с возрастом (как у логистической функции), показатель степени **R** больше единицы соответствует кривым с увеличением темпа роста с возрастом особи:

$$W(T) = W(0) + (W(T_{\max}) - W(0)) \times (T / T_{\max}) ^ R. \quad (2.2.1.14.)$$

На рис. 2.2.1.1. изображены функции роста, численности, биомассы, продукции и элиминации для случая экспоненциального роста при следующих параметрах: **W(0)=0.03, WD=1.5, M= 0.21**.

Кривые биомассы, продукции и элиминации представляются в этом случае в виде монотонно убывающих со временем функций. Если при тех же значениях параметров заменить форму кривой роста с экспоненциальной на логистическую (рис.2.2.1.1.), то абсолютная величина суммарной продукции когорты существенно увеличится, причем отношение суммарной продукции к средней биомассе (коэффициент **P/B**, широко используемый в гидробиологических исследованиях) изменится незначительно. Функция биомассы когорты в зависимости от времени в этом случае имеет максимум, который соответствует тому моменту времени, когда продукция равняется элиминации.

Переход к кривой роста Л. Берталанффи (рис.2.2.1.2.) дает величину суммарной продукции меньше, чем в случае логистической кривой роста, и большей, чем в случае экспоненциальной кривой роста.

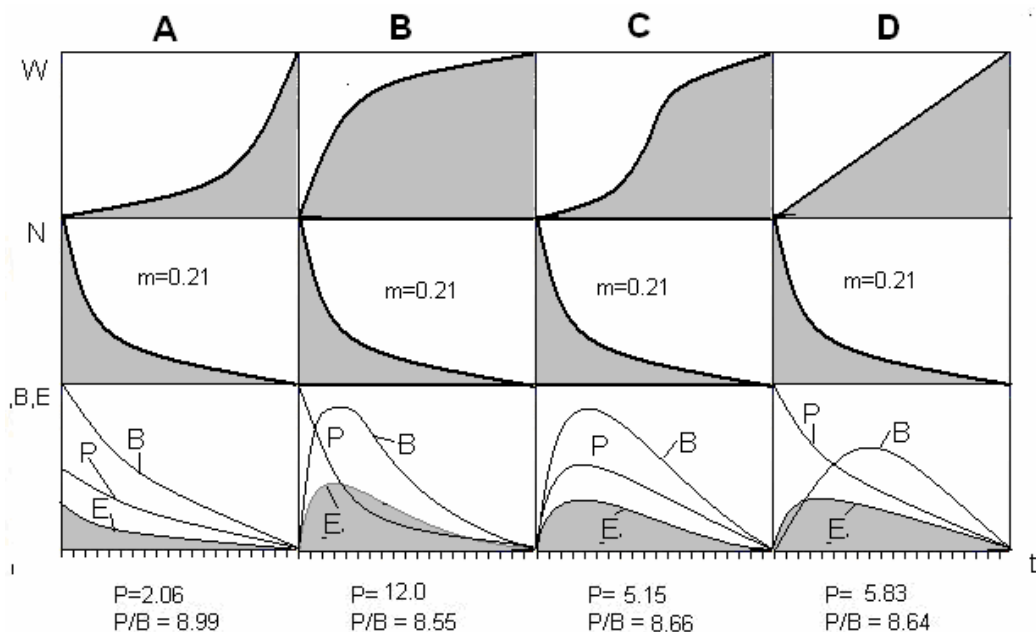


Рис.2.2.1.1. Примеры динамики когорты при одинаковой кривой численности и разных кривых роста:

A — экспоненциальный, B — логистический, C — по формуле Берталанффи, D — линейный. W — масса тела особи, N — численность когорты, P — продукция, B — биомасса, E — элиминация, t — время

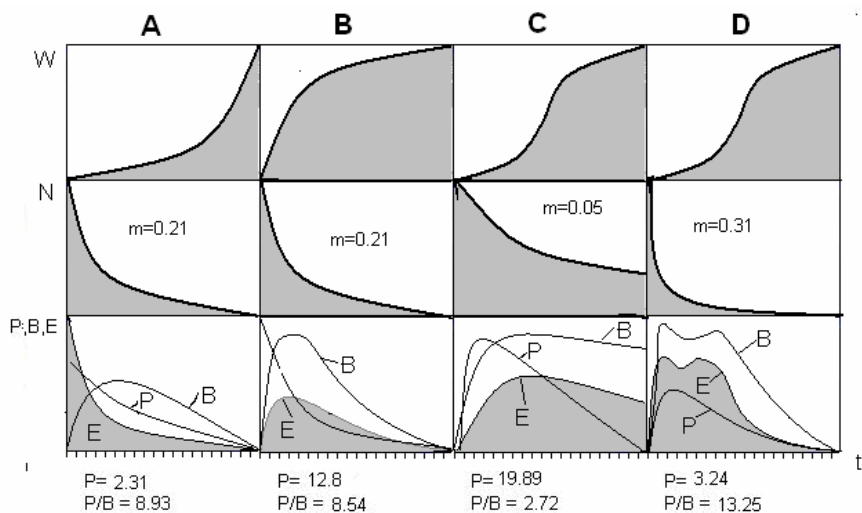


Рис.2.2.1.2. Примеры динамики когорты при разных формах кривой численности:

A — степенная функция роста $R=2$, B — степенная функция роста $R=0.5$, C — низкая смертность, D — высокая смертность. W — масса тела особи, N — численность когорты, P — продукция, B — биомасса, E — элиминация, t — время

Линейную функцию роста (рис.2.2.1.1.) целесообразно рассматривать в сравнении с выпуклой степенной формой роста ($R=0.5$ — функция квадратного корня — рис. 2.2.1.2.) и вогнутой степенной формой роста ($R=2.0$ — квадратная функция — рис. 2.2.1.2). Величина суммарной продукции, естественно, максимальна для когорты с кривой роста выпнутой вверх и мини-

мальна для когорты с кривой роста выгнутой вниз. Коэффициент P/V при этом имеет обратную тенденцию — он максимален для когорты с кривой роста в виде квадратной функции от возраста.

Проследим влияние коэффициента смертности на продукционные характеристики когорты на примере с функцией роста в виде формулы Л.Бергаланффи (см. рис.2.2.1.2). Меньшей смертности соответствуют большие абсолютные величины суммарной продукции (ибо в продукцию включается и биомасса всех выживших к концу исследуемого временного интервала особей) и низкие значения коэффициента P/V , что связано с высокими значениями средней биомассы.

2.2.2. Модели популяций рыб

Моделирование популяций рыб имеет, пожалуй, наиболее длинную и интересную историю, ведущую свое начало с работы Ф. И. Баранова, впервые опубликованной в 1918 году, но в силу многих причин попавшей в поле зрения мировой науки лишь в 50-х годах XX века. Предлагаемая ниже модель, хотя и не является точным повторением модели Ф. И. Баранова, но основана на заложенных им принципах, развитых в дальнейшем в работах (Ricker, 1954; Biverton & Holt, 1957).

Всякая популяция рыб состоит из возрастных групп, т.е. из групп рыб имеющих одинаковый возраст. Надо сказать, что ихтиологам сильно повезло, по сравнению с карцинологами² — возраст большинства рыб достаточно точно определяется по годовым кольцам на их чешуе, тогда как надежных и простых способов определения возраста моллюсков или ракообразных пока не существует.

Состояние популяции в данном году можно охарактеризовать численностью рыб входящих в каждую возрастную группу. Рассмотрим некоторую гипотетическую популяцию, состоящую только из трех возрастных групп. Первая группа — сеголетки ($0+$ в ихтиологической нотации), вторая — годовики ($1+$) и третья — двухлетки ($2+$). Обозначим численность рыб в этих группах как N_1 , N_2 и N_3 . Например, состояние популяции может быть представлено такими тремя числами:

$$N_1=5, N_2=3, N_3=1.$$

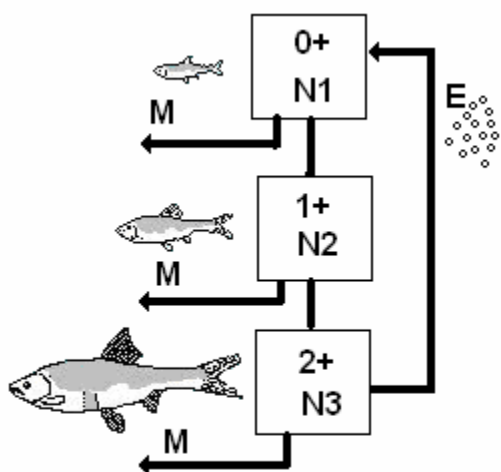


Рис.2.2.2.1. Блок-схема модели простейшей модели популяции рыб:

M — естественная смертность, E — размножение

Вся сущность данной модели заключается в том, чтобы описать, как из состояния популяции в данный год перейти к состоянию популяции в следующем году. Если не принимать в расчет процессов эмиграции и иммиграции, то в основе этого перехода (или, как говорят, моделирующего алгоритма) лежат процессы размножения и смертности. За один год часть рыб в каждой возрастной группе погибает в результате естественной или промысловой смертности, а оставшаяся часть перейдет в следующую возрастную группу (постареет на один год и получит на своей чешуе еще одно годовое кольцо). Исключение составляет первая возрастная группа, которая формируется из икры отложенной нерестовавшими самками. Схематически все эти процессы представлены на рис. 2.2.2.1.

В виде системы конечноразностных уравнений моделирующий алгоритм рассматриваемой модели популяции рыб записывается как:

$$E = k \times N_3t \times (1 - M), \quad (2.2.2.1.)$$

$$N_2t_{+1} = N_1t \times (1 - M), \quad (2.2.2.2.)$$

$$N_3t_{+1} = N_2t \times (1 - M), \quad (2.2.2.3.)$$

$$N_1t_{+1} = \alpha \times E \times e^{-\beta \times E}. \quad (2.2.2.4.)$$

² Карцинология — наука об изучении ракообразных.

здесь: E — количество выметанной икры; M — коэффициент общей смертности, т.е. доля рыб погибающих в данном году от разных причин; k — приведенный коэффициент плодовитости, т.е. количество выметанной икры приходящейся на одну особь нерестового стада (в этот коэффициент включено и соотношение полов в нерестовом стаде, которое в данном случае полагается неизменным); α и β — коэффициенты функции воспроизводства.

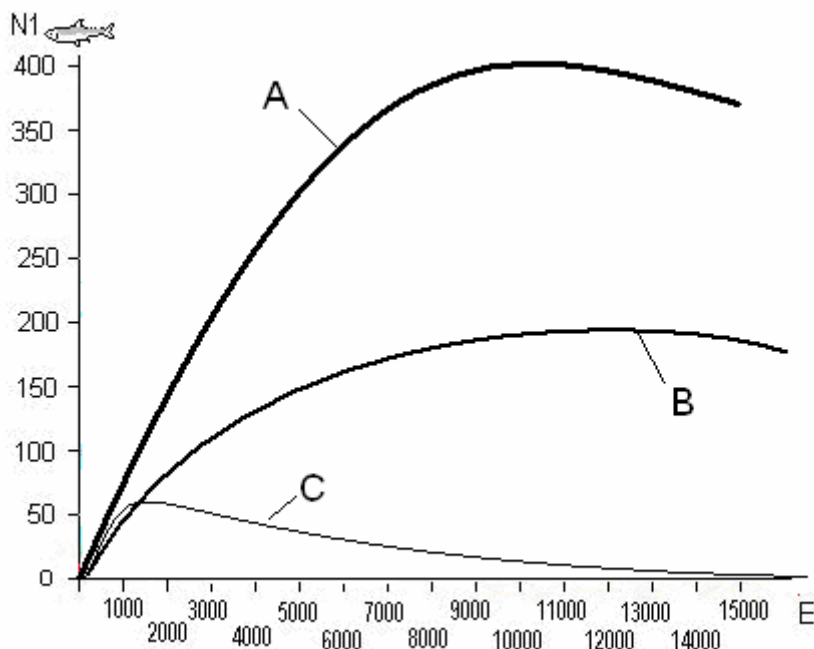


Рис.2.2.2.2. Функции воспроизводства:

A — $\alpha = 0.1$, $\beta = 0.01$, B — $\alpha = 0.05$, $\beta = 0.01$, C — $\alpha = 0.1$, $\beta = 0.05$

О функции воспроизводства ($\alpha \times E \times e^{-\beta \times E}$) следует поговорить особо. Ее вид изображен на рис.2.2.2.2. К моделированию популяций рыб эту функцию впервые применил В. Риккер (Ricker, 1954) для популяций тихоокеанских лососей, нерестующих в озерах Британской Колумбии (Канада). Биологический смысл этой функции заключается в том, что количество потомства сначала растет с увеличением числа производителей и выметанной ими икры, затем достигает максимума, после чего начинает уменьшаться, в пределе стремясь к нулю. Применительно к лососям падение численности потомства с ростом числа производителей объясняется эффектом многократного перекапывания нерестовых гнезд (рыбы, пришедшие на нерест позже других, уничтожают икру, выметанную своими предшественниками). Коэффициенты α и β — эмпирические, однако они связаны с возможным максимальным количеством молоди при заданной площади нерестилищ ($N1_{max}$) и соответствующему этому максимуму количеству выметанной икры (E_{max}) следующими соотношениями:

$$N1_{max} = \alpha / (\beta \times e), \quad (2.2.2.5)$$

$$E_{max} = 1 / \beta, \quad (2.2.2.6)$$

Стремление функции воспроизводства к нулю при бесконечном возрастании E биологического смысла не имеет. Действительно, при очень больших проходах на нерест количество выжившей молоди будет существенно отличаться от нуля. В большинстве последующих после работы В. Риккера (1954) моделях этот недостаток был устранен различными способами (например, начиная с некоторого значения E , количество выжившей икры полагается постоянным и не зависящим от величины нерестового стада), но в данном примере мы оставляем функцию воспроизводства в ее первоначальном виде. Расчет изменения состояния модели за один временной шаг (год) при принятом выше начальном состоянии и значениях коэффициентов $\alpha = 0.1$, $\beta = 0.01$, $M = 0.3$ и $k = 1$ приведен в таблице 2.2.2.1.

Расчет изменения состояния модели популяции рыб за один временной шаг (от T=0 до T=1)

ПЕРЕМЕННАЯ	СОСТОЯНИЕ T=0	РАСЧЕТ	СОСТОЯНИЕ T=1
N1	5	$70 \times 0.1 \times \exp(-0.01 \times 70)$	347
N2	3	$5 \times (1 - 0.3)$	350
N3	1	$3 \times (1 - 0.3)$	210
E		$1 \times 1 \times (1 - 0.3)$	70

На рис.2.2.2.3. представлено то, что получается при значениях плодовитости и смертности (**fert = 145, mort = 0.4**). Популяция через 10 лет приходит к устойчивому состоянию, характеризующемуся пирамидальной возрастной структурой. Фазовая диаграмма вырождается в неподвижную точку, а величина нерестового стада близка к максимуму репродукционной кривой.

Увеличим приведенную плодовитость рыб в модели при сохранении величины смертности, принятой в первом варианте (**fert = 3, mort = 0.3**). Нажав снова позицию меню **Begin**, получим результат, изображенный на рис. 2.2.2.4. Теперь, в отличие от предыдущего варианта, популяция рыб испытывает периодические незатухающие колебания численности с резкими изменениями возрастной структуры популяции. На фазовой диаграмме это отображается в виде некоторого замкнутого контура. При размножении используется как восходящая, так и нисходящая ветви репродукционной кривой.

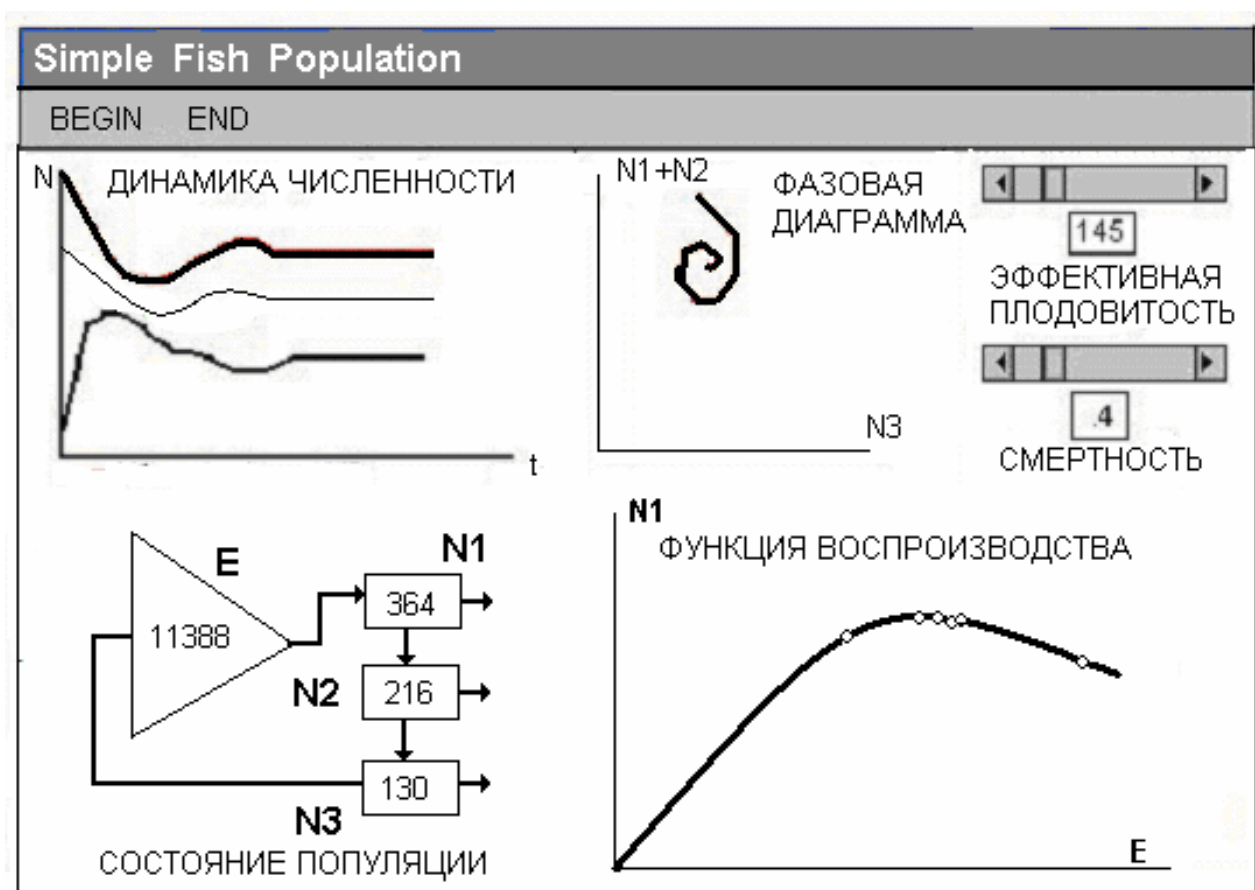


Рис.2.2.2.3. Интерфейс программы простейшей модели популяции рыбы

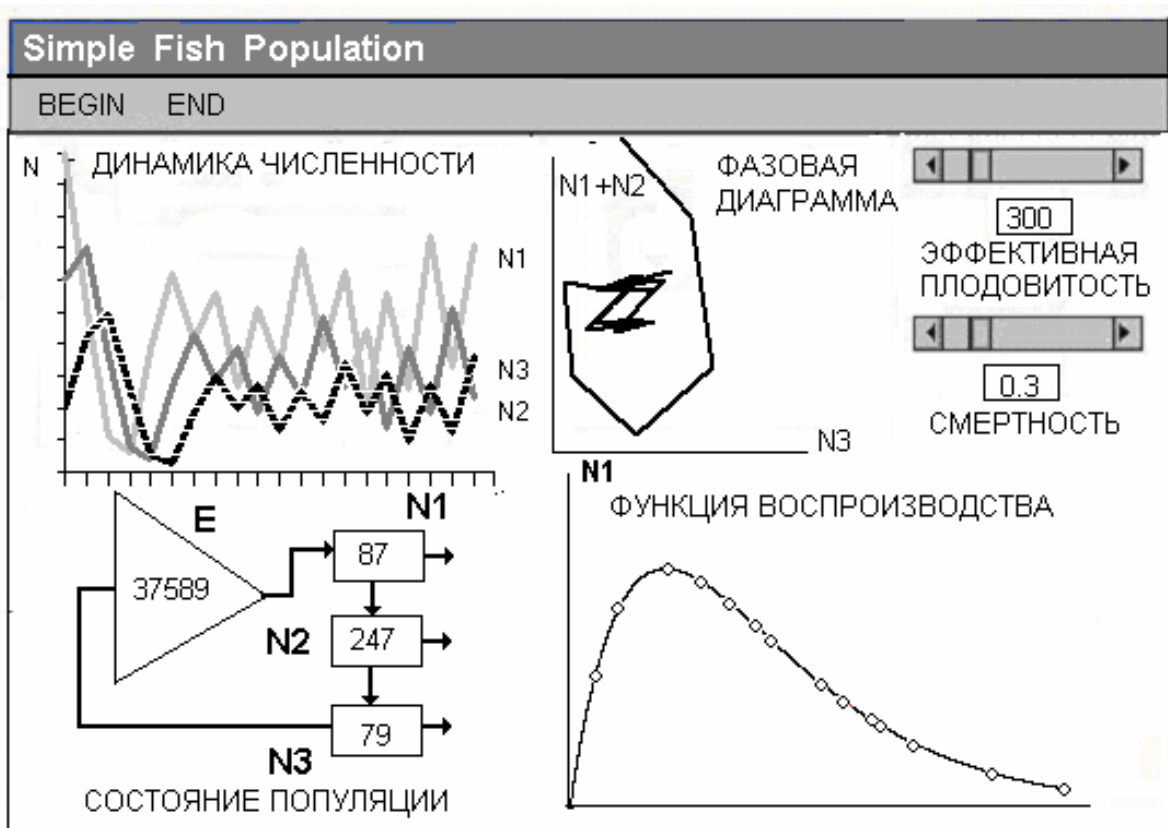


Рис.2.2.2.4. Результат работы программы при плодovitости 3 и смертности 0.3

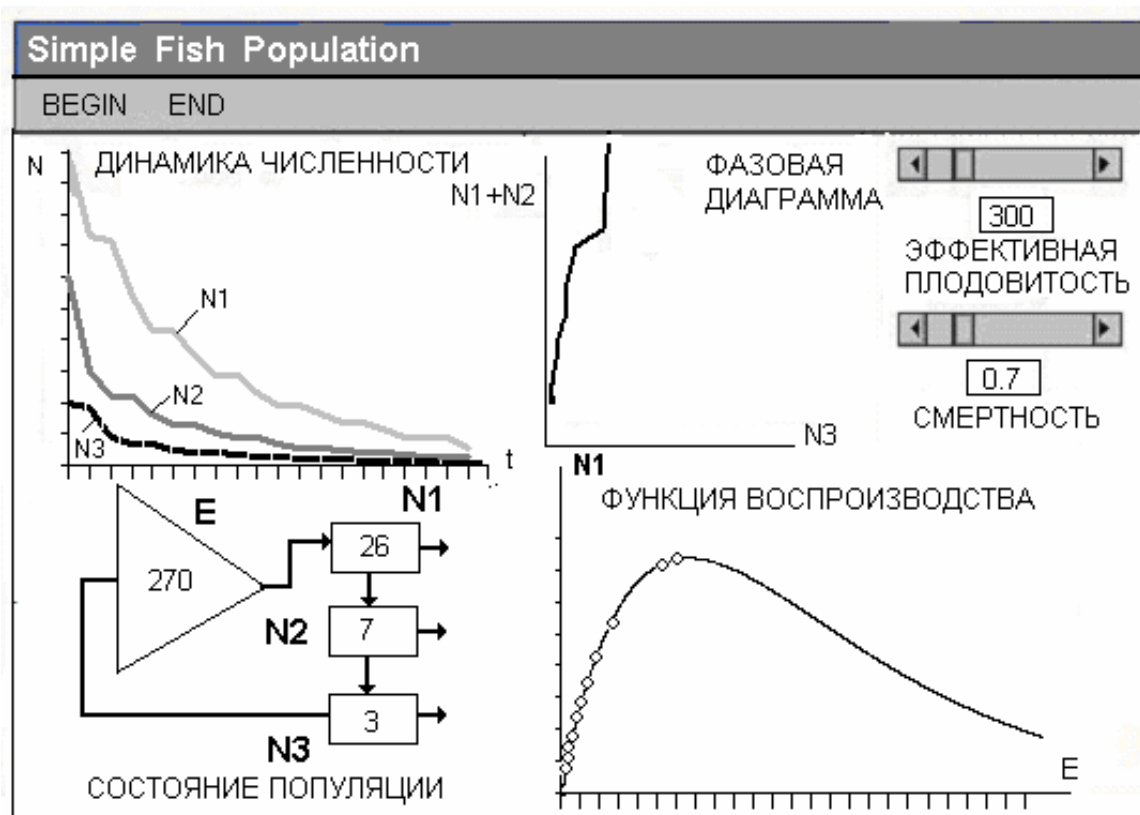


Рис.2.2.2.5. Результат работы программы при плодovitости 3 и смертности 0.7

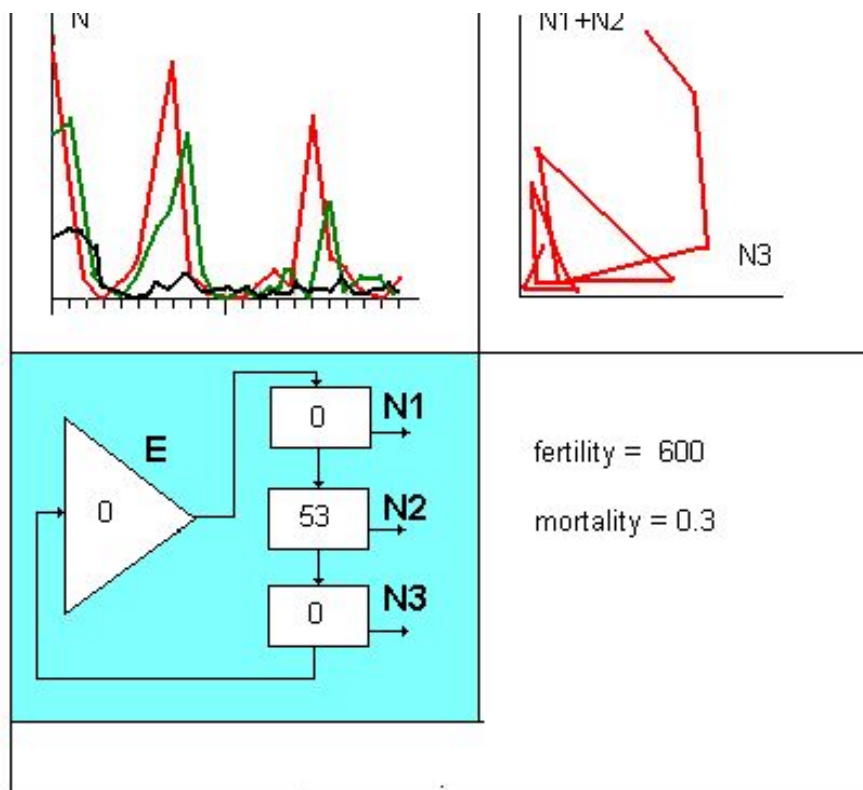


Рис.2.2.2.6. Результат работы программы при плодовитости 6 и смертности 0.3

На рис.2.2.2.4. изображена ситуация, которая соответствует существенному увеличению смертности рыб при сохранении приведенной плодовитости второго варианта (**fert = 3, mort = 0.7**). Такое соотношение параметров ведет к гибели популяции и кривая на фазовой диаграмме уверенно движется к началу координат.

Если при величине смертности, принятой в предыдущем варианте, увеличить приведенную плодовитость вдвое (**fert = 6, mort = 0.7**), то популяция вновь возвращается к устойчивому режиму существования, только с более резким сокращением численности у старших возрастных групп по сравнению с основным вариантом (рис.2.2.2.5.).

Сокращение смертности при сохранении высокой приведенной плодовитости (**fert = 6, mort = 0.3**) приводит к очень резким колебаниям численности популяции с выпадением отдельных поколений (рис.2.2.2.6.). При желании можно расширить исследование данной модели для всех возможных сочетаний параметров смертности и приведенной плодовитости, выделив области, в которых популяция вообще не может существовать, в которых она имеет устойчивое стационарное состояние, и в которых происходят колебания численности и периодические изменения возрастной структуры.

В дальнейшем изложении речь пойдет о взаимодействии природной популяции рыб и человека. Это взаимодействие существовало с самого начала существования вида *Homo sapiens* и первоначально служило одним из главных источников его питания. Использование природных ресурсов морей, океанов и пресноводных водоемов, представляющее важный, а в некоторых случаях и доминирующий источник пищи для людей, все еще носит характер первобытной охоты. Вопрос о том, сколько можно выловить рыбы, чтобы не подорвать ее запасы (в последнее время такое бывало и продолжает происходить достаточно часто) волнует не только ученых, поэтому не удивительно, что практическое использование моделей популяций во многом определялось именно задачами определения допустимого или оптимального вылова. Схема взаимодействия человека и популяции промысловой рыб представлена на рис. 2.2.2.7. Модель популяции рыбы, созданная Ф. И. Барановым в 1918 году, была направлена именно на решение этой задачи.

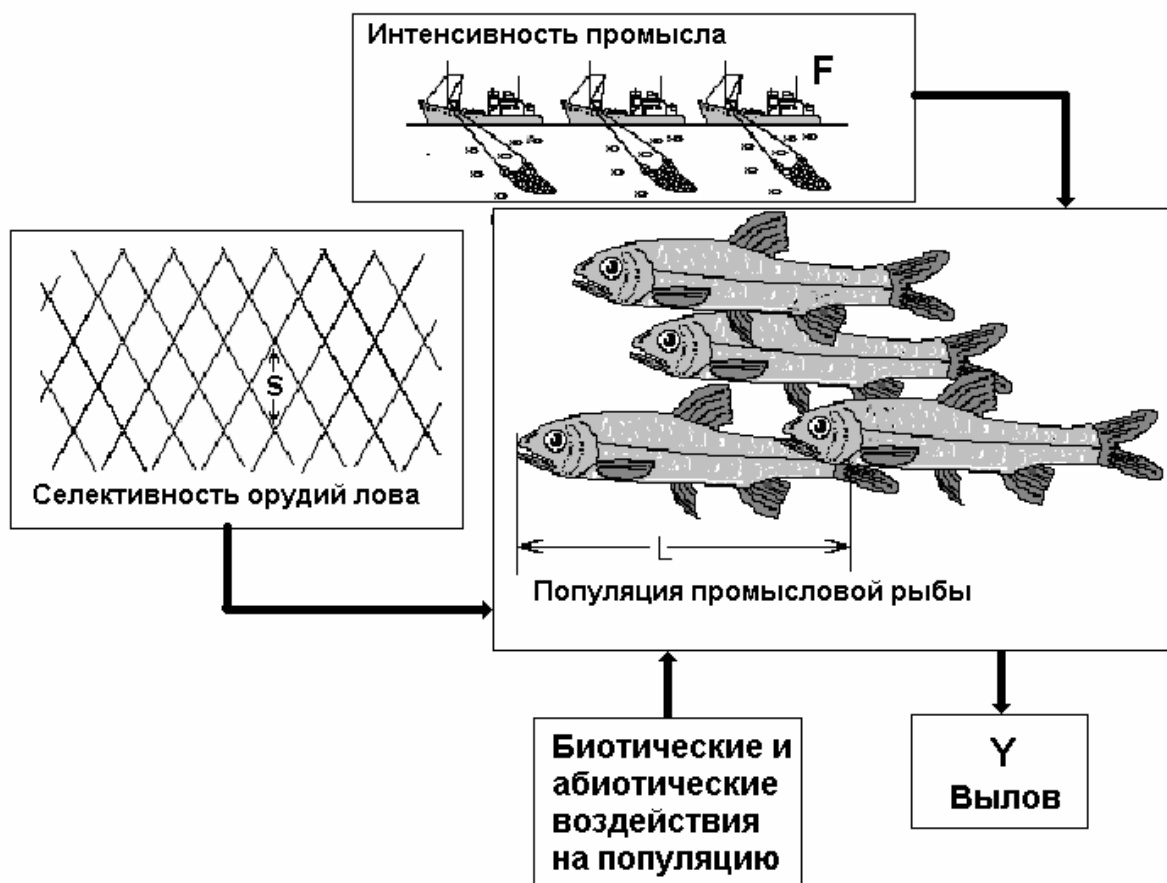


Рис.2.2.2.7. Общая схема регулирования рыболовства

В настоящем разделе рассматривается программа Fishery. На рис. 2.2.2.8. представлена блок-схема модели облавливаемой популяции рыб. По своей конструкции она очень похожа на модель уже рассмотренную в начале раздела, только число возрастных групп увеличено до 5 и помимо естественной смертности введена еще промысловая смертность.

Промысловая смертность рыб есть функция трех переменных: усилий рыболовства (F), селективности орудий лова (S) и размера самой рыбы (L). В данном случае предполагается, что используются отсеживающие орудия лова (например, буксируемые тралы), которые захватывают всех рыб, размер которых превышает некоторую критическую величину (L_2). Этот размер линейно связан с величиной ячеи сети орудий лова. Функция уловистости трала имеет сигмоидальный характер, однако в данной модели ограничимся приближением в виде отрезков двух прямых линий (рис.2.2.2.9.). При таком подходе, кроме параметра L_2 , функция уловистости характеризуется еще и максимальным размером рыб (L_1), которые свободно проходят через орудия лова, не попадая в них. Параметры L_1 и L_2 связаны с величиной ячеи сети соотношениями:

$$L_1 = kf \times S - ks/2, \quad (2.2.2.7)$$

$$L_2 = kf \times S + ks/2, \quad (2.2.2.8)$$

где kf — коэффициент, зависящий от формы тела рыбы (принято $kf=3$), $ks = L_2 - L_1$ — разница между длиной рыб заведомо попадающих в трал и максимальной длиной рыб, которые в трал не попадают.

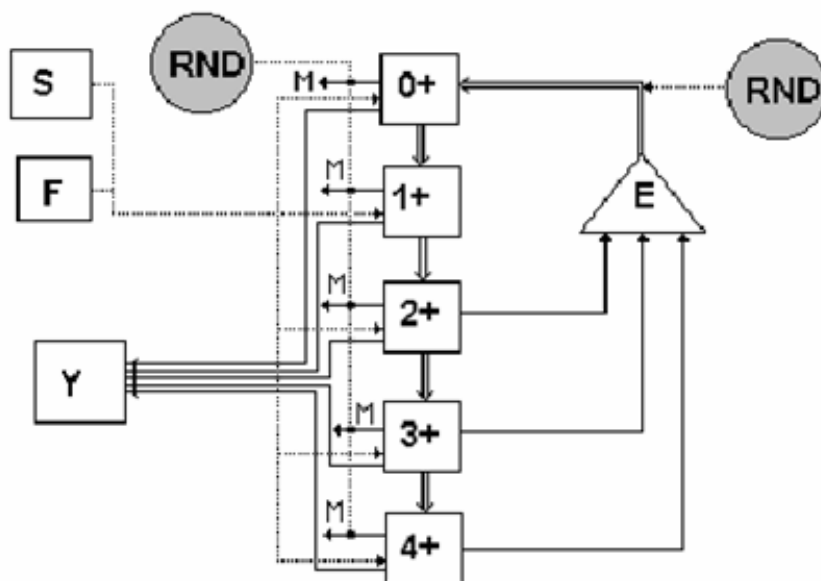


Рис.2.2.2.8.. Блок-схема модели облавливаемой популяции рыбы

В отличие от модели, рассмотренной в начале этого раздела, в данном случае предусмотрена возможность имитации стохастичности величины естественной смертности рыб. Дело в том, что величина естественной смертности рыб зависит от очень большого числа причин и на практике никогда не может быть определена точно. Для имитации более или менее реалистичной картины рыболовного промысла целесообразно принять в модели величину естественной смертности случайной, но изменяющейся в фиксированных пределах. Наиболее простой путь заключается в использовании функции псевдослучайных чисел, заключенных в пределах от 0 до 1 и равномерно распределенных в этом интервале (Rnd). Тогда величину естественной смертности промысловой рыбы (M) можно представить, например, так:

$$M = Mort + 0.1 \times (Rnd - 0.5), \quad (2.2.2.9)$$

где Mort- среднее значение естественной смертности.

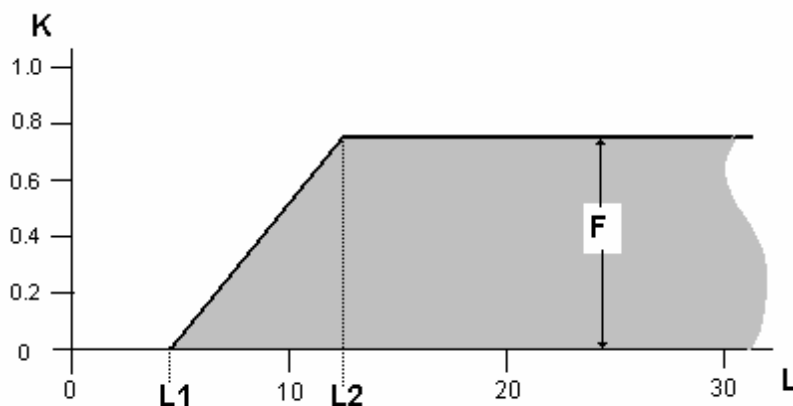


Рис.2.2.2.9. Зависимость между коэффициентом промысловой смертности (K) и размерами рыб (L1 — минимальна длина рыбы, L2 — длина рыбы для которой гарантировано попадание в трал), попадающих в отсеживающее орудие лова (буксируемый трал), вылавливающий рыбу с интенсивностью F

Вычисление общей смертности рыб (morttotal) производится исходя из предположения о том, что естественная гибель рыбы и попадание ее в орудия лова — это несовместимые события. Иными словами, если рыба попадает в сеть, то от естественных причин она погибнуть никак не может,

и, наоборот, рыба, съеденная хищником или погибшая от воздействия паразитов, уже не может быть выловлена. Случай выпуска в море уже пойманной рыбы полагается маловероятным. Это отражается в виде формулы:

$$\text{morttotal} = 1.0 - (1 - M) \times (1 - K(i)), \quad (2.2.2.9)$$

или

$$\text{morttotal} = M + K(i) - M \times K(i) \quad (2.2.2.10)$$

В предлагаемой модели функция воспроизводства более проста, чем в модели, описанной в начале раздела. Это линейная аппроксимация зависимости между запасом и пополнением, предложенной Бивертоном и Холтом (1957), которая не предусматривает эффекта переполнения нерестилища вполне подходит для рыб с пелагическим развитием икры (таких как сельдь, треска, камбала).

If E × FERT < Rmax Then (2.2.2.11)

R = E × FERT

Else

R = Rmax

End If

где: E — величина нерестового стада, FERT — приведенная плодовитость, R — пополнение, Rmax — критическое значение величины пополнения, выше которого количество выжившей модели перестает зависеть от числа нерестующих рыб.

Подобно тому, как это было сделано в отношении естественной смертности, целесообразно предусмотреть стохастический вариант функции воспроизводства.

If E × FERT < Rmax Then (2.2.2.12)

R = E × FERT + dR × (Rnd — 0.5) × (E × FERT / Rmax)

Else

R = Rmax + dR × (Rnd — 0.5)

End If

где: dR — максимальное отклонение величины пополнения от Rmax.

Переключение модели от детерминированного режима работы к стохастическому и наоборот производится путем обращения к позиции меню Model Type. Вызов этой позиции разворачивает подменю, состоящее из двух альтернативных решений: Deterministic и Stochastic, из которых одну следует выбрать.

Ниже приводится текст процедуры, моделирующей динамику численности промысловой рыбы в программе Fishery.

Private Sub Model_Fishery () (2.2.2.14)

For t = 1 To 20

YO(t) = 0

E = A(3, t) + A(4, t) + A(5, t)

If Sto = 1 Then

M = Mort + 0.1 × Rnd

Else

M = Mort

End If

For i = 1 To 5

L1 = S — 5

If L1 < 0 Then L1 = 0

L2 = S + 5

If L(i) <= L1 Then K(i) = 0

If L(i) >= L2 Then K(i) = F

If L(i) > L1 And L(i) < L2 Then

K(i) = F × (L(i) — L1) / (L2 — L1)

End If

morttotal = 1.0 — (1 — M) × (1 — K(i))

Yeld(i) = A(i, t) × K(i) × morttotal / (K(i) + M)

YO(t) = YO(t) + Yeld(i) × W(i)

A1(i) = A(i, t) × (1 — morttotal)

Next i

```

For i = 5 To 2 Step -1
A(i, t + 1) = A1(i — 1)
Next i
If Sto = 1 Then
A(1, t + 1) = E × ((Fert — 1.5) + 3 × Rnd)
If A(1, t + 1) > Rmax Then
A(1, t + 1) = Rmax × (1 + 0.1 × (Rnd — 0.5))
End if
Else
A(1, t + 1) = E × Fert
If A(1, t + 1) > Rmax Then
A(1, t + 1) = Rmax
End If
End If
N(t) = A(1, t) + A(2, t) + A(3, t) + A(4, t) + A(5, t)
Next t
End Sub

```

где:

YO(t) — вылов рыбы за год **t**,

Yeld(i) — вылов рыб возрастной группы **i**,

A(i, t) — численность рыб возраста **i** в год **t**,

E — численность нерестового стада,

Sto — тип модели (**Sto = 1** — стохастическая, **Sto = 0** — детерминированная)

M — коэффициент естественной смертности,

Mort — постоянная составляющая коэффициента естественной смертности,

Rnd — псевдослучайное число, равномерно распределенное в интервале от 0 до 1,

L1 — размер рыбы, ниже которого рыба в сеть не попадает,

L2 — размер рыбы, выше которого в сеть попадают все рыбы с вероятностью **F**,

F — интенсивность промысла (эту величину в данной модели можно интерпретировать как вероятность рыбы размером больше **L2** попасть в сеть в течение года),

S — размер ячеи сети,

K(i) — промысловая смертность рыб возраста **i**,

Fert — эффективная плодовитость рыб,

Rmax — максимальная численность пополнения,

N(t) — общая численность популяции в год **t**.

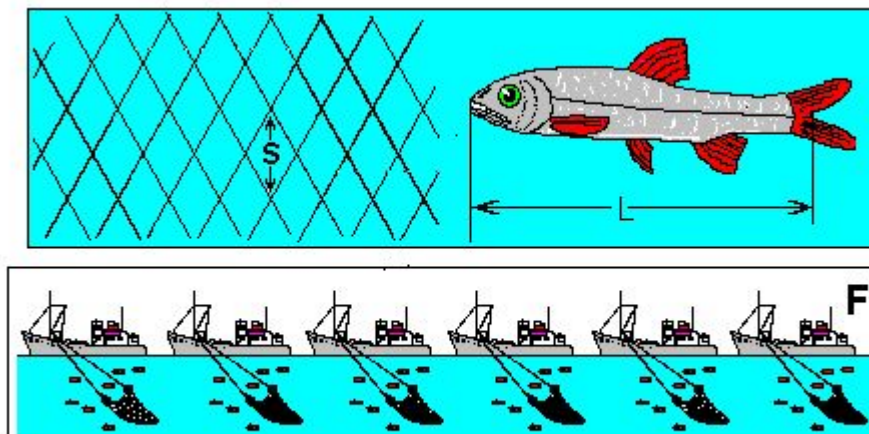


Рис. 2.2.2.10. Элементы интерфейса программы эксплуатации популяции рыб

На рис.2.2.2.12. представлены результаты работы программы при очень низкой интенсивности промысла ($F=0.05$). Численность популяции при этом растет, уловы стабильны и популяция по окончании 20-летнего периода промысла находится в хорошем состоянии.

Увеличение интенсивности промысла ($F=0.4$) ведет при увеличении суммарных уловов к медленному, но неуклонному подрыву рыбных запасов (рис.2.2.2.12.). Предельное увеличение интенсивности промысла при сохранении величины ячеи орудий лова ($F=1$ и $S=10$) ведет к катастрофическим последствиям (рис.2.2.2.13.). Положение можно исправить, увеличив размер ячеи до $S=15$, суммарный вылов при этом существенно увеличивается. Более подробные сведения о возможных величинах выловов в зависимости от режимов рыболовства приведены в таблице 4.1. Заметим, что все эти данные относятся к детерминированному режиму работы модели.³

Таблица 2.2.2.2.

Выловы рыб в тоннах при различных усилиях рыболовства (F) и размерах ячеи сетей (S)

Закрашены те режимы, которые ведут к подрыву запасов промысловой рыбы

	S=2	S=5	S=10	S=15	S=20	S=25
F=0.05	54	54	46	28	14	4
F=0.1	78	81	81	52	26	7
F=0.2	77	83	117	94	49	14
F=0.3	65	70	121	126	71	20
F=0.4	54	59	113	152	90	27
F=0.5	47	50	101	173	108	33
F=0.6	41	45	90	188	125	39
F=0.7	38	40	80	199	142	45
F=0.8	35	37	71	206	157	50
F=0.9	33	35	64	209	172	56
F=1.0	31	33	58	208	186	61

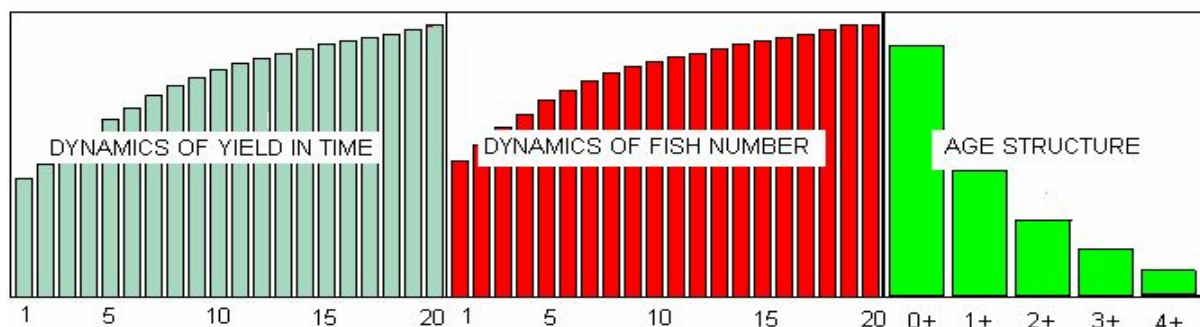


Рис. 2.2.2.11. Режим недолова рыбы

³ В реальной рыбопромысловой практике все обстоит гораздо сложнее, чем это описано в разобранный выше модели. Мало того, что параметры естественной смертности и воспроизводства реальной популяции промысловой рыбы определяются с очень низкой степенью точности, но и у исследователя никогда нет уверенности в стационарности (т.е. независимости от времени) этих параметров, что сильно затрудняет прогнозирование и выбор оптимального режима промысла. Более того, изолированные популяции промысловых рыб, как это представлено в разобранный модели, встречаются крайне редко, как правило, это члены достаточно сложных сообществ (ихтиоценозов и экологических систем), динамика которых может существенно изменить выводы, сделанные на основе анализа изолированных популяций. В качестве примера можно привести случай необратимого подрыва промысловых запасов камбалы в Охотском море (Явинские банки). Численность камбалы была существенно подрвана промыслом, но по классической модели Бивертон и Холта был сделан вывод о том, что при полном запрете вылова камбалы, ее численность должна восстановиться через 5-6 лет. Предложение было реализовано на практике, и действительно в течение 5 лет промысла не было (даже браконьерского). Однако через 5 лет после запрета промысла обнаружилось, что популяция камбалы продолжает находиться в крайне угнетенном состоянии, а ее экологическая ниша прочно занята морскими ежами и другими беспозвоночными бентосными животными. Если бы с самого начала рассматривалась модель всей экологической системы, а не только изолированной популяции камбалы, то, возможно, промысловые запасы этого ценного вида рыб удалось сохранить. Сходная ситуация произошла и с подрывом промысловых запасов нототении в водах Антарктики.

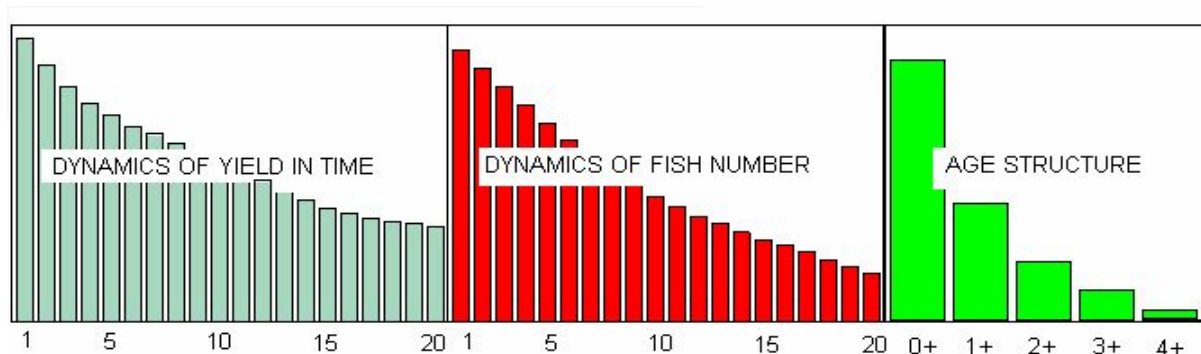


Рис. 2.2.2.12. Режим перелова рыбы

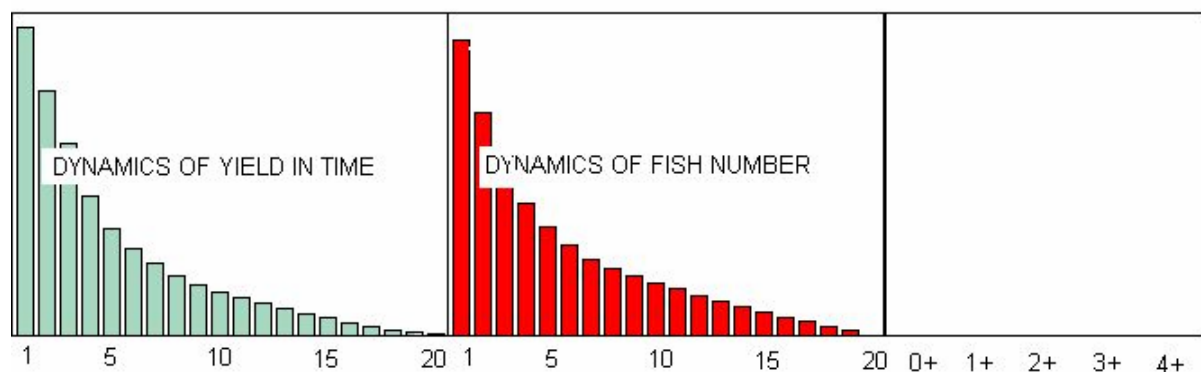


Рис. 2.2.2.13. Режим катастрофического перелова рыбы

2.2.3. Модели популяций планктонных ракообразных

2.2.3.1. Детерминированные модели (*Diaptomus*)

Планктонные ракообразные, такие как веслоногие, ветвистоусые, эвфаузииды и амфиподы являются важными элементами водных экологических систем и, в частности, кормовой базой промысловых рыб. Поэтому знание продукционных характеристик популяций планктонных ракообразных представляет не только научный, но и практический интерес.

Начнем с модели популяции пресноводной копеподы *Diaptomus graciloides* Sars., которая подробно описана в монографии М. Б. Ивановой (1985). Из этой же монографии почерпнуты и все численные данные, использованные в предлагаемой модели. Первоначально модель была выполнена А. А. Умновым, но ее текст был утрачен и, в данном случае, сделана попытка восстановить эту модель, не претендуя на идентичность с первоначальным вариантом.

Популяцию диаптомуса можно рассматривать как состоящую из семи стадийных групп: первая группа — яйца, следующие три — науплиусы, а все четыре более старшие — копеподиты. Схема переходов особей популяции диаптомуса из одной стадии развития в другую представлена на рис. 2.2.3.1.1. Продолжительность пребывания особи в каждой стадии определена экспериментально для температуры воды 20° С. При изменении температуры воды продолжительность развития или замедляется при низких температурах, или ускоряется при повышенных, причем этот процесс хорошо описывается при помощи температурной поправки с коэффициентом $Q_{10}=2.3$. Эта поправка оформлена в виде функции **kTD**, а вычисление продолжительностей стадий производится в процедуре **Stadium**:

Private Function kTD(ByVal Tem As Single) As Single (2.2.3.1.1.)
kTD = 2.3 ^ ((20 — Tem) / 10)
End Function

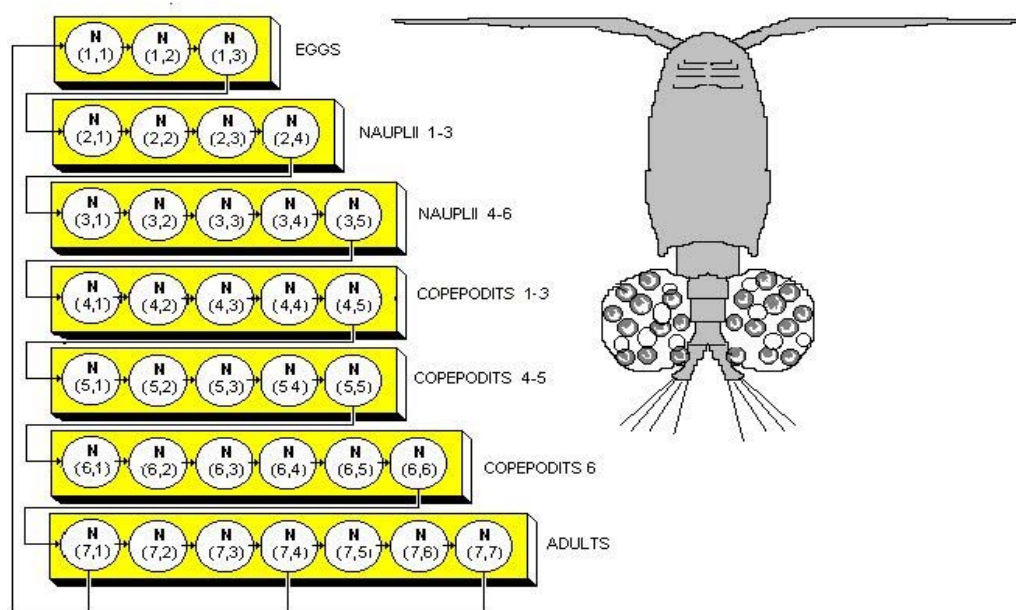


Рис.2.2.3.1.1. Блок-схема модели популяции диатомуса

Предполагается, что в каждой стадии диатомус не может находиться менее 2 суток или более 25 суток. Эти ограничительные операции производятся при помощи функций максимума (**max**) и минимума (**min**), которые объявлены глобальными.

```

Private Sub Stadium( ) (2.2.3.1.2.)
For s = 1 To smax
D(s) = max (2, min (smax, D20(s) × kTD(Tem)))
Next s
End Sub

```

Согласно данным М. Б. Ивановой, промежуток времени между откладками яиц самками диатомусов зависит от кормовых условий. При обилии пищи время между кладками сокращается, а при недостатке пищи растягивается. В модели эта зависимость оформлена в виде функции **Days_Between_Eggs_Portion** :

```

Private Function Days_Between_Eggs_Portion(ByVal Food As Single) As Integer.....(2.2.2.1.3)
If Food > 0 Then
Days_Between_Eggs_Portion = max(3, Int(15 / Food))
Else
Days_Between_Eggs_Portion = daymax
End If
End Function

```

Количество яиц в кладке убывает с ростом числа кладок. Эта зависимость представлена в модели функцией **Eggs_in_portion** :

```

Private Function Eggs_in_portion(ByVal i As Integer) As Integer (2.2.3.1.4)
Eggs_in_portion = max(1, Int(10 — 0.3 × i))
End Function

```

Моделирующий алгоритм оформлен в виде следующей подпрограммы:

```

Private Sub MODEL ( ) (2.2.3.1.5)

```

```

Production = 0
Biomass = 0
For day = 1 To daymax — 1
  P(day) = 0
  B(day) = 0
  Eggs = 0
  Iportion = 1
  For q = 1 To D(smax) Step Days_Between_Eggs_Portion(Food)
    Eggs = Eggs + N(day, smax, q) × SexRatio × Eggs_in_portion(Iportion)
    Iportion = Iportion + 1
  Next q
  mort_dens = (Ntotal(day — 1) / Nmax) ^ 4
  For s = smax To 1 Step -1
    For q = D(s) To 2 Step -1
      N(day + 1, s, q) = N(day, s, q — 1) × (1 — mort) × (1 — mort_dens)
    Next q
    If s = 1 Then
      N(day + 1, s, 1) = Eggs
      P(day) = P(day) + W(1) × Eggs
    Else
      N(day + 1, s, 1) = N(day, s — 1, D(s — 1))
      P(day) = P(day) + (W(s) — W(s — 1)) × N(day + 1, s, 1)
    End If
  Next s
  Ntotal(day) = 0
  For s = 1 To smax
    NS(day, s) = 0
    For q = 1 To D(s)
      NS(day, s) = NS(day, s) + N(day, s, q)
    Ntotal(day) = Ntotal(day) + N(day, s, q)
  Next q
  B(day) = B(day) + NS(day, s) × W(s)
  Next s
  Production = Production + P(day)
  Biomass = Biomass + B(day)
Next day
NSmax = 0
For day = 1 To daymax
  For s = 1 To smax
    If NSmax < NS(day, s) Then
      NSmax = NS(day, s)
    End If
  Next s
Next day
End Sub

```

В приведенной выше подпрограмме приняты следующие обозначения:

Day — текущие сутки работы модели;

daymax — предельное число суток функционирования модели;

P(**day**) — продукция популяции за сутки **day**,

B(**day**) — биомасса популяции в сутки **day**,

Eggs — суммарное количество отложенных яиц,

Iportion — порядковый номер кладки,

D(**s**) — количество дней, которые должен провести диаптомус в стадии развития **s**,

N(day, s, q) — численность особей диаптомуса, которые провели **q** суток в стадии **s**. Данные относятся к суткам **day** функционирования модели;

NS(day, s) — суммарная численность диаптомусов, находящихся в стадии развития **s** в сутки **day**.

SexRatio — доля самок в популяции диаптомуса;

Ntotal(day) — суммарное число особей в популяции в сутки **day**;

mort — естественная смертность, не зависящая от плотности популяции;

mort_dens — естественная смертность, зависящая от плотности популяции;

Nmax — предельная численность популяции диаптомуса;

W(s) — масса тела диаптомуса, находящегося в стадии развития **s**;

Production — продукция популяции за все время функционирования модели;

Biomass — средняя биомасса популяции за все время функционирования модели (при выводе на экран эта величина делится на **daymax**).

Эта модель оформлена в виде подпрограммы Diaptomus. Подпрограмма имеет меню, состоящее из следующих позиций: Initial State, Run Model, Print Graphics и Close. (рис.2.2.3.1.2.) При нажатии на позицию Initial State в модель засылается стандартное начальное состояние популяции диаптомусов, при котором равновероятно нахождение каждой особи во всех стадиях развития. Позиция Run Model соответствует проходу моделью 120 временных шагов (суток). Структуру популяции диаптомусов за любые сутки можно вывести на экран при помощи перемещения движка линейки прокрутки, которая расположена вертикально и слева от поля гистограммы структуры популяции. Номер текущих суток появляется в левом верхнем углу поля гистограммы. Заметим, что двигать линейку прокрутки времени можно в обе стороны, т.е. рассматривать динамику изменения структуры популяции не только в прямом, но и в обратном течении времени.

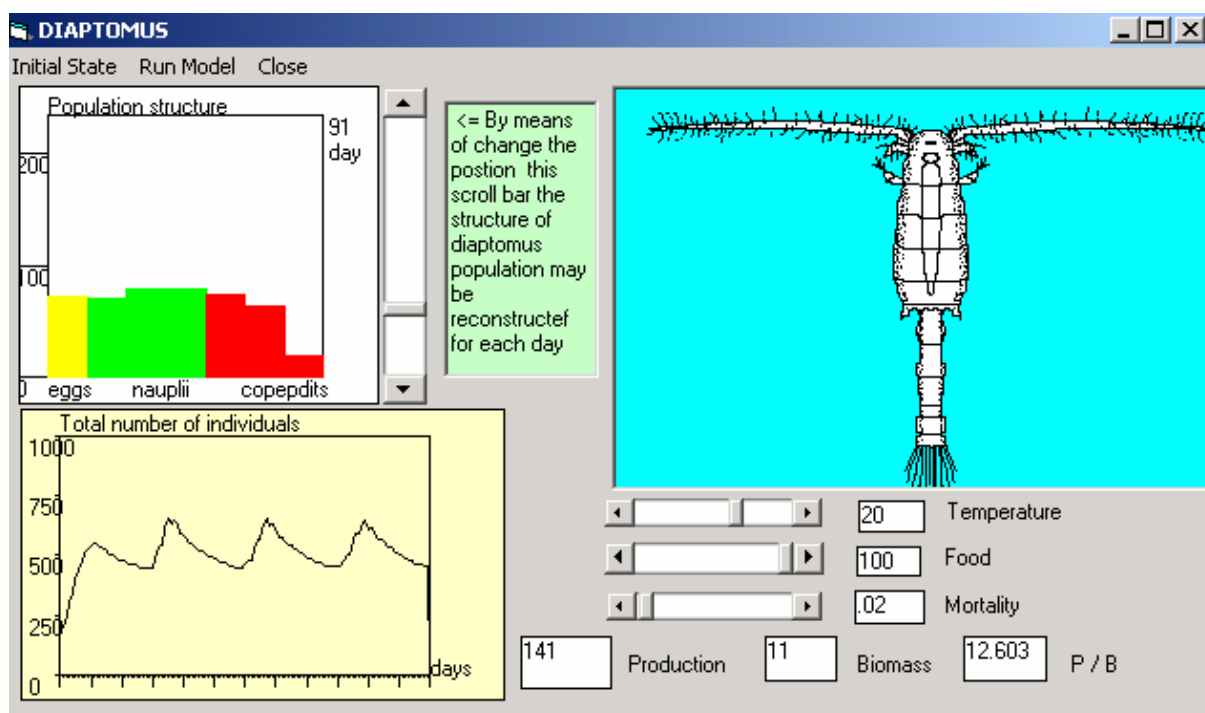


Рис.2.2.3.1.2. Интерфейс программы Diaptomus:

Движками с надписями Temperature, Food, Mortality могут задаваться значения температуры, кормовой базы и смертности. В окнах Production, Biomass, P/B высвечиваются значения продукции, средней биомассы и коэффициента P/B. Вертикальный движок служит для просмотра структуры популяции за все время функционирования модели

На графике, расположенном ниже поля гистограммы структуры популяции, изображается динамика общей численности популяции во времени. Величины продукции, средней биомассы и коэффициента P/B высвечиваются в соответствующих окнах на форме подпрограммы.

Изменение параметров модели производится при помощи линейек прокрутки **Temperatura** (температура воды **Tem**), **Food** (концентрация корма **Food**) и **Mortality** (естественная смертность **mort**). По умолчанию приняты следующие значения параметров **Tem=20, Food= 1, mort=0.02 , SexRatio=0.5**.

При нажатии на позицию меню **Print Graphics** на принтер (который следует предварительно включить) выдается информация о структуре популяции через каждые 10 временных шагов (суток). Например, на рис. 2.2.3.1.3. динамика состояний популяции соответствует значениям параметров, принятых по умолчанию (не следует удивляться, если у вас получатся не точного совпадения гистограмм с рис. 2.2.3.1.4.— ведь начальное состояние популяции случайное). В таких условиях за 120 суток в популяции диаптомусов успевают пройти 4 генерации.

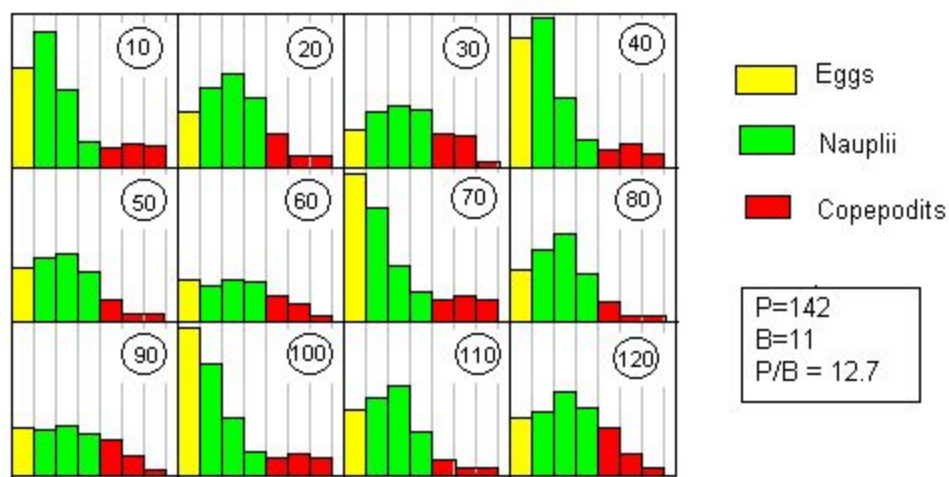


Рис.2.2.3.1.3. Динамика структуры популяции диаптомусов при базовом значении параметров

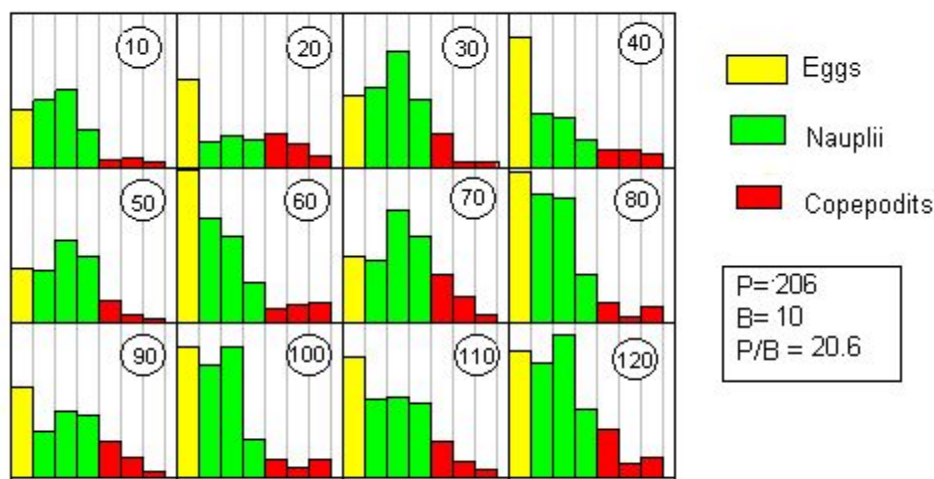


Рис.2.2.3.1.4. Динамика структуры популяции диаптомусов при повышенной температуре воды

Увеличение температуры воды до **Tem=28** (рис.2.2.3.1.4.) приводит к увеличению продукции популяции и коэффициента P/B почти вдвое, при этом успевает народиться за те же 120 суток около 7 генераций диаптомусов. Снижение температуры воды до **Tem=5** (рис. 2.2.3.1.5.) , наоборот, приводит к снижению продукции популяции и сокращению числа генераций до 3-х.

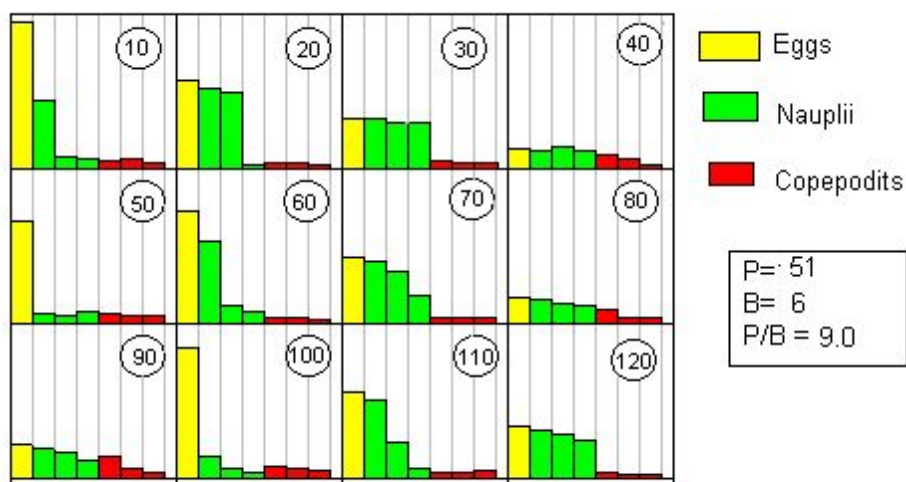


Рис.2.2.3.1.5. Динамика структуры популяции диаптомусов при пониженной температуре воды

2.2.3.2. Стохастические модели (Cyclops)

Теперь можно перейти к рассмотрению моделей, в которых идея стохастичности заложена в самое основание. Модель популяции циклопов по своему объекту очень похожа на уже рассмотренную выше модель популяции диаптомусов, но технология построения самой модели совершенно отлична — это модель построенная на принципе имитации судьбы каждой особи в популяции. В англоязычной научной литературе такой подход к моделированию носит название **individual-based modelling**.

На примере модели популяции циклопа мы хотим познакомить читателя с основами индивидуально-ориентированного моделирования.

Для описания состояния каждой особи в программе объявляется новый тип переменных **Copepoda**. С введением типа переменных **Copepoda** обязательность описания типа переменной становится очевидной, поскольку ваш компьютер совершенно не обязан знать о существовании веслоногих рачков и объяснить ему, что именно вы понимаете под копеподай — ваша задача. Итак, особь циклопа описывается тремя переменными — стадией развития (s), числом суток, проведенных особью в данной стадии (q) и полом (sex). Принято, что sex = 2 соответствует самкам, а sex = 1 — самцам. В разделе General declarations следует поместить следующий текст:

```
Private Type Copepoda
  s As Integer
  q As Integer
  sex As Integer
End Type
```

(2.2.3.2.1.)

После такого объявления нового типа переменных, можно описать массив или список всех особей в популяции, численность которой ограничена величиной **nmax**.

```
Dim C(nmax) As Copepoda
```

Теперь следует описать в виде отдельных процедур два основных события в жизни циклопов — рождение и смерть. Процедура рождения (**BIRTH**) заключается в том, что в конец списка особей существующих в популяции приписывается еще одна особь с характеристиками яйца (**C(ntotal).s = 1**) и равновероятным распределением полов. При этом численность особей в популяции (**ntotal**) увеличивается на единицу. Если список особей дошел до предельного значения (**nmax**), то никакой новой особи появиться не может (**Exit Sub**). Напомним, что в языке Visual Basic обращение к свойствам переменной нового типа производится при помощи конструкций с точкой (.), например **C(i).s** — стадия развития, в которой находится i-ый циклоп, **C(i).q** — число дней, которое провел этот циклоп в данной стадии и **C(i).sex** — пол этого циклопа.

```

Private Sub BIRTH ( ) (2.2. 3.2.2)
If ntotal < nmax Then
  ntotal = ntotal + 1
  C(ntotal).s = 1
  C(ntotal).q = 1
  If Rnd > 0.5 Then
    C(ntotal).sex = 1
  Else
    C(ntotal).sex = 2
  End If
Else
  Exit Sub
End If
End Sub

```

Процедура гибели особи (**DEATH**), в отличие от процедуры рождения новой особи, имеет аргумент (**i**) — порядковый номер особи в списке, т.е. гибнет не какая-то особь циклапа, а совершенно определенная с индексом **i**. Смысл этой процедуры заключается в том, что характеристики особи стоящей последней в списке особей популяции, записываются на место характеристик гибнущей особи. Поскольку расположение особей в списке никакой роли в модели не играет, то такой прием сберегает машинное время и упрощает программу. Естественно, что процедура гибели особи уменьшает число особей в популяции на единицу. Если в популяции уже нет больше особей (**ntotal = 0**), то процедура не работает.

```

Private Sub DEATH(ByVal i As Integer) (2.2.3.2.3.)
If ntotal > 0 Then
  C(i).s = C(ntotal).s
  C(i).q = C(ntotal).q
  C(i).sex = C(ntotal).sex
  ntotal = ntotal — 1
Else
  Exit Sub
End If
End Sub

```

Как и в случае с моделью диаптомуса начальное состояние популяции циклопов может формироваться при помощи равновероятного распределения особей по всем стадиям развития, что осуществлено в процедуре **mnuINITIAL_Click ()**, которая запускается при нажатии на позицию меню с надписью «Initial State».

```

Private Sub mnuINITIAL_Click() (2.2.3.2.4.)
Dim i As Integer
For i = 1 To ninitial
  C(i).s = 1 + Int(Rnd × smax)
  If Rnd > 0.5 Then
    C(i).sex = 1
  Else
    C(i).sex = 2
  End If
  C(i).q = 1
Next i
  ntotal = ninitial
End Sub

```

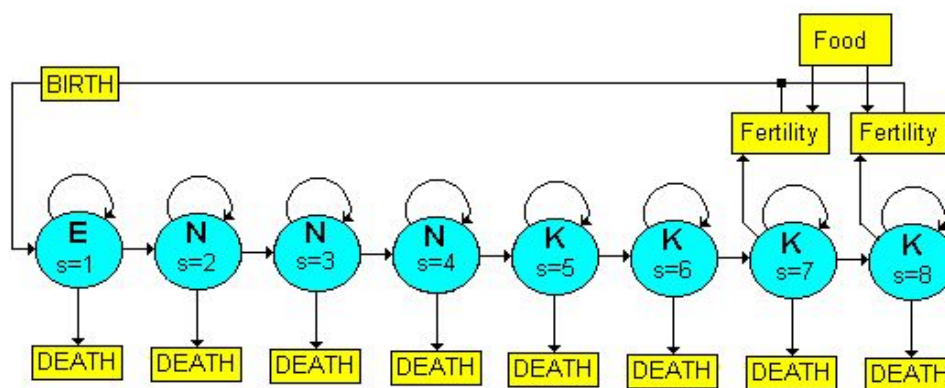



Рис.2.2.3.2.1. Блок-схема модели популяции циклопов

Теперь перейдем к рассмотрению процедуры **MODEL ()**, которая имитирует жизнь популяции циклопов в течение одного временного шага — суток. Блок-схема этой процедуры приведена на рис. 2.2.3.2.1. Здесь по очереди рассматриваются все особи, входящие в состав популяции. Поскольку по ходу рассмотрения судьбы каждой особи в течение суток могут встретиться события рождения и гибели особей, то в начале суток конечное число особей в популяции не известно. Поэтому применить для просмотра особей конструкцию **For ...To...Next** нельзя, а следует воспользоваться конструкцией **Do...Loop** с выходом из цикла по условию просмотра всего списка особей в популяции.

Первое событие, которое может случиться с особью циклопа в течение суток — это ее гибель. Произойдет это событие или не произойдет можно узнать путем сравнения величины вероятности гибели особи в течение суток ($1 - (1 - \text{mort}) \times (1 - \text{mort\_density})$) со значением псевдо случайного числа (**Rnd**). Если псевдослучайное число меньше или равно вероятности гибели особи, то полагается что событие гибели происходит и вызывается процедура **DEATH(i)**, в противном случае особь остается жить, и с ней могут происходить другие события. В данном примере гибель циклопов может происходить от воздействия хищников (**mort**) и от перенаселенности популяции (**mort_density**). События эти полагаются независимыми, и используется формула умножения вероятностей. С такой конструкцией мы уже встречались в модели популяции промысловой рыбы при сопоставлении естественной и промысловой смертности.

Предположим, что особь циклопа осталась живой, тогда ее ждут новые испытания. Если это самка (**C(i).sex = 2**), то функция **Fertility** вычисляет ее плодовитость:

Private Function Fertility(ByVal kTS As Single, ByVal s As Integer, ByVal q As Integer) As

```
Integer
If q = 1 Then
Select Case s
Case 7
Fertility = Int(5 × kTS)
Case 8
Fertility = Int(20 × kTS)
Case Else
Fertility = 0
End Select
Else
Fertility = 0
End If
End Function
```

(2.2.3.2.5)

Плодовитость самок циклопа зависит от кормовых условий (**kTS**) и стадии развития (**s**). Полагается, что откладывать яйца могут только самки двух последних стадий развития, причем плодовитость на последней копепоидитной стадии существенно выше, чем на предпоследней. В отли-

чие от диаптомусов самки циклопов откладывают яйца только один раз во время нахождения в данной стадии развития.

Кормовые условия, влияющие на плодовитость самок циклопов, описываются при помощи коэффициента напряженности трофических отношений (**kTS**), который представляет собой частное от деления суммарных потребностей в пище на ее наличное количество.

Параметр **q** нужен в функции **Fertility** для того, чтобы самка циклопа откладывала яйца не каждые сутки, а только один раз находясь в данной стадии развития. Последующая кладка может произойти только после перехода в следующую стадию (если, конечно, особь доживет до этого события).

После определения плодовитости самки происходит обращение к процедуре **BIRTH ()**, причём обращаться к этой процедуре надо столько раз, сколько яиц отложила самка. Такая операция легко осуществляется при помощи конструкции **For ...To...Next**.

Дальнейшие события связаны с ростом циклопов, который выражается как у всех ракообразных в переходе из одной стадии развития в следующую. Продолжительность нахождения циклопа в каждой стадии развития **D(s)** вычисляется так же, как и у диаптомуса с учетом температурной поправки. Событие перехода из одной стадии в другую происходит в среднем при достижении числа дней проведенных циклопом в данной стадии (**q**) величины **D(s)**. Но это только в среднем, на деле одни циклопы переходят в новую стадию несколько раньше, другие несколько позже. Поэтому вероятность перехода определяется как:

$$\text{probG} = C(i).q / D(C(i).s) - 0.5, \quad (2.2.3.2.6)$$

с естественным ограничением в интервале от 0 до 1. При таком переходе счетчик времени нахождения в стадии устанавливается на 1, а к величине соматической продукции популяции прибавляется разность между массой тела циклопа в новой стадии и массой тела в предыдущей стадии. Если переход в новую стадию не состоялся, то счетчик времени нахождения в стадии (**C(i).q**) увеличивается на единицу. В том случае, если особь уже находится в последней стадии развития, событие перехода в следующую стадию интерпретируется как гибель особи с соответствующим обращением к процедуре **DEATH(i)**. Никакого приращения продукции при этом, естественно, не происходит.

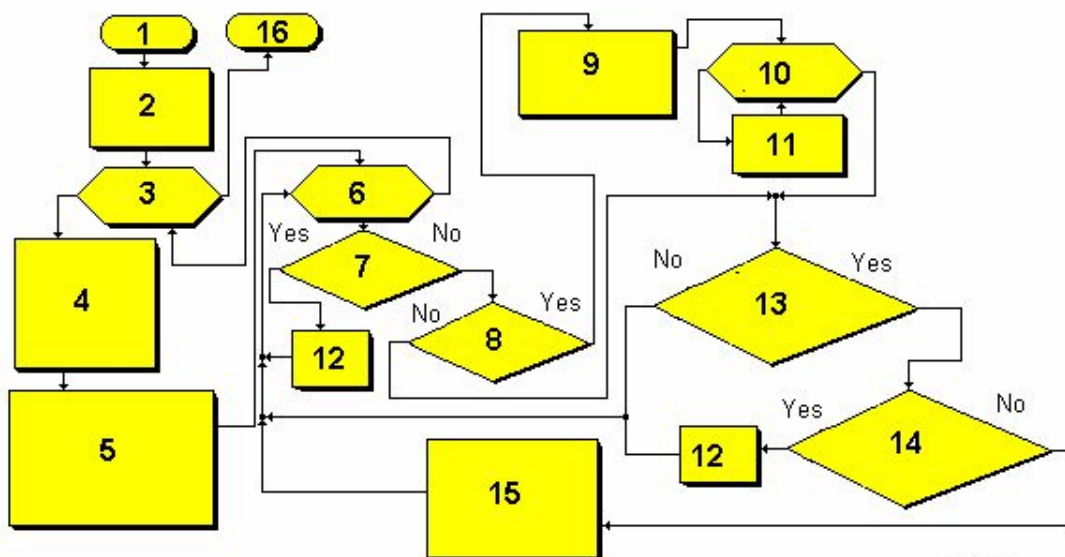


Рис. 2.2.3.2.2. Блок-схема программы модели популяции циклопов:

1 — начало; 2 — установление начального состояния популяции; 3 — цикл по суткам; 4 — определение кормовой базы популяции; 5 — определение продолжительности пребывания особи в каждой стадии развития в зависимости от температуры воды; 6 — цикл по всем особям популяции; 7 — сравнение вероятности гибели данной особи с псевдослучайным числом, если это число больше, то особь гибнет, если нет, то выживает; 8 — установление пола данной особи, если это самка то управление передается блоку 9, в котором устанавливается число яиц в кладке; 10 — перебор по всем яйцам данной кладки; 11 — создание новой особи; 12 — гибель особи; 13 — выяснение факта перехода особи в следующую стадию развития; 14 — выяснение факта достижения особью предельного возраста; 15 — прирост массы тела особи при переходе в следующую стадию развития; 16 — окончание программы

Текст подпрограммы **MODEL** приведен ниже:

```
Private Sub MODEL ( ) (2.2.3.2.7.)
Dim day, i, k, s As Integer
Dim Total_Consum As Single
Dim mort_density As Single
Dim kTS As Single
Dim probG As Single
Biomass = 0
Production = 0
For day = 1 To daymax
Total_Consum = 0
For i = 1 To ntotal
Total_Consum = Total_Consum + Con(C(i).s)
Next i
kTS = Total_Consum / food
If kTS > 2 Then
kTS = 2
End If
mort_density = (ntotal / nmax) ^ 4
i = 1
Do
If ntotal <= 0 Then
Exit Do
End If
If Rnd < 1 — (1 — mort) × (1 — mort_density) Then
Call DEATH(i)
Else
If C(i).sex = 2 Then
For k = 1 To Fertility(kTS, C(i).s, C(i).q)
Call BIRTH
Production = Production + W(1)
Next k
End If
If D(C(i).s) > 0 Then
probG = C(i).q / D(C(i).s) — 0.5
Else
probG = 0
End If
If probG < 0 Then
probG = 0
End If
If probG > 1 Then
probG = 1
End If
If Rnd < probG Then
C(i).s = C(i).s + 1
If C(i).s > smax Then
Call DEATH(i)
Else
C(i).q = 1
i = i + 1
Production = Production + (W(C(i).s) — W(C(i).s — 1))
End If

```

```

Else
C(i).q = C(i).q + 1
i = i + 1
End If
End If
N(day) = ntotal
If i = ntotal + 1 Then
Exit Do
End If
Loop
Next day
End Sub

```

В этой подпрограмме приняты следующие обозначения переменных:

Biomass — биомасса популяции циклопов;

Production — продукция популяции циклопов;

Total_Consum — суммарные пищевые потребности всех особей в популяции;

food — кормовая база популяции;

ntotal — общее число особей в популяции;

Con(s) — суточная пищевая потребность особи циклопа, находящегося в стадии **s**;

kTS — напряженность трофических отношений между циклопами и их кормовой базой;

nmax — предельное число особей в популяции;

mort_density — вероятность гибели особи циклопа в течении суток из-за чрезмерно высокой плотности популяции;

mort — вероятность гибели циклопа в течение суток в результате воздействия хищников;

W() — масса тела особи циклопа, находящегося в стадии **s**;

probG — вероятность перехода особи циклопа в следующую стадию развития;

N(day) — численность популяции в сутки **day**.

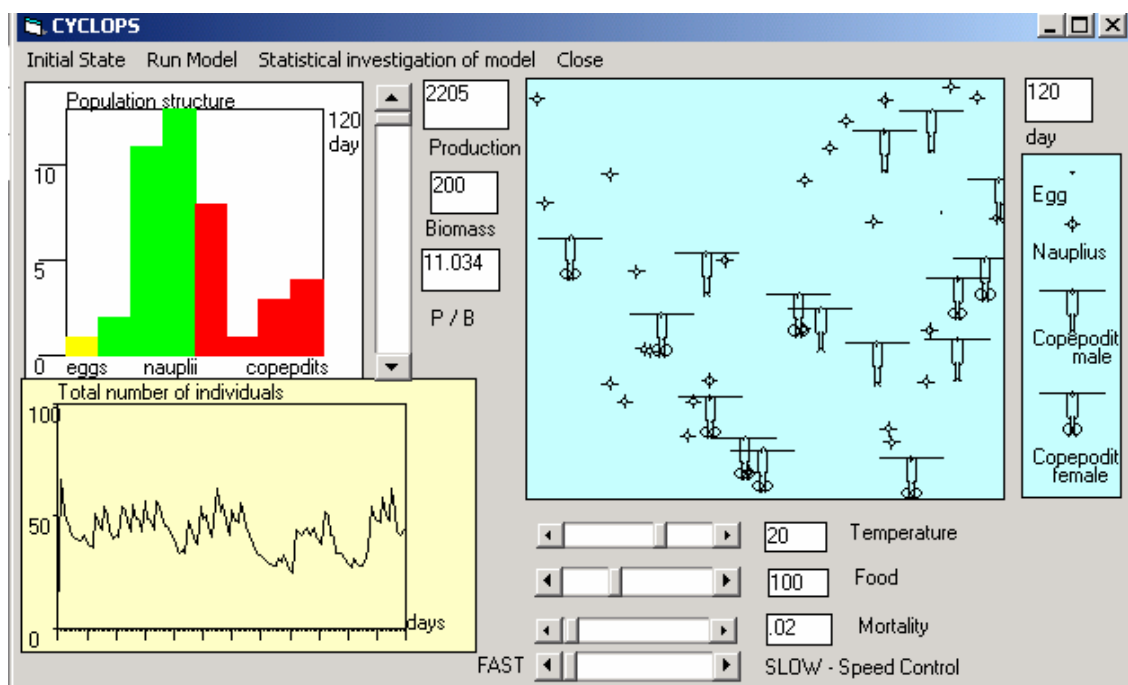


Рис.2.2.3.2.3. Интерфейс программы модели популяции циклопов

Эта модель оформлена в виде подпрограммы Cyclops. Подпрограмма имеет меню, состоящее из тех же позиций, что и подпрограмма Diaptomus: Initial State, Run Model, Print Graphics и Close. Расположе-

ние окон гистограммы структуры популяции и динамики численности сохранено таким же, как и в предыдущей подпрограмме, только вместо статичной картинке особи диаптомуса в правом окне появляются схематические изображения всех стадий развития циклопов присутствующих в моделируемой популяции во время данного временного шага. Чтобы сделать этот рисунок наглядным пришлось существенно уменьшить численность популяции, в противном случае проследить судьбу отдельной особи затруднительно. В структуру процедуры **MODEL** включен таймер, который позволяет регулировать время прохождения временного шага модели. Это время можно регулировать вручную при помощи линейки прокрутки с надписями **FAST** (быстро) и **SLOW** (медленно).⁴

Результаты работы модели популяции циклопов выведены на экран не только в форме гистограмм структуры популяции в зависимости от времени, но и в виде изображения всех особей популяции — рис. 2.2.3.3. (естественно, это имеет смысл только при относительно небольших численностях особей). Координаты для изображения каждой особи от яйца до копеподита (если, конечно, циклоп доживет до последних стадий развития) выбираются случайно, но в процессе жизни особи не изменяются, так что можно, в принципе, проследить историю жизни каждой особи.

2.2.4. Модели вертикальных миграций зоопланктона (остракоды и криля)

Настоящий раздел посвящен моделированию суточных вертикальных миграций зоопланктона. Феноменология и теория этого явления описаны достаточно подробно (Рудяков, 1986), поэтому разберем только устройство моделей, описывающих суточные миграции остракоды *Cypridia sinuosa* (Меншуткин, Рудяков, 1975) в западной части Тихого океана и *Euphausia superba* (Menshutkin, Godlewska, 1995) в водах Антарктики.

На рис. 2.2.4.1. приведена схема вертикальных перемещений рачка, причем скорость опускания (u) определяется пассивным погружением животного под действием силы тяжести, а скорость подъема (v) является результатом активных движений рачка.

Скорость погружения планктонного рачка полагалась зависящей от вязкости воды. Вязкость в свою очередь считалась функцией температуры воды на глубине расположения рачка. Эффектом влияния на вязкость воды солености и давления воды в рассматриваемой задаче можно пренебречь.

Кроме постоянной скорости погружения (u) в модели учитывалась еще и пульсационная составляющая (u'), зависящая от разброса скорости погружения у разных особей. Функция распределения пульсационной составляющей представлялась симметричным прямоугольным распределением.

Вертикальная компонента скорости активного движения планктонного рачка (v) полагалась зависящей от суточного ритма активности животного (C) и градиента температуры в процессе опускания ($\Delta = T_z - T_{z1}$).

$$C = \bar{v} + A \sin \frac{2\pi}{96} t, \quad (2.2.4.1)$$

где $\bar{v}$ — среднесуточная скорость активного движения, A — амплитуда суточного изменения скорости. При $\bar{v} < A$ в течение части суток возможно активное погружение рачка, при $\bar{v} > A$ имеет место только активное перемещение к поверхности воды. Зависимость скорости всплытия от градиента температуры описывалось ступенчатой функцией, причем значение v_1 соответствовало градиентам менее 0.5° , v_2 при градиенте от 0.5° до 1° и v_3 при градиенте более 1° за время 15 минут. Механизм определения пульсационной составляющей скорости

⁴ На первый взгляд, индивидуальный подход к моделированию популяций при сравнении моделей диаптомусов и циклопов не имеет особых преимуществ, кроме наглядности и большей биологической осмысленности при составлении программы. Однако даже при принятом в модели циклопов примитивном описании особи (только стадия развития и пол) индивидуальный подход дает возможность имитации таких экологических процессов, которые принципиально невозможны для моделей оперирующих численностями размерных или возрастных групп. Например, неравномерность темпа роста особей внутри одной возрастной групп за счет пищевой или иной конкуренции. Или эффект избирательного действия хищников в зависимости от окраски или поведения особи. В подобных ситуациях без индивидуального подхода просто не обойтись. Но, пожалуй, самое главное достоинство индивидуального моделирования заключается в том, что оно позволяет воспроизвести такие фундаментальные биологические процессы как адаптацию, естественный отбор и видообразование

всплытия аналогичен подобной процедуре для скорости погружения с использованием датчика псевдослучайных чисел RND.

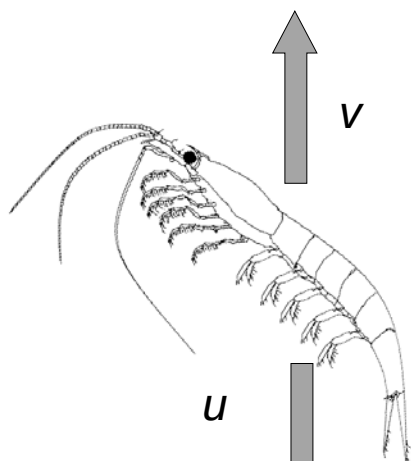


Рис.2.2.4.1. Схема вертикальных перемещений рачка *Euphausia superba*:

V — скорость подъема, U — скорость опускания

Выходящие из рассматриваемого в модели 4 метрового слоя воды в направлении ко дну, считались погибшими.

В экспериментах участвовало от 50 до 100 особей. Дальнейшее увеличение числа особей не изменяло результатов и не влияло на результаты моделирования.

Естественным ограничением перемещения особей вверх служит поверхность водоема.

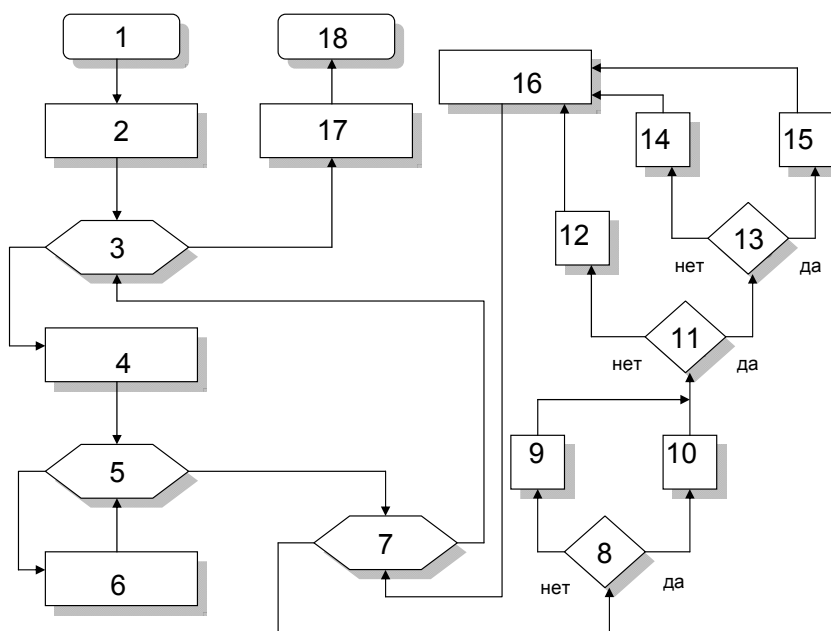


Рис.2.2.4.2. Блок-схема программы имитации суточных вертикальных миграций зоопланктона:

1 — начало; 2 — ввод исходных данных; 3 — цикл по времени с шагом 15 минут; 4 — определение циркадного цикла активности; 5 — цикл по глубине; 6 — определение вертикального поля температур воды; 7 — цикл по особям; 8 — псевдослучайное число RND меньше вероятности $p1$?; 9 — малая величина пульсационной составляющей скорости погружения; 10 — большая величина пульсационной составляющей скорости погружения; 11 — псевдослучайное число RND меньше вероятности $p2$?; 12 — малая величина пульсационной составляющей скорости погружения; 13 — псевдослучайное число RND меньше вероятности $p3$?; 14 — средняя величина пульсационной составляющей скорости погружения; 15 — большая величина пульсационной составляющей скорости погружения; 16 — изменение вертикальной координаты положения данной

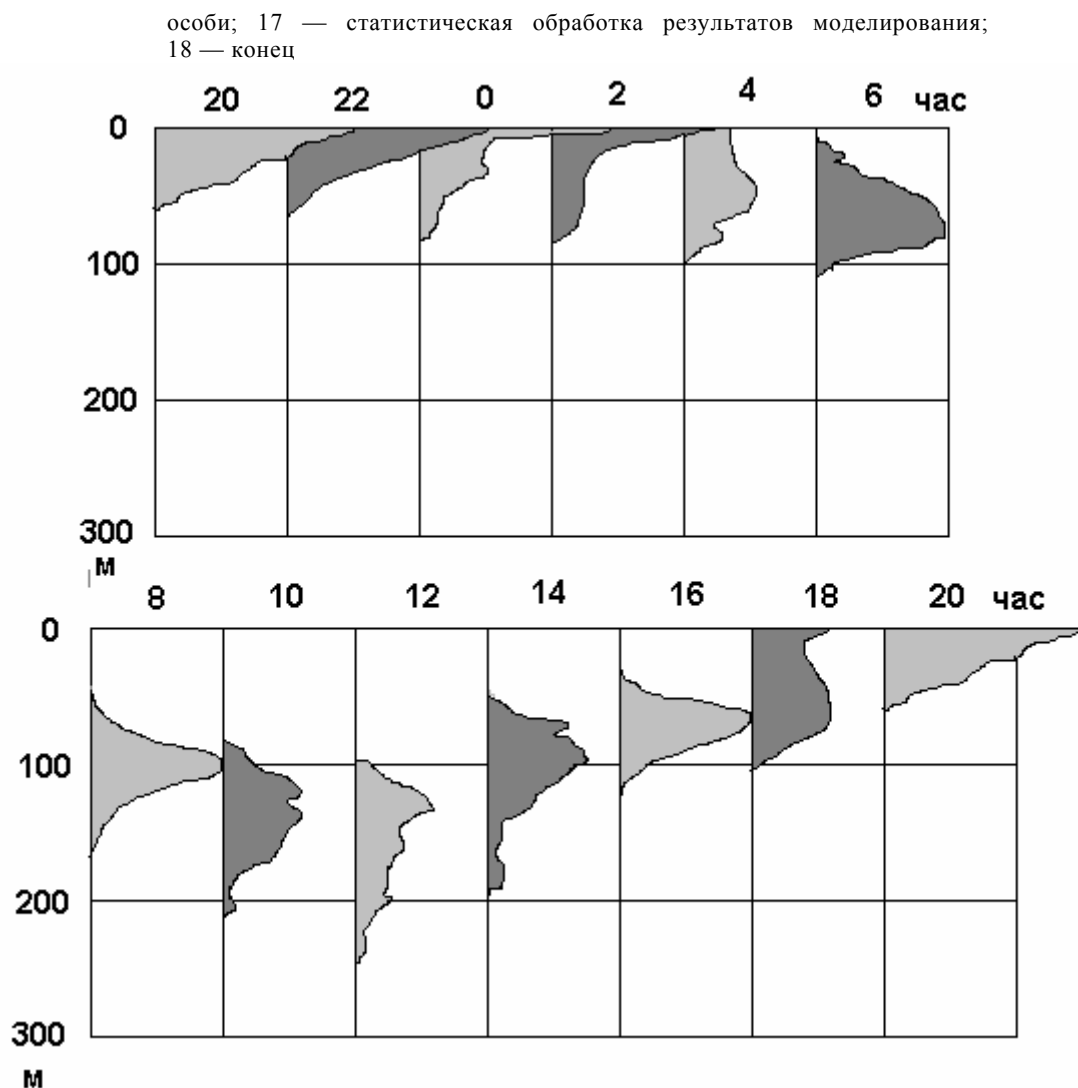


Рис.2.2.4.3. Суточные изменения вертикального распределения рачков *Cypridia sinuosa* по данным модельного эксперимента (Меншуткин, Рудяков, 1975)

Созданная модель проверялась путем сравнения данных о ее функционировании с фактическими наблюдениями над вертикальными суточными миграциями остракод *Cypridia sinuosa*, полученными в 44-ом рейсе НИС «Витязь» на станции 6033. В качестве входа модели использовалась температурная кривая для этой станции. Амплитуду изменения скорости активного движения принимали равной 40 м час^{-1} , а фаза синусоидальных изменений двигательной активности и значение среднесуточной скорости движения подбирались при исследовании модели.

Суточные изменения вертикального распределения особей (рис.2.2.4.3.) характеризуются резким подъемом популяции к поверхности в ночные часы (19-3 часа). В это время мода распределения числа особей по глубине находится в слое 0-10 м, среднее квадратичное отклонение относительно мало, асимметрия велика и положительна. В утренние часы (3-5 час.) популяция отрывается от поверхности, что сопровождается изменением знака асимметрии распределения. Около полудня популяция стабилизируется в области максимального вертикального градиента температуры в диапазоне 80-220 м. При этом вертикальное распределение характеризуется увеличением среднего квадратичного отклонения и слабой положительной асимметрией. Массовое всплытие особей в вечернее время сопровождается уменьшением размытости распределения и около 18 часов — кратковременным появлением отрицательной асимметрии.

Дальнейшее развитие этой модели заключалось в добавлении в нее трофического фактора — питания особей зоопланктона в верхних слоях воды за счет фитопланктона (Рудяков, Цейтлин, 1982).

2.2.5. Модель популяции брюхоногих моллюсков *Epheria turrita*

В настоящем разделе делается попытка проследить весь процесс построения модели конкретной популяции на примере популяции брюхоногого моллюска *Epheria turrita* (A.Adams), которая изучалась в заливе Посьета несколько южнее Владивостока. Материал собирался экспедицией Зоологического института Российской Академии наук в Санкт Петербурге под руководством профессора А. Н. Голикова. Экспедиция работала в июле месяце и собрала, в числе прочего громадного фактического материала (Голиков, Скарлато, 1967), репрезентативные данные о численности этого моллюска, полученные с одного квадратного метра поверхности дна. Состояние популяции *Epheria turrita* было представлено в виде весового распределения особей, который приведен в таблице 2.2.5.1.

Таблица 2.2.5.1.

Распределение массы особей (W в г) моллюска *Epheria turrita* в заливе Посьета

W	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34	36	38	40	42	44	46	48	50
N	19	3	4	7	0	0	1	2	5	6	7	8	7	7	7	5	4	2	2	2	1	0	1	0	0

Данными таблицы 2.2.4.1. ограничивался официальный количественный материал по популяции моллюска *Epheria turrita*. При построении модели (Голиков и Меншуткин, 1971), эти данные использованы не были, а оставлены для ее верификации. Моделирующий алгоритм разрабатывался на основе консультаций с профессором А. Н. Голиковым, причем все сведения об экологии популяции моллюска *Epheria turrita* носили качественный характер. Например, о росте моллюсков сообщалось примерно так: «Взрослые особи растут медленнее, чем молодые. Летом и осенью температура воды выше и корму больше, поэтому моллюски растут быстрее. Те моллюски, которые осели раньше, к осени имеют больший вес, чем те, которые перешли из личиночной стадии во взрослую стадию в сентябре» и так далее в том же духе. Эти качественные данные надо было перевести в количественные, ибо цель моделирования состояла в оценке продукционных характеристик популяции. Точное выделение когорт в популяции моллюска *Epheria turrita* не представлялось возможным, т.к. в одну и ту же весовую группу могли попасть особи с различной продолжительностью жизни.

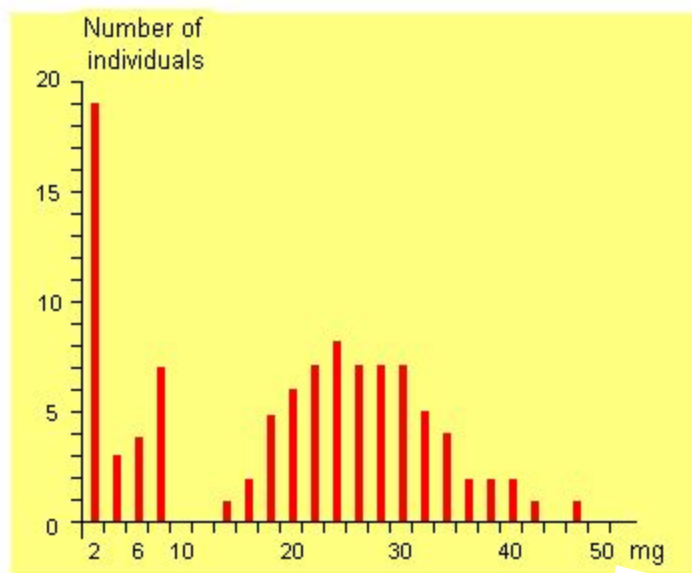


Рис. 2.2.5.1. Распределение массы особей (W в г) моллюска *Epheria turrita* в заливе Посьета

Качественные соображения профессора А. Н. Голикова относительно роста моллюска *Epheria turrita* сведены в таблице 2.2.4.2. Установлены четыре градации скорости роста: А — рост очень хороший, В — рост средний, С — рост малый, D — роста почти нет

Таблица 2.2.5.2.

Условия роста моллюска *Epheria turrita* в зависимости от времени года (месяцы) и массы тела (W мг)

W	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34	36	38	40	42	44	46	48	50
Июнь	A	A	A	A	A	A	A	B	B	B	B	B	B	B	B	B	C	C	C	C	C	C	C	C	C
Июль	A	A	A	A	A	A	A	B	B	B	B	B	B	B	B	B	C	C	C	C	C	C	C	C	D
Август	A	A	A	A	A	A	A	A	B	B	B	B	B	B	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
Сентябрь	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	C	C	C	D
Октябрь	B	B	B	B	B	B	B	B	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
Ноябрь	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	D
Декабрь	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
Январь	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
Февраль	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	D
Март	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	D
Апрель	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
Май	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	D

Данные таблицы 2.2.5.2 необходимо было трансформировать таким образом, чтобы описать переходы моллюсков из одной весовой группы в другую в течение месяца. Предполагалось, что в течение месяца каждая особь имеет четыре различных возможности перехода: (1) остаться в той же весовой группе, т.е. просто не расти; (2) перейти в следующую весовую группу, т.е. вырасти на 2 мг; (3) перескочить через одну весовую группу, т.е. вырасти на 4 мг; (4) перескочить через две весовые группы, т.е. вырасти на 6 мг за месяц. Эти возможности представлены в виде различных стрелок, исходящих из одной весовой группы на рис.2.2.5.2.

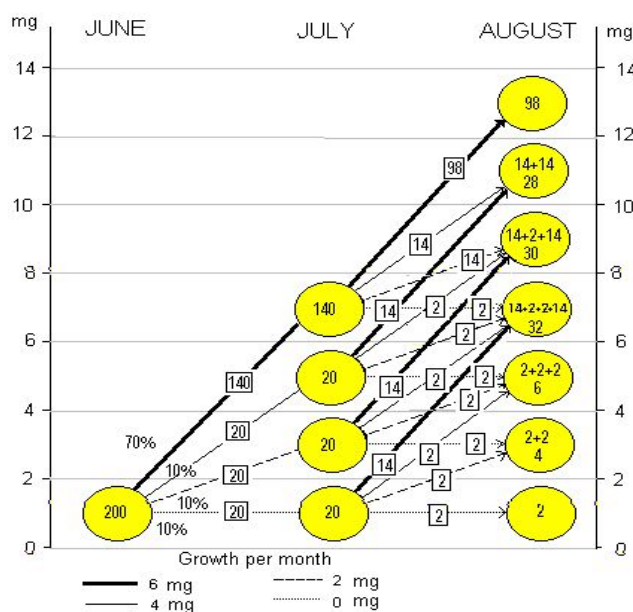


Рис. 2.2.5.2. Схема роста моллюсков. В кружках приведены численности размерно-весовых групп:

В квадратах — численности особей, переходящих из одной размерной группы в другую. Толщина дуг графа и характер линии соответствуют различным месячным приростам

Поскольку по обилию пищи для моллюсков условия в заливе Посьета существенно отличаются год от года, то предусматривалось три варианта кормовых условий (хорошие, средние и плохие). Полученные из таких предположений функции распределения приростов моллюсков в различных ситуациях приведены в таблице 2.2.5.3. Например, из моллюсков с массой тела в 10 мг в сентябре месяце (код В согласно таблице 2.2.5.2) при хороших кормовых условиях останется через месяц в том же состоянии 0.1 от первоначального количества, прирастет на 2 мг 0.4, увеличат свой вес на 4 мг тоже 0.4 от первоначальной численности и только 10% дорастет до массы в 16 мг.

Функции распределения переходов моллюсков из одной весовой группы в другие весовые группы при различных кормовых условиях

(в программе эти данные представлены в виде трехмерной матрицы F1)

КОРМ	ПЕРЕХОД ИЗ ГРУППЫ I	A	B	C	D
Много	I	0.1	0.1	0.3	0.5
	i+1	0.1	0.4	0.4	0.3
	i+2	0.1	0.4	0.2	0.1
	i+3	0.7	0.1	0.1	0.1
Средне	I	0.1	0.1	0.3	0.7
	I+1	0.1	0.4	0.4	0.3
	I+2	0.3	0.3	0.2	0.0
	I+3	0.5	0.1	0.1	0.0
Мало	I	0.1	0.3	0.4	0.8
	I+1	0.2	0.4	0.3	0.2
	I+2	0.3	0.2	0.2	0.0
	I+3	0.4	0.1	0.1	0.0

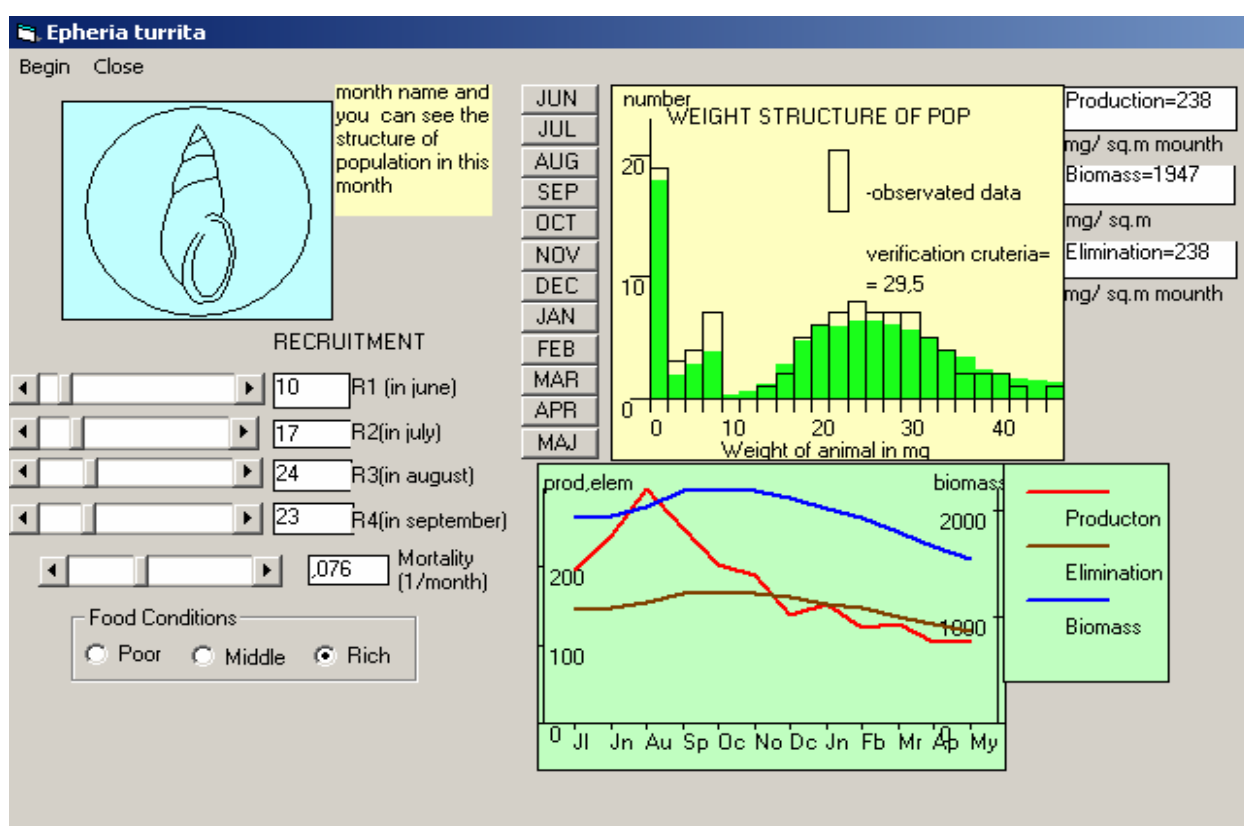


Рис.2.2.5.3. Интерфейс программы Epheria

Интерфейс модели представлен на рис. 2.2.5.3. Установка значений численности осаждающейся молоди осуществляется при помощи линеек прокрутки R1 (июнь), R2 (июль), R3 (август), R4 (сентябрь). Изменение коэффициента смертности моллюсков в течение месяца осуществляется при помощи линейки прокрутки Mortality. Изменение условий питания производится нажатием одной из функциональных кнопок: Poor (плохие условия питания моллюсков), Middle (средние) и Rich (хорошие). Запуск модели производится при помощи позиции меню Begin. При этом модель проходит из начального состояния, задаваемого количеством осаждающейся молоди, три года до полного заполнения всех размерно-весовых классов. Пополнение популяции полагается стационарным, т.е. каждый год осаждается одинаковое количество молоди в одни и те же сроки.

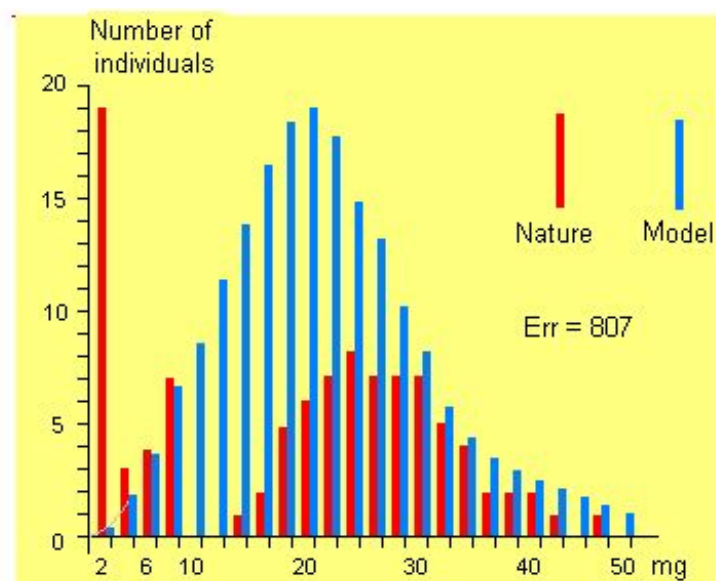


Рис. 2.2.5.4. Сравнение модельного распределения моллюсков с реальным распределением в заливе Посъета (большие расхождения модели и оригинала)

Гистограммы распределения моллюсков по весовым группам за каждый месяц изображаются на экране, при этом нажатие клавиши с начальными буквами месяца (JUN, JUL, AUG, ..., MAY) соответствует гистограмме за данный месяц. Вывод гистограммы весового состава за июль (клавиша JUL) сопровождается появлением на экране изображения реального распределения моллюсков в заливе Посъета (рис. 2.2.5.1.). Расхождение между модельными и натурными данными (verification criteria) определялось по соотношению:

$$Er = \sum_{i=1}^{25} (N(i,2) - N_{nat}(i))^2$$

где $N_{nat}(i)$ — реально наблюденное число моллюсков i -ой весовой группы.

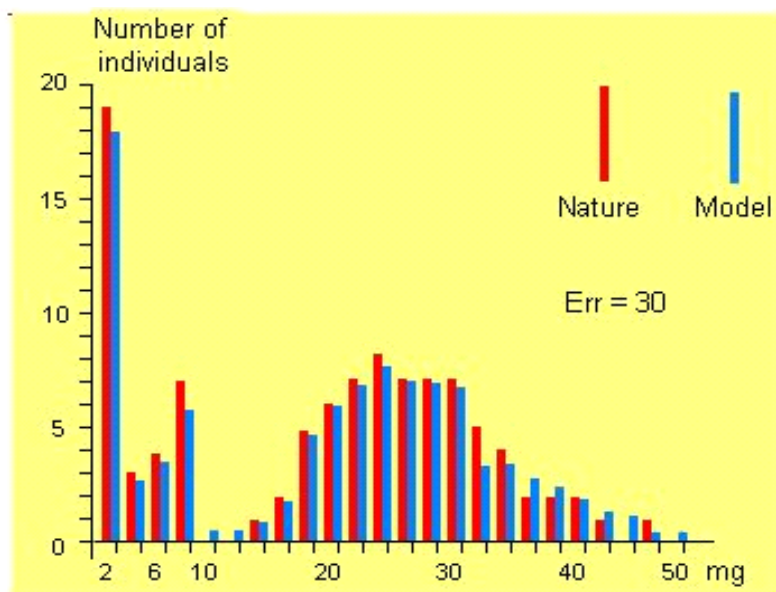


Рис.2.2.5.5. Сравнение модельного распределения моллюсков с реальным распределением в заливе Посъета (удовлетворительное согласие модели и оригинала)

В нижней части экрана располагаются графики сезонного хода биомассы, продукции и элиминации для популяции моллюсков в течение года. Не следует удивляться тому, что форма кривой элиминации повторяет форму кривой биомассы, это не более чем следствие предположения об одинаковой величине естественной смертности для всех размерных групп моллюсков.

На рис. 2.2.5.4. представлены гистограммы весового распределения моллюсков *Ephera turrita* при $R_1=0$, $R_2=0$, $R_3=0$, $R_4=80$ и $MORT=0.04$. Видно, что июльское распределение моллюсков, полученное в модели существенно отличается от реального ($E_r=807$). Задача приведения модели в возможно большее согласие с действительностью заключается в таком подборе параметров R_1 , R_2 , R_3 , R_4 и $MORT$, при которых величина расхождения модели и оригинала (E_r) достигает минимума. Способов решения подобной задачи (поиска экстремума функции многих переменных) много (например, метод сплошного перебора, метод релаксации, градиентный метод, метод случайного поиска и другие). Это проблеме посвящена обширная математическая и литература по программированию, рассмотрение которой выходит за пределы этой книги. В данном случае всего при четырех входных переменных, изменяющихся в довольно узких пределах, и гладкой функции отклика минимум функции E_r можно найти, руководствуясь лишь собственной интуицией и некоторым терпением.

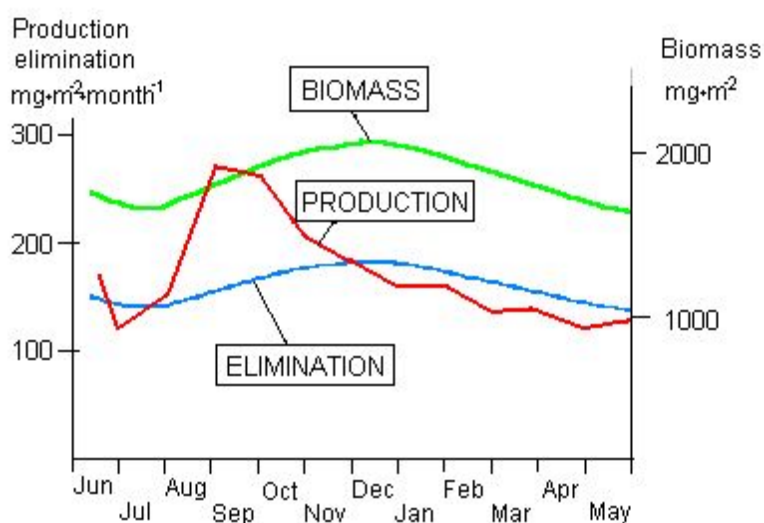


Рис.2.2.5.6. Продукционных характеристик популяции моллюсков *Ephera turrita* при $R_1=0$, $R_2=0$, $R_3=0$, $R_4=80$ и $MORT=0.04$

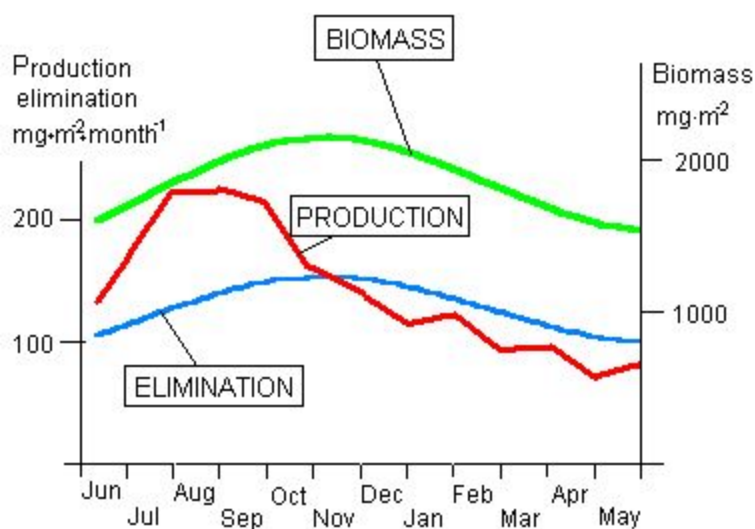


Рис.2.2.5.7. Продукционных характеристик популяции моллюсков *Ephera turrita* $R_1=10$, $R_2=17$, $R_3=24$, $R_4=23$ и $MORT=0.077$

Результат таких усилий приведен на рис. 2.2.5.5., что соответствует значению параметров $R_1=10$, $R_2=17$, $R_3=24$, $R_4=23$ и $MORT=0.077$. При этом расхождение модели и оригинала сокращается до $E_r = 30$. Оценивая расхождение модели и оригинала, следует учитывать, что натурные данные это не более чем результат статистического выборочного исследования с высокой степенью неопределенности результатов, характерной для полевых наблюдений, поэтому достижение более глубокого минимума величины E_r лишено практического смысла.

На рис. 2.2.5.6 и 2.2.5.7. приведены графики продукционных характеристик популяции моллюсков *Ephera turrita* при параметрах двух рассмотренных выше вариантов значений величин осадения молоди и естественной смертности моллюсков. Собственно ради получения этих продукционных характеристик и было затеяно построение модели. Действительно в начале исследования мы располагали только единичным графиком весового распределения моллюсков (рис. 2.2.5.1.) и качественными соображениями об образе жизни этих моллюсков. В результате модельного исследования были получены величины продукции популяции моллюсков ($2.1 \text{ г/м}^2 \text{ год}$), реконструированы гистограммы весового состава популяции за весь год и установлен ход продукционных характеристик в течение года.

2.2.6. Модель вертикального распределения фитопланктона

В этом разделе рассматривается модель механизма создания первичной продукции в водных экологических системах. Основную роль в этом процессе играют одноклеточные водоросли, находящиеся в толще воды во взвешенном состоянии, — фитопланктон. В любом, даже небольшом водоеме в состав фитопланктона входят десятки и сотни видов водорослей, причем видовой состав фитопланктона претерпевает сложные сезонные и межгодовые сукцессии. Разные группы водорослей обладают отличными друг от друга характеристиками скорости продукционного процесса в зависимости от температуры воды, освещенности, концентрациям биогенных элементов, растворенных в воде. Более того, сине-зеленые водоросли, которые в систематическом отношении даже вовсе не водоросли, при определенных условиях способны к фиксации азота из атмосферного воздуха, растворенного в воде. Однако в данном разделе мы не будем касаться всех этих сложностей, а будем оперировать некоторым обобщенным понятием фитопланктона, подобно тому, как это делается при определении первичной продукции в светлых и темных баночках кислородным или радиоуглеродным методом.

Рассматриваемая в настоящем разделе модель продукции фитопланктона основана на фактическом материале о процессах, происходящих в небольшом мезотрофном озере Дальнем на Камчатке (Крогиус и др., 1987), по которому имеется непрерывный ряд наблюдений за 40 лет. В настоящем разделе не ставится задачи построения портретной модели развития фитопланктона в конкретном водоеме, поэтому никакой идентификации и калибровки модели производиться не будет, ибо преследуется только цель демонстрации конструирования моделей подобного рода.

Все события, которые описываются в модели, происходят в вертикальном столбе воды поперечным сечением в 1 м^2 , который простирается от поверхности до глубины 50 м. Шаг модели по глубине составляет 1 м, а шаг по времени 1 сутки. Общая схема модели приведена на рис. 2.2.6.1. Неоднородности в распределении концентрации фитопланктона и других переменных по акватории озера и неравенство объемов различных слоев воды по глубине в модели не учитываются. Состояние каждого слоя определяется концентрацией фитопланктона (**Ph**), концентрацией взвешенных в воде частиц мертвого неорганического вещества — детрита (**Det**), концентрацией неорганического растворенного биогена (**N**), температурой воды (**Tem**) и освещенностью (**E**). В данной модели не уточняется, какой именно биоген является лимитирующим для процесса образования первичной продукции, это может быть азот или фосфор. Для конкретных условий озера Дальнего это был фосфор, но для иллюстрации технологии построения моделей подобного типа мы в дальнейшем будем иметь дело с некоторым абстрактным биогеном. Концентрации живого и мертвого органического вещества выражаются в килокалориях на кубический метр, а для пересчета на концентрации минерального азота введен переходной коэффициент — **kPN**.

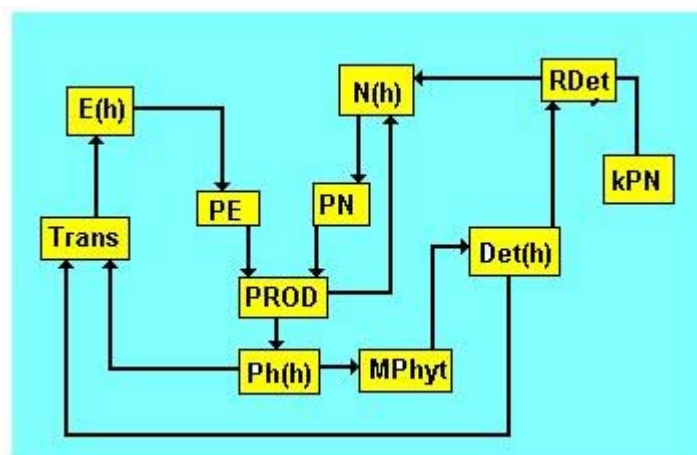


Рис.2.2.6.1. Блок-схема модели фитопланктона

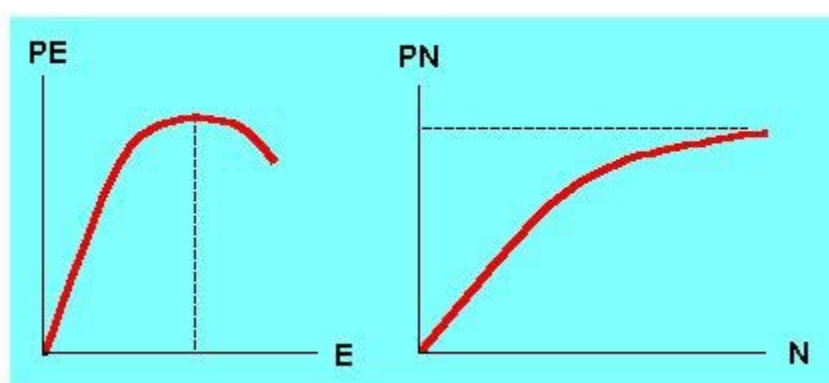


Рис.2.2.6.2. Зависимость интенсивности фотосинтеза от освещенности (E) и концентрации биогенов (N)

Функционирование модели охватывает вегетационный период, который начинается в мае во время весенней гомотермии и продолжается 120 суток. Распределение температур по глубине и по времени взято из базы данных по озеру Дальнему с осреднением за период с 1937 по 1976 годы, чтобы не вводить в модель термических особенностей какого-то конкретного года (Крогиус и др., 1987). Сами данные по температуре воды и программа их интерполяции размещены в процедуре *Temperatura*.

В моделирующем алгоритме выделяются три блока — в первом рассматриваются фотосинтез, отмирание фитопланктона деятельность бактериопланктона (процедура **Model_Phyto**), во втором — турбулентная диффузия растворенного биогена (процедура **Model_Turb_Diff**) и в третьем — осаждение детрита (процедура **Model_Sedim**). Начнем с первого блока:

Private Sub Model_Phyto () (2.2.6.1.)

E (1) = E0

For h = 1 To hmax -1

Trans = alpha- beta × (Ph(h) — Det(h))

If Trans < Transmin Then

Trans = Transmin

End f

E (h + 1) = E (h) × Trans

Next h

For h = 1 To hmax

If E(h) < Pecrit Then

PE = E(h) × kIPE

```

Else
PE = k2PE- E(h)×k3PE
End if
PN = k1PN × N(h) / (k2PN + N (h))
If PE > PN Then
PROD(h) =PN
Else
PROD(h) = PE
End If
MPhyt = Ph(h) × kmPhyt
RDet = Det(h) × kRDet ×kTem(Tem(h,t))
Ph(h) = Ph(h) + PROD(h) — MPhyt
Det(h) =Det(h) +MPhyt — RDet
N(h) = N(h) — P(h)/ kPN + RDet / kPN
Next h
End Sub

```

Здесь:

h — глубина рассматриваемого слоя воды;

Trans — прозрачность воды;

Transmin — минимальная прозрачность воды, определяемая ее физическими свойствами;

alpha, beta — коэффициенты в зависимости прозрачности воды от концентраций фитопланктона и детрита;

Pecrit— значение освещенности, выше которого наблюдается угнетение фотосинтеза;

PE — первичная продукция определяемая световыми условиями;

PN — первичная продукция определяемая концентрацией биогена;

k1PN, k2PN — коэффициенты в формуле Михаэлиса-Ментен;

kmPhyt — коэффициент отмирания фитопланктона;

PROD — первичная продукция;

kRDet —коэффициент разложения детрита бактериями;

kTem(Tem(h,t)) — температурная поправка скорости разложения органики.

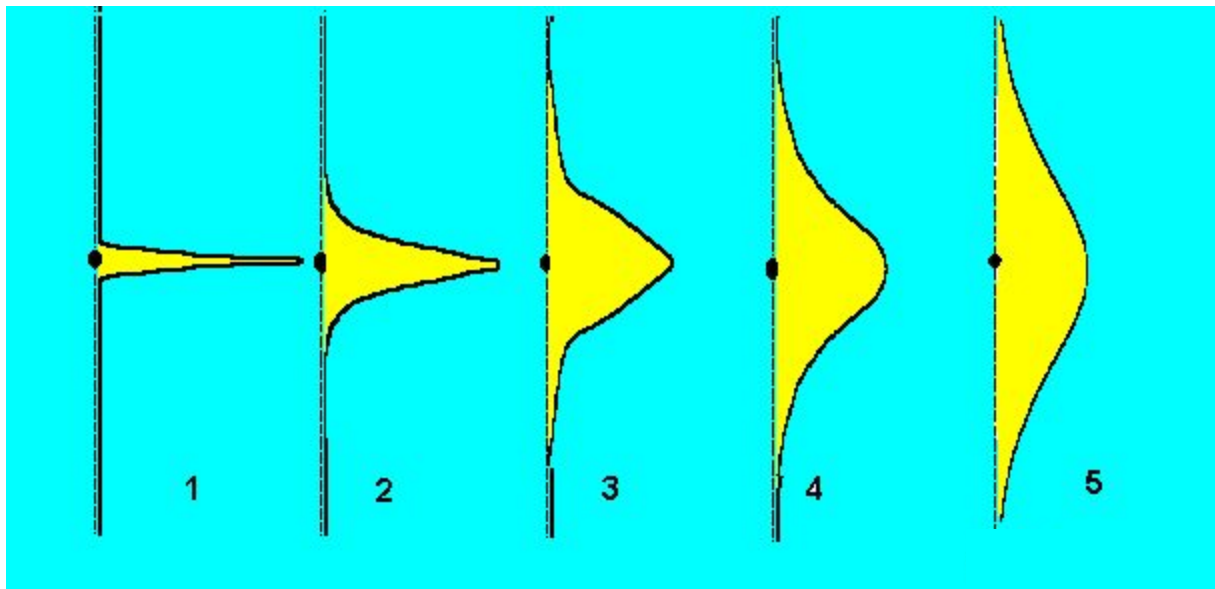


Рис.2.2.6.3. Схема турбулентной диффузии от точечного источника в последовательные моменты времени

Прохождение солнечной энергии через толщу воды определяется ее прозрачностью (**Trans**), которая в данном примере характеризует отношение светового потока на нижней границе слоя к потоку, входящему через верхнюю границу слоя воды. Прозрачность воды по-

мимо физических свойств самой воды и содержащихся в ней неорганических взвешенных частиц зависит от концентрации фитопланктона и детрита. Для модели первичной продукции это существенно, так как может иметь место эффект самозатенения, когда развитие фитопланктона в верхних слоях воды не дает возможности эффективного фотосинтеза в нижних слоях воды. Зависимость прозрачности воды от концентрации фитопланктона и детрита в настоящей модели определяется согласно линейной функции с коэффициентами **alpha** и **beta**. Минимальная прозрачность не связанная с биологическими процессами определяется параметром **Transmin**.

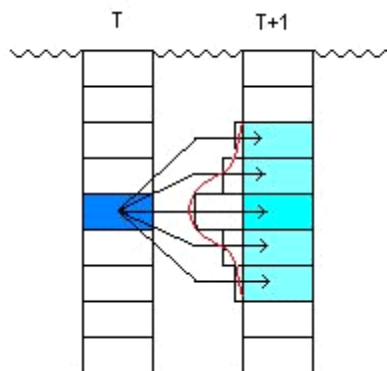


Рис.2.2.6.4. Схема моделирования процесса турбулентной диффузии в вертикальной колонке воды от момента T до момента T+1

Зависимость интенсивности образования первичной продукции от освещенности имеет сложный характер. В данной модели предполагается, что от нулевых значений освещенности до **Pecrit** эта зависимость имеет вид прямой пропорциональности, а при более высоких значениях освещенности наступает снижение (ингибирование) интенсивности фотосинтеза при увеличении освещенности. В природе все происходит несравненно более сложно, так как отношение к свету специфично для каждого вида водорослей входящего в фитопланктонное сообщество, а это сообщество, как известно, изменяет свой состав во времени.

Зависимость первичной продукции от концентрации биогенов описывается в модели формулой Михаэлиса-Ментен. Вид этой функции представлен на рис. 2.2.6.2. Если бы в модели учитывался не один биоген, а несколько (например, фосфор, азот и кремний), то следовало бы согласно закону Либиха принять минимальную продукцию из определенных по всем биогенам, однако в данном случае минимум надо выбирать только из двух лимитирующих факторов света и биогена, что и сделано в процедуре **Model_Phyto**.

Завершающая часть процедуры **Model_Phyto** посвящена решению балансовых уравнений для каждого слоя воды с целью определения концентраций фитопланктона, детрита и минерального биогена на следующие сутки. Гибель фитопланктона (сюда включается естественное отмирание клеток и потребление их зоопланктоном) вычисляется как доля от наличной биомассы водорослей с коэффициентом **kmPhyt**. Регенерация растворенного биогена в неорганической форме (**RDet**) полагается зависящей от температуры воды и массы детрита в данном слое воды. Температурная поправка вычисляется исходя из значения коэффициента $Q_{10}=2.3$:

```
Function kTem(ByVal Tem As Single) (2.2.6.2.)
kTem = 2.3^((20 — Tem) / 10)
End Function
```

При включении в балансовые уравнения члена с биогеном используется переходной коэффициент **kPN**, который показывает, какое количество биогена содержится в единице биомассы фитопланктона или массы детрита.

Перейдем ко второму блоку программы, который имитирует вертикальный перенос биогенов. Механизм этого переноса — турбулентная диффузия. Классический метод описания вертикального турбулентного переноса связан с решением дифференциальных уравнений в частных производных при переменном коэффициенте вертикального обмена (Филатов,

1983). Статистический подход к описанию процессов турбулентного переноса связан со знанием функций пульсаций вертикальной составляющей скорости движения воды и пульсаций концентрации переносимой субстанции (Монин, Озмидов, 1981). В настоящей модели принят компромиссный вариант — на основании статистической теории устанавливается связь между коэффициентом вертикального турбулентного перемешивания и потоками переносимого вещества в стационарном состоянии, после этого полученные значения потоков реализуются в конечно-разностной схеме. На рис. 2.2.6.3. представлена картина распространения примеси из точечного источника при изотропной вертикальной турбулентности. Это тот случай, когда решение дифференциальных уравнений турбулентной диффузии удастся решить аналитически. Распределение примеси описывается в такой ситуации, хорошо знакомой биологам, функцией нормального или Гауссова распределения. Связь между коэффициентом турбулентной диффузии (kT) и дисперсией Гауссова распределения концентрации (D) выражается формулой:

$$D = (2 \times kT \times t)^{(1/2)}, \quad (2.2.6.3)$$

где t — время.

Схема работы алгоритма вертикального переноса биогена представлена на рис. 2.2.6.3. Каждый слой воды со своей концентрацией биогена полагается источником распространения этого биогена в течение временного шага — суток. Переносы в соседние слои рассчитываются исходя из предположения о изотропности турбулентности в пределах этих слоев. Результирующая концентрация биогена получается в результате наложения (суперпозиции) действий отдельных источников — слоев.

Коэффициент вертикального турбулентного переноса зависит от вертикальных градиентов плотности воды и градиента профиля скорости течения, что обобщается в критерии подобия Ричардсона (Филатов, 1983). В данном случае горизонтальная скорость воды не учитывается вовсе, а плотность воды полагается однозначно зависящей от температуры воды, поскольку рассматриваются только ситуации после весенней гомотермии, когда температуры воды выше температуры максимальной плотности воды. В качестве параметра модели принят коэффициент перемешивания при нейтральной стратификации (т.е. при равенстве нулю вертикального градиента температуры а, следовательно, и плотности воды) — $kT0$. Этот параметр может изменяться в широких пределах от ветровых и иных условий. Изменение $kT0$ имеет существенное значение для определения величины первичной продукции водоема, как будет показано в дальнейшем при исследовании свойств модели.

```

Private Sub Model_Turb_Diff ( )
For h = 1 To hmax — 1
  If Tem (h,t) = Tem (h+1,t) Then
    kT(h) = kT0
  Else
    kT(h) = kT0 / Abs (Tem (h,t) - Tem (h+1,t))
  End if
Next h
For h = 1 To hmax
  If h = hmax Then
    H1 = hmax
  Else
    H1 = h + 1
  End If
  H2 = h
  If h = 1 Then
    H3 = 1
  Else
    H3 = h — 1
  End If

```

(2.2.6.4.)

```

End If
V1 = kT(h) / 3
V2 = 1 — 2 × V1
N1(h) = N1(h) + V1×N(H1) + V2×N(H2) + V1 × N(H3)
Next h
For h=1 To hmax
N(h) = N1 (h)
N1(h) = 0
Next h
For h=1 To hmax
N(h) = N1 (h)
N1(h) = 0
Next h
End Sub

```

Здесь:

kT — коэффициент турбулентной диффузии;

kT0 — коэффициент турбулентной диффузии при нулевом вертикальном градиенте температуры;

N1(h) — буферный массив для временного размещения значений концентраций биогенов,

V1, V2 — потоки биогена между соседними слоями воды;

H1, H2, H3 — индексы слоев воды, принимающих участие в единичном акте переноса биогена.

Поясним небольшую программистскую тонкость, связанную с введением в программу буферного массива концентраций биогенов **N1(h)**. Дело в том, что в каждый слой воды биоген может поступать как из лежащих выше слоев, так и из лежащих ниже данного слоя. При переборе слоев сверху вниз, как это сделано в подпрограмме **Model_Turb_Diff** может оказаться, что в переносе участвуют не только биогены бывшие в данном слое в начале временного шага, но и занесенные туда в течение данного шага, а это неизбежно приведет к нарушению закона сохранения вещества. Для избежания такого артефакта введен буферный массив концентраций биогенов **N1(h)**, который очищается в начале каждого временного шага, а в конце этого шага содержание буферного массива переносится в основной массив **N(h)**, который характеризует вертикальное распределение биогенов.

Третий блок программы посвящен осаждению детрита. В принципе осаждается не только детрит, но и живые клетки фитопланктона (хотя некоторые из них обладают положительной плавучестью), но в данной модели этот процесс не принимается во внимание, равно как и перенос турбулентной диффузией детрита и клеток водорослей (последнее обстоятельство обычно бывает существенно, но мы его опускаем, имея в виду демонстрационный, а не прогностический характер предлагаемой модели). Скорость седиментации детрита полагается постоянной по всей глубине, хотя на деле она зависит от вязкости воды (изменяющейся с температурой) и вертикального градиента плотности воды.

```

Private Sub Model_Sedim ( ) (2.2.6.5.)
Forh = 1 To hmax
If h = 1 Then
Det1(h) = (1 — kSed)×Det(h)
Else
Det1(h) = (1 — kSed)×Det(h) + kSed×Det(h — 1)
End if
Next h
For h=1 To hmax
Det(h) = Det1 (h)
Det1(h) = 0
Next h
End Sub
здесь: kSed — скорость опускания детрита.

```

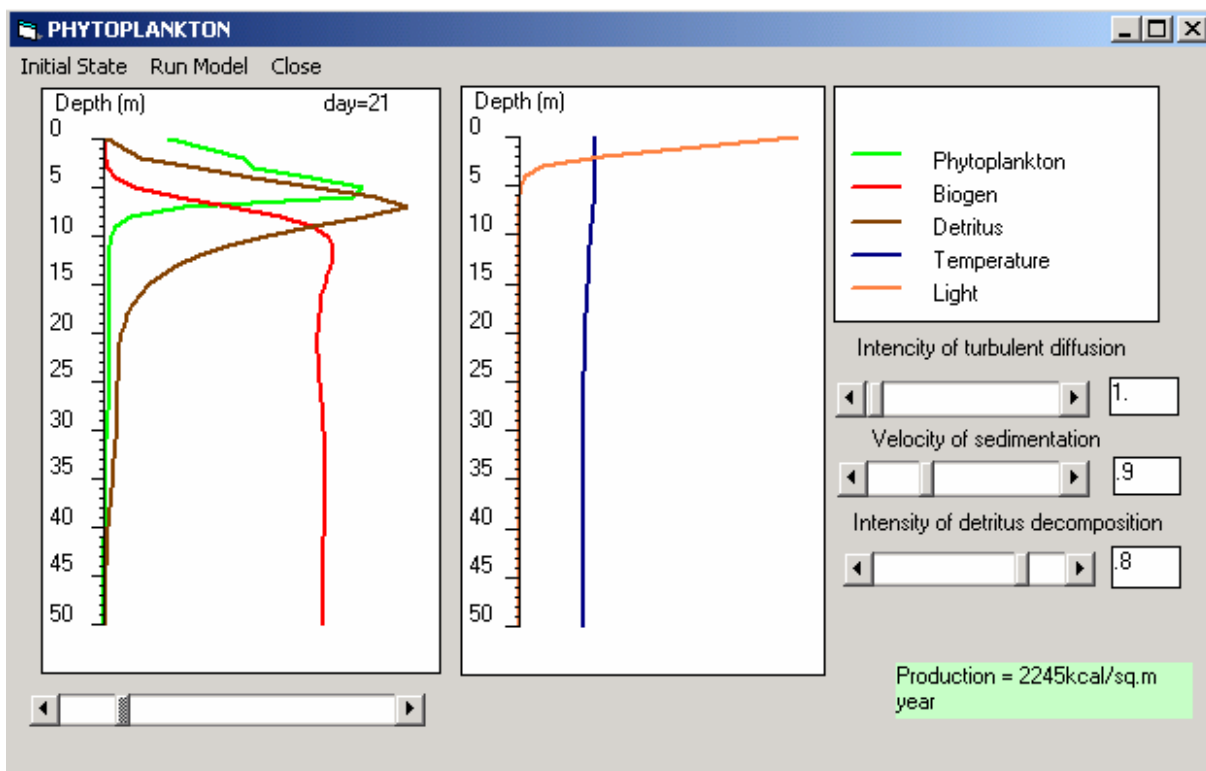


Рис.2.2.6.5. Интерфейс программы модели фитопланктона

Интерфейс программы, реализующей разбираемую модель, представлен на рис. 2.2.6.5. Эта программа имеет стандартное меню, состоящее из следующих позиций: Initial State, Run Model, Print Graphics и Close. Для запуска модели следует сначала загрузить в модель стандартное начальное состояние системы при помощи нажатием курсором мыши на позицию Initial State. Прохождение 120 временных шагов обеспечивается при нажатии позиции Run Model. Так же как и в подпрограммах Diaptomus и Cyslops, просмотр последовательных состояний модели (как в прямом, так и в обратном порядке) производится при помощи линейки прокрутки, которая расположена в нижней части формы. В правом окне располагаются графики вертикального распределения фитопланктона, детрита и биогена, а в левом — подводной освещенности и температуры воды. Все графики нормированы, т.е. за единицу измерения принято максимальное значение изображаемой на графике величины. По умолчанию приняты следующие значения параметров: $k1PE = 30$, $k2PE = 3.2$, $k3PE = 50$, $k1PN = 5$, $k2PN = 0.2$, $kMPhyt = 0.1$, $kDet = 0.8$, $KK = 1$, $kSed = 0.9$. Начальная концентрация биогена, равномерно распределенная по всей глубине, принята равной $E0 = 10$.

В процессе исследования модели имеется возможность изменения интенсивности вертикального турбулентного перемешивания (KTURB), скорости седиментации детрита (kSed) и интенсивности разложения мертвого органического вещества бактериями (kDet) при помощи линеек прокрутки, расположенных в правой части формы. В предлагаемом исследовании модели интенсивность вертикального турбулентного перемешивания оценивается не в абсолютных величинах, а в относительных, причем максимальное значение KTURB = 1 соответствует таким условиям, при которых выравнивание вертикальных градиентов концентрации биогена происходит за один временной шаг. Такой переход к условным единицам связан с техническими и методическими трудностями непосредственного измерения величины вертикального коэффициента турбулентной диффузии в водоемах.

Вывод результатов компьютерного эксперимента с моделью осуществляется при нажатии на позицию меню Print Graphics. Примеры таких распечаток приведены на рис. 2.2.6.6. — 2.2.6.8. Величина суммарной продукции фитопланктона за вегетационный период (принятый в данном примере равным 120 суткам) высвечивается в окне, которое расположено в самом правом нижнем углу формы.

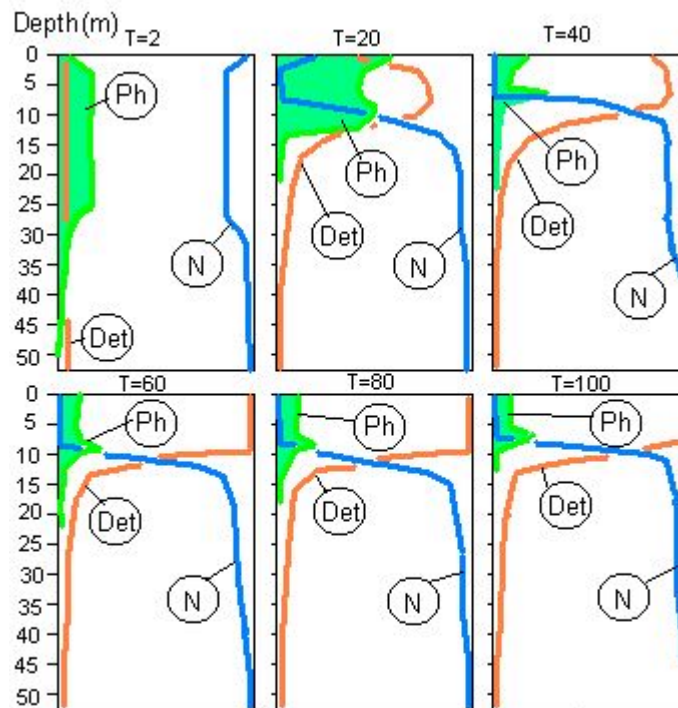


Рис. 2.2.6.6. Динамика вертикального распределения фитопланктона(Ph), детрита(Det) и биогена (N)

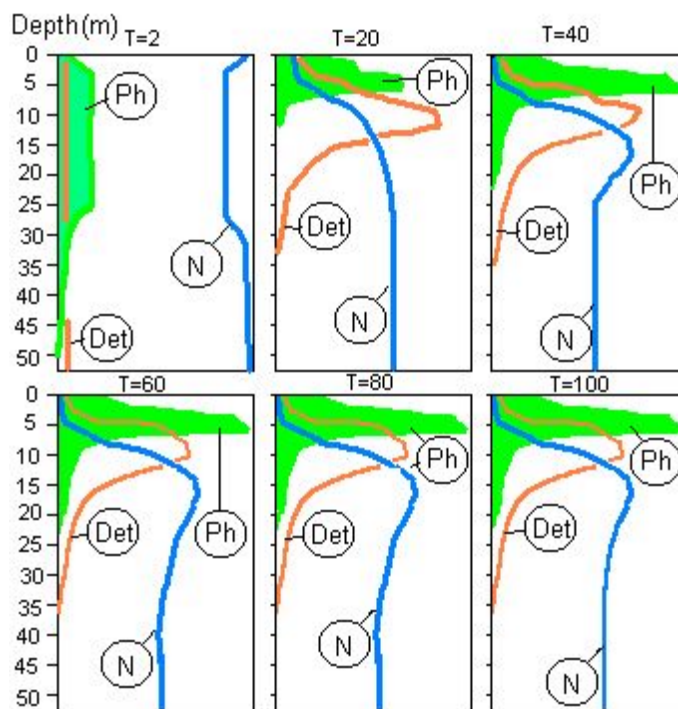


Рис. 2.2.6.7. Динамика вертикального распределения фитопланктона(Ph), детрита(Det) и биогена (N)

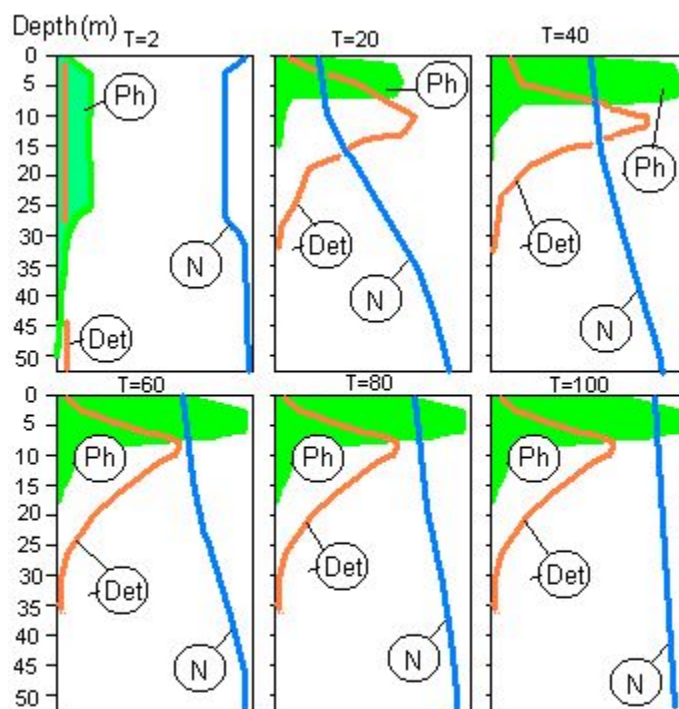


Рис. 2.2.6.8. Динамика вертикального распределения фитопланктона(Ph), детрита(Det) и биогена (N) при очень высокой интенсивности вертикальной турбулентности

Таблица 2.2.6.1.

Зависимость величины первичной продукции от интенсивности вертикального турбулентного перемешивания (KTURB), скорости седиментации детрита (kSed) и интенсивности разложения мертвого органического вещества бактериями (kDet). Первичная продукция выражена в килокалориях на м² за вегетационный период

	KTURB					
	0	1	5	10	50	1
kSed =0 kDet=0.01	666	989	1416	1776	3267	3399
kSed =0 kDet=0.5	2629	3221	3408	3431	3452	3457
kSed =0 kDet=0.9	2821	3347	3429	3443	3458	3462
kSed =0.5 kDet=0.01	967	1092	1365	1586	3036	3388
kSed =0.5 kDet=0.5	1497	2177	3189	3378	3430	3436
kSed =0.5 kDet=0.9	1619	2626	3373	3417	3444	3448
kSed =3 kDet=0.01	994	1095	1336	1543	2924	3384
kSed =3 kDet=0.5	1312	1650	2316	3105	3421	3432
kSed =3 kDet=0.9	1468	1969	2888	3354	3430	3437

В таблице 2.2.6.1 приведены зависимости величины первичной продукции от интенсивности вертикального турбулентного перемешивания, скорости седиментации детрита и интенсивности разложения мертвого органического вещества бактериями. Во всех исследованных случаях с рос-

том интенсивности турбулентного перемешивания первичная продукция возрастает, что вполне соответствует установившимся лимнологическим и океанологическим представлениям. Автор этого руководства был свидетелем обратного явления в экваториальной части Тихого океана в районе течения Кромвелла. Экстремально высокие значения коэффициентов вертикального турбулентного перемешивания затрудняли в этом случае развитие фитопланктона при избытке биогенов и света. Исследованию этого явления была посвящена специальная модель (Меншуткин, Финенко, 1975), по своей конструкции сходная с разбираемой в настоящем разделе, но с учетом турбулентного переноса клеток фитопланктонных водорослей.

Влияние скорости седиментации на величину первичной продукции тесно связано с темпом регенерации биогенов. При высоком темпе регенерации биогена повышение скорости осаждения детрита ведет к повышению величины первичной продукции, а при низком — ведет к снижению продукции фитопланктона, однако при высокой степени перемешивания эти различия сглаживаются.

2.2.7. Модель человеческой популяции

При моделировании человеческой популяции применена методика объектно-ориентированного подхода, хотя традиционно в демографии (Елисеева, 2006) применяются модели в виде дифференциальных уравнений мальтузианского вида. Такой выбор типа модели связан с необходимостью учета таких особенностей человеческой популяции как организация семьи, различия в имущественном и социальном положении индивидуумов, гендерные различия, что требует рассмотрения конкретных свойств каждого индивидуума в конкретный момент времени для определения вероятности его смерти. Не менее индивидуальный подход требуется для имитации процесса рождения нового человека, например, рождение в семье или вне семьи, не говоря уже о наследственности.

Базовым объектом рассматриваемой модели является человек или индивидуум. Этот объект наделен способностью к рождению и гибели, которые происходят в фиксированные моменты времени. Время, прошедшее от момента рождения индивидуума до текущего момента времени (t) определяет возраст (age) индивидуума, а время от момента рождения до момента смерти определяет продолжительность жизни этого индивидуума ($life$).

Таблица 2.2.7.1.

Свойства объекта типа индивидуум в модели человеческой популяции

Символ свойства	Название свойства	Тип переменной	Примечания
name	Индивидуальный индекс индивидуума	Long	
sex	Пол	Boolean	True — женский, False — мужской
age	Возраст в годах	Integer	
fam	Индекс семьи, в которую входит индивидуум	Long	Если без семьи, то 0.
moth	Индекс матери	Long	
mar	Индекс брачного партнера	Long	Если в браке не состоит, то 0.
cha	Каким ребенком был у матери	Integer	
c1	Индекс первого ребенка	Long	
c2	Индекс второго ребенка	Long	
c3	Индекс третьего ребенка	Long	
c4	Индекс четвертого ребенка	Long	
orphan	Является ли сиротой	Boolean	True — да, False — нет
st	Статус	Integer	1 — в браке не состоит, 2 — в браке не состоит, 3 — разведен(а) или вдов(а)
FS	Семейное положение	Integer	0 — без семьи, 1 — отец, 2 — мать, 3 — 7 — дети
inc	Доход	Single	В долях прожиточного минимума
work	Социальное положение	Integer	1 — учащийся, 2 — работник бюджетной области, 3 — работник фирмы, 4 — безработный, 5 — пенсионер.

Кроме возраста в модели полагается, что индивидуум имеет пол (sex), который закладывается при рождении и не изменяется в течение всей последующей жизни. Это свойство представлено в модели булевой переменной, причем значение True соответствует женскому полу, а значение False — мужскому полу. Полный список свойств индивидуума принятый в модели приведен в таблице 2.2.7.1.

Предполагается, что индивидуумы мужского и женского пола по достижении репродуктивного возраста (fmin) могут вступать в брачные отношения и образовывать семью. В модели это отображается изменением свойств брачных партнеров (FS, st, mar) и присвоением семье текущего индекса (fam). При выборе брачного партнера предполагается равная вероятность такого выбора с ограничением в разности возраста вступающих в брак в 20 лет. Интенсивность процесса вступления в брак регулируется вероятностью pmar. Предусмотрена возможность обратного процесса — расторжения брака посредством развода с вероятностью pdiv. Брак полагается расторгнутым также при гибели одного из супругов. При расторжении брака дети, входившие в состав бывшей семьи, получают статус сирот (orphan).

Рождение ребенка у супружеской пары происходит с вероятностью pfam в год за все время нахождения матери в репродуктивном возрасте, т.е. меньше fmax. Предполагается, что у супружеской пары не может быть больше 4 детей. Индексы детей их пол и время рождения записываются как свойства матери. При рождении ребенка его пол определяется с помощью датчика случайных чисел, причем вероятности появления мальчика или девочки считаются равными.

В модели предусмотрена возможность рождения внебрачных детей с вероятностью pbast. В этом случае мать не должна состоять в браке и находиться в репродуктивном возрасте. Внебрачным детям при рождении приписывается свойство сирот.

Гибель индивидуума происходит с вероятностью pmort. Эта вероятность достаточно сложным образом зависит от пола и возраста индивидуума (рис. 2.2.7.1). Кроме этого, при определении вероятности смерти индивидуума в данном году принимается в расчет имущественное положение индивидуума (inc), которое может повышать эту вероятность в случае безработицы или значительного превышения прожиточного минимума над доходами индивидуума. Уровень пенсионного обеспечения (для индивидуумов с возрастом больше fpens) полагается пропорциональным сбору налогов (TAX). Уровень заработной платы работников бюджетной сферы является входной переменной модели, но может быть также поставлен в зависимости от объема налоговых поступлений.

Зарплата работников фирм определяется исходя из упрощенной модели экономического роста с учетом инноваций и усовершенствования производства (Нельсон, Уинтер, 2002, Матвеев, 2006).

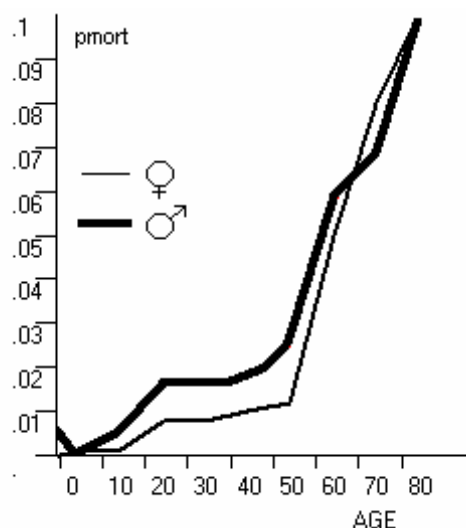


Рис. 2.2.7.1. Зависимость вероятности смерти (pmort) от возраста (age) и пола

В экономической части модели объем производства (Q) определяется по классической формуле Кобба-Дугласа:

$$Q = \alpha K^{b1} L^{b2} \quad (2.2.7.1.)$$

где K — объем капитала, L — фонд рабочей силы, α , $b1$, $b2$ — коэффициенты, характеризующие интенсивность производства и совершенство организации труда.

Прибыль (π) определяется исходя из балансового соотношения:

$$\pi = QP(1 - ktax) - RK - WL, \quad (2.2.7.2.)$$

где P — цена товара, $ktax$ — норма отчисления налогов, R — амортизационные расходы, W — средняя заработная плата.

Цена товара полагается величиной переменной и зависящей от соотношения объема производства и спроса (SS). В случае перепроизводства ($Q > SS$) цена на товар снижается, а в случае дефицита ($Q < SS$) цена повышается. Аналогично обстоит дело с заработной платой, которая полагается зависящей от соотношения спроса и предложения труда. Предложение труда (LS) определяется на основании демографической части модели как все люди работоспособного возраста (т.е. с возрастом больше $fmin$ и меньше $frens$) не занятые в бюджетной сфере. В случае неполной занятости ($LS > L$) заработная плата снижается, а в случае дефицита рабочей силы ($LS < L$) — увеличивается.

Инновационное поведение фирмы имитировалось согласно модели Нельсона и Уинтера (2002). Если прибыль была положительной, то фирма увеличивала свой капитал и фонд рабочей силы, сохраняя коэффициенты производственной функции на прежнем уровне. Если же прибыль фирмы становилась нулевой или отрицательной, то фирма начинала искать пути усовершенствования производства путем изменения коэффициентов b_1 и b_2 в формуле Кобба-Дугласа. В первом случае это соответствовало переходу к новым технологиям, а во втором к лучшей организации труда.

Общая блок-схема модели приведена на рис. 2.2.7.2.

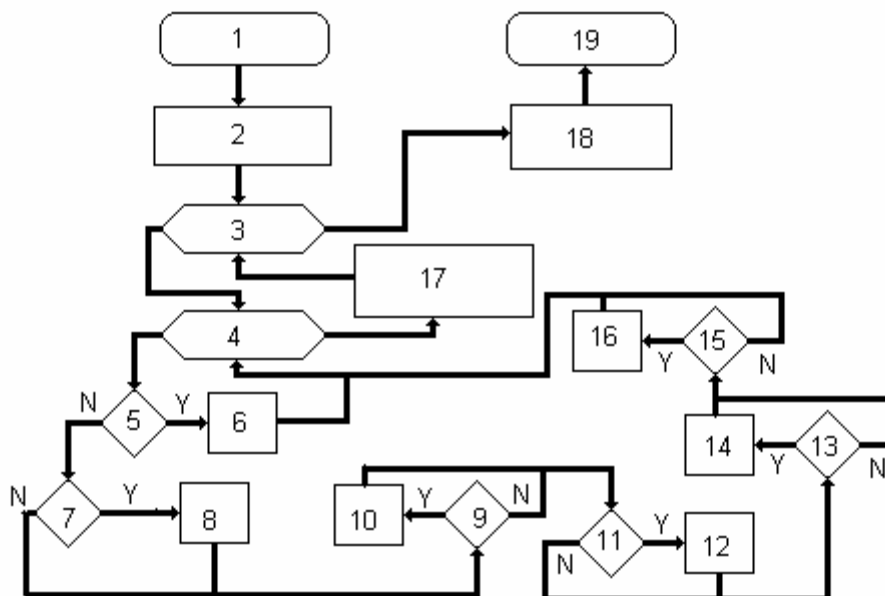


Рис. 2.2.7.2. Блок-схема программы модели человеческой популяции:

1— вход; 2 — установление параметров модели и генерация начального состояния; 3 — перебор по годам; 4 — перебор по индивидуумам; 5 — происходит ли гибель данного индивидуума?; 6 — уничтожение объекта, соответствующего данному индивидууму; 7 — способен ли данный индивидуум к вступлению в брак?; 8 — поиск брачного партнера и оформление семейных отношений; 9 — состоим ли данный индивидуум в браке, и может ли произойти событие расторжения брака?; 10 — оформление развода; 11 — может ли произойти событие рождения ребенка в семье?; 12 — создание нового объекта нулевого возраста со случайным определением пола; 13 — может ли произойти рождение внебрачного ребенка?; 14 — создание нового объекта нулевого возраста со случайным определением пола и с пометкой «сирота»; 15 — является ли данный индивидуум претендентом на занятие рабочего места в фирме?; 16 — формирование фонда рабочей силы; 17 — экономическая подмодель, определяющая уровень безработицы, заработную плату работников фирм и объем налоговых взносов; 18 — статистическая обработка и графическое оформление результатов компьютерного эксперимента; 19 — конец

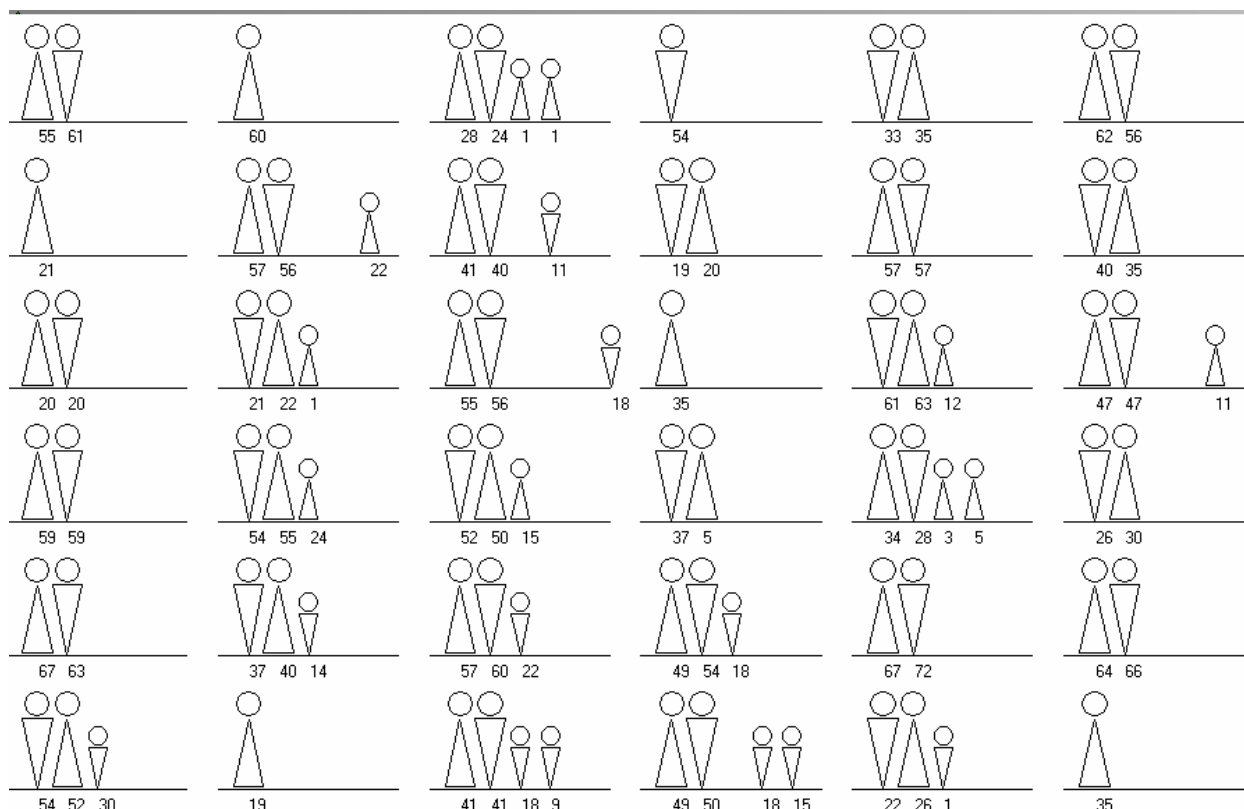


Рис. 2.2.7.3. Фрагмент состояния демографической модели:

Крупные фигурки — отец и мать, мелкие — дети. Под фигурками подписан возраст индивидуумов

Текущее состояние модели визуализировалось в виде схематического изображения индивидуумов с указанием их пола (треугольник с острием вверх — женщина, с острием вниз — мужчина), возраста и с разбиением по семьям (рис. 2.2.7.3.). Возрастная и половая структура всей популяции отображалась диаграммой традиционного типа (рис. 2.2.7.4.)

Поскольку рассматриваемая модель — вероятностная, то для ее исследования пришлось использовать метод Монте-Карло. Это предусматривало многократные прогоны модели из одних и тех же начальных состояний при одних и тех же значениях параметров, но при измененных состояниях датчика случайных чисел. Результаты этих компьютерных экспериментов подвергались элементарной статистической обработке (средние и дисперсии) и отображались на интерфейсе. Число реализаций достигало 100, но устойчивые статистические характеристики обычно получались при меньшем числе реализаций.

Демографическая и экономическая части модели могли работать как совместно, так и самостоятельно. При раздельной работе на входе экономической подмодели надо было задавать объем трудовых ресурсов, а при автономной работе демографической подмодели уровень безработицы и заработной платы полагался внешней величиной. При совместной работе обеих подмоделей каждый временной шаг (год) происходил обмен информацией между подмоделями.

Перейдем к описанию результатов исследования модели. Стандартное время прогона модели было принято равным 100 лет, поскольку более длительные периоды не имели смысла при предположении о постоянстве или хотя бы предсказуемости внешних воздействий на систему. На рис. 2.2.7.5. приведен пример одной реализации при высоких значениях вероятности смертности и ограниченном рынке сбыта. Численность населения в этом случае сокращается и приходит к новому равновесному состоянию. Производство растет и достигает предела на 65 году эксперимента, дальнейшее развитие производства становится не выгодным из-за ограниченности рынка сбыта. Как следствие цены на продукт стабилизируются, то средняя заработная плата продолжает расти за счет усовершенствования производства. Коэф-

фициенты b_1 и b_2 в формуле Кобба-Дугласа возрастают от начальных значений 0.25 и 0.75 до 0.3 и 0.81. Средняя продолжительность жизни населения при этом медленно возрастает.



Рис. 2.2.7.4. Возрастно-половая структура популяции

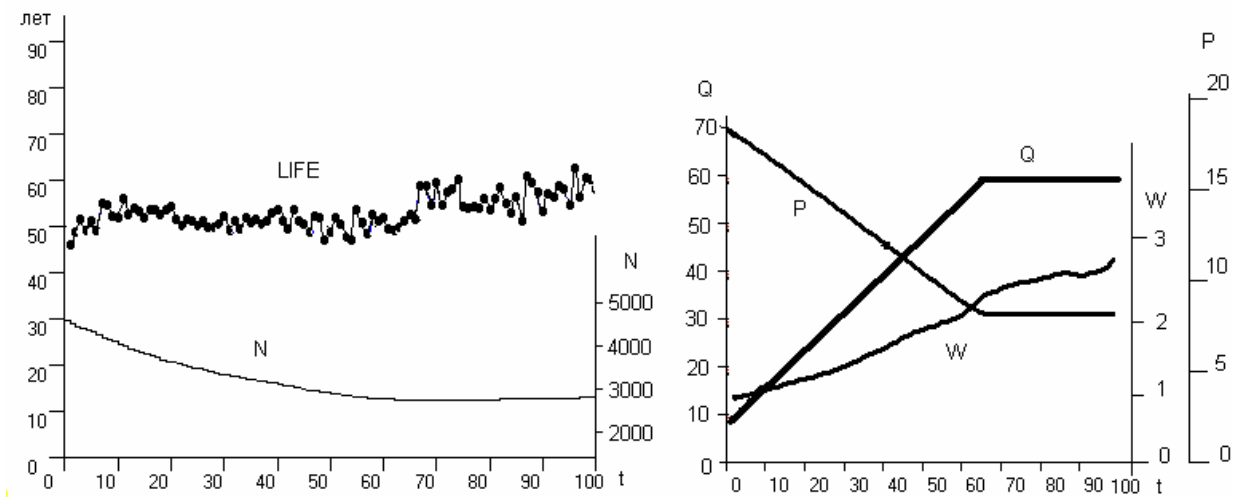


Рис. 2.2.7.5. Численность популяции (N), продолжительность жизни (LIFE), средняя заработная плата (W), выпуск продукции (Q) и цены на единицу продукции (P) при условиях варианта 1

Рассмотрим влияние изменений на рынке сбыта продукции на демографические и экономические характеристики модели (рис. 2.2.7.6.). Как и следовало ожидать, с расширением рынка сбыта растет выпуск продукции, увеличиваются прибыль, капиталовложения и поступления налогов при постоянстве нормы налогообложения. Рост производства сопровождается снижением безработицы (U) и повышением среднего уровня заработной платы (W). Увеличение численности населения происходит при этом только до некоторого уровня, а затем стабилизируется и даже несколько снижается. Последнее обстоятельство связано с тем, что в модели учитывается повышение уровня смертности населения при высоком объеме производства за счет загрязнения окружающей среды.

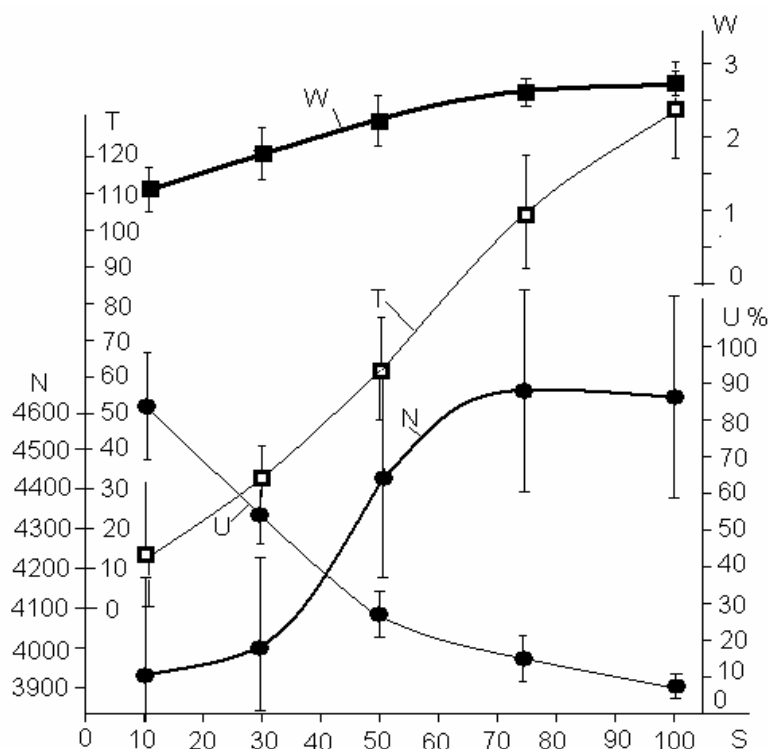


Рис. 2.2.7.6. Зависимость численности населения (N), уровня безработицы (U), средней заработной платы (W) и собираемости налогов (T) от спроса на производимую продукцию (S). Показаны квадратичные отклонения при 1 реализации

Для описания свойств модели удобно применить понятие эластичности, которая в дискретном случае вычисляется как:

$$E_x(y) = \left(\frac{y_2 - y_1}{y_1} \right) / \left(\frac{x_2 - x_1}{x_1} \right) \quad (2.2.7.3)$$

где x_1, x_2 — последовательные значения независимой переменной или возмущающего воздействия на систему, y_1, y_2 — последовательные значения функции или реакции системы на возмущающее воздействие.

Рассмотрим влияние на состояние модели такой характеристики, как возраст выхода на пенсию (fpens). Для простоты полагаем, что этот возраст одинаков для мужчин и женщин. С увеличением пенсионного возраста при прочих равных условиях, как в экономической, так и демографической части модели, возрастает уровень безработицы и снижается средняя заработная плата (рис. 2.2.7.7.). С ростом пенсионного возраста увеличивается общая прибыль от производства. Изменение численности населения происходит в данных условиях таким образом, что при повышении и при снижении пенсионного возраста от значения 60 лет, численность населения снижается.

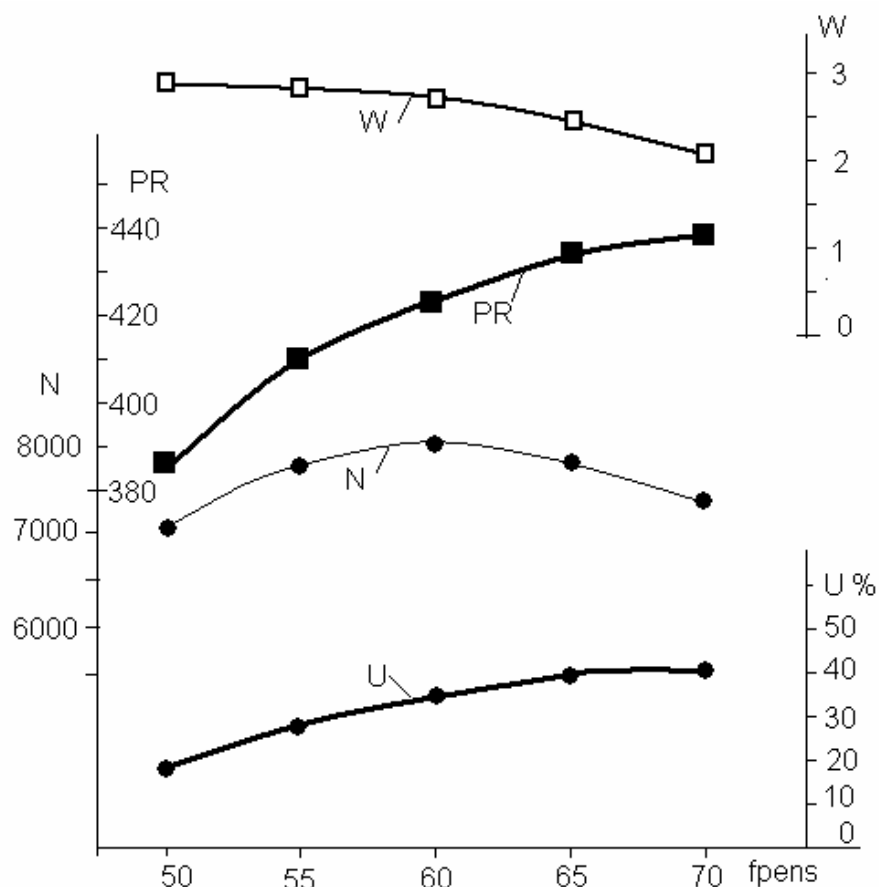


Рис. 2.2.7.7. Зависимость численности населения (N), уровня безработицы (U), средней заработной платы (W) и прибыли (PR) от возраста выхода на пенсию (fpens)

При рассмотрении влияния изменений вероятности развода от 0 до 1, выяснилось, что частые разводы снижают численность населения, но в небольшой степени увеличивают продолжительность жизни (рис. 2.2.7.8.). Кроме того, увеличение числа разводов способствует снижению уровня безработицы.

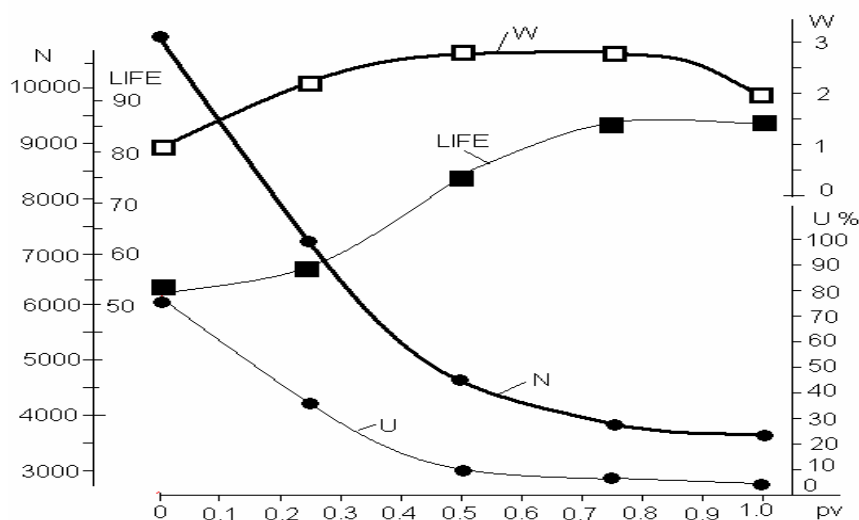


Рис. 2.2.7.8. Зависимость численности населения (N), уровня безработицы (U), средней заработной платы (W) и продолжительности жизни (LIFE) от вероятности развода (pv)

Следует отметить, что все рассмотренные выше результаты компьютерных экспериментов относились к изменению только одного фактора при постоянстве всех остальных. Такая ситуация при управлении сложной системой практически встречается очень редко. Обычно изменяется сразу несколько факторов. Рассмотрим простейший случай одновременного изменения двух факторов, например, уровня спроса на товар (S) и уровень интенсивности воспроизводства человеческой популяции (pf). Результаты таких экспериментов представлены на рис. 2.2.7.9. Для того чтобы снизить уровень безработицы надо одновременно стимулировать производство расширением рынка сбыта и снижать рождаемость. Естественно, что этот результат относится только к такому режиму работы модели, при котором обеспечивается избыток рабочей силы. Средняя заработная плата оказывается максимальной при низком развитии производства и низком уровне рождаемости. При высоком уровне производства уровень рождаемости перестает существенно сказываться на процессе ценообразования (рис. 2.2.7.9. W). Для обеспечения высоких прибылей одновременно требуется широкий рынок сбыта и интенсивное воспроизводство населения (рис. 2.2.7.9. PR). Наконец, цена товара максимальна при низком воспроизводстве населения и большом рынке сбыта.

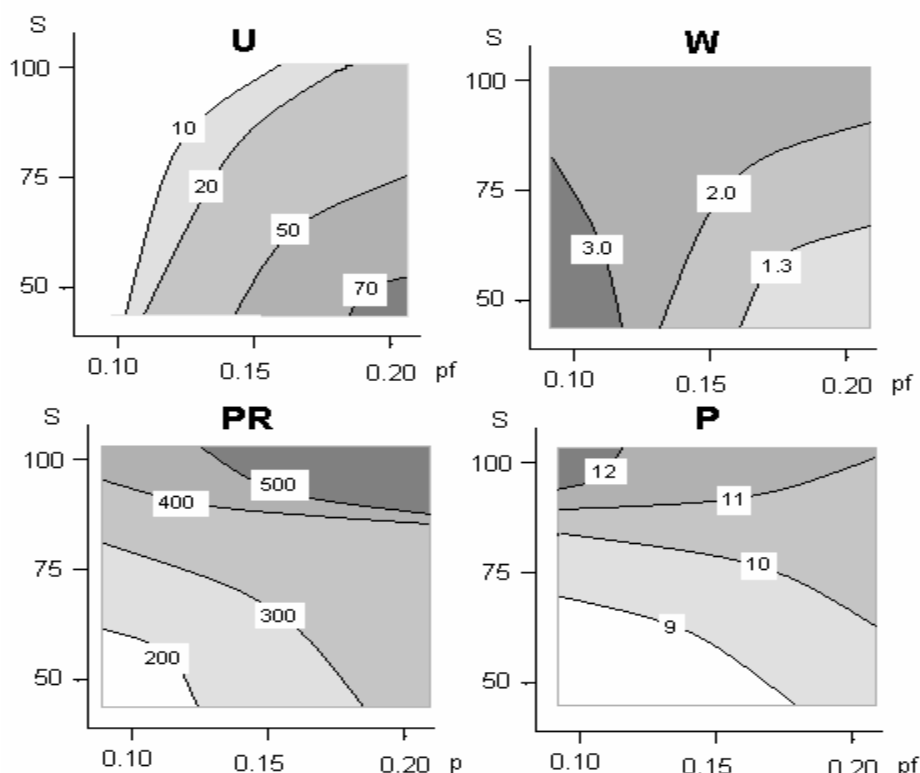


Рис. 2.2.7.9. Зависимость уровня безработицы (U), средней заработной платы (W), прибыли (PR) и цены на единицу продукции (P) в зависимости от совместного изменения уровня спроса (S) и уровня воспроизводства (вероятности рождения ребенка в семье) в человеческой популяции (pf)

В таблице 2.2.7.2. приведены некоторые значения эластичности для рассматриваемой модели. Изменение уровня спроса сильнее всего сказывается на уровне безработицы (со знаком минус) и на уровне заработной платы (со знаком плюс). О влиянии этого фактора на численность населения и продолжительность жизни уже говорилось выше. Повышение налоговой ставки повышает, при принятых в модели значениях параметров, поступление налогов, но ведет к повышению уровня безработицы. На демографические характеристики изменение налоговой ставки влияет незначительно.

Увеличение возраста половой зрелости и возможности вступления в брак увеличивает продолжительность жизни, но одновременно снижает численность популяции. Уровень безработицы при этом сокращается, средняя зарплата растет, растут также цены на производимый товар.

Увеличение репродуктивного периода действует на популяцию противоположным образом, чем уровень наступления половой зрелости и даже в более сильной степени. Уровень безработицы при этом растет, а заработная плата сокращается.

Влияние увеличения возраста выхода на пенсию уже обсуждалось выше. Добавим, что продолжительность жизни при этом немного увеличивается, а величины основных фондов и объема производства практически остается без изменений.

Рост числа вступлений в брак приводит к росту численности населения, падению уровня средней заработной платы и росту безработицы. Объем производства растет, а цена товара падает — в результате этого уровень поступления налогов остается на прежнем уровне. Увеличение числа разводов действует на систему примерно обратно тому, как действует рост числа браков.

Таблица 2.2.7.2.

Эластичность (коэффициенты чувствительности) основных эндогенных переменных модели относительно внешних воздействий и параметров модели

Эндогенные переменные и их обозначение		Уровень спроса	Налоговая ставка	Возраст половой зрелости	Возраст конца репродуктивного периода	Возраст выхода на пенсию	Вероятность рождения ребенка в семье	Вероятность вступления в брак	Вероятность развода
		S	ktax	fmin	fmax	fpens	pf	pm	pd
Продолжительность жизни	LIFE	-0.20	+0.	+0.40	-1.94	+0.07	+0.33	-0.49	+0.25
Численность населения	N	+0.04	-0.01	-0.50	+2.45	-1.01	+1.72	+1.39	-0.21
Основные фонды	K	+0.52	+0.31	-00.22	0.	+0.06	-0.03	+0.01	-0.05
Объем производства	Q	+0.62	+0.04	-0.01	+0.01	+0.02	+0.01	+0.07	-0.03
Прибыль	PR	+0.58	-0.14	+0.10	+0.47	+0.04	+0.43	+0.43	+0.10
Средняя зарплата	W	+1.04	-0.04	+0.18	-1.10	- 0.01	-0.84	-1.26	+0.01
Цена товара	P	+0.06	--0.01	+0.29	-0.27	-0.02	-0/01	-0.07	+0.16
Поступление налогов	T	+0.67	+1.25	0.	0.	+0.01	+0.01	0.	0.
Уровень безработицы	U	-1.18	+0.07	-0.34	+0.66	+0.41	+1.53	+1.65	-0.67

Рассматривая результаты исследования модели в целом, следует учитывать крайнюю упрощенность экономической части модели. По существу, в модели рассматривается поселок с единственным профилирующим предприятием без учета миграции населения. Ситуация, вообще говоря, представляемая, но не допускающая каких-либо обобщений. Собственно все исследование модели направлено не на получение новых результатов, а только на иллюстрацию их правдоподобности. Основной смысл проделанной работы заключается в демонстрации возможности применения в демографических исследованиях объектно-ориентированных моделей, как это широко принято в популяционных экологических исследованиях (Grimm, Railsback, 2005), и соединения таких моделей с простейшими экономическими моделями. Преимущества такого подхода перед традиционными демографическими моделями, использующих математический аппарат дифференциальных и конечно-разностных уравнений (Keyfitz, 1968) заключается в возможности учета в модели таких явлений как образование и распад семей, учет индивидуальных различий индивидуумов при определении вероятности приема на работу, выхода на пенсию, заболевания и смерти. В подобных моделях возможен учет наследования свойств индивидуумов, что совершенно исключается для традиционных моделей.

При усовершенствовании моделирования экономической части системы совершенно естественным представляется использование методов эволюционной экономики (Нельсон, Уинтер, 2002), которые, по существу, являются разновидностью объектно-ориентированного подхода. Развитие рассмотренной модели должно включать подмодель загрязнения окружающей среды, влияния этого загрязнения на смертность населения и расходы на очистку загрязняющих отходов производства (Волосатов и др., 2007).

ГЛАВА 2.3

МОДЕЛИ СООБЩЕСТВ

Эта глава начинается с рассмотрения моделей сообществ рыб, при этом представлены два принципиально разных подхода к построению таких моделей. Первый подход заключается в соединении нескольких классических моделей популяций рыб, уже рассмотренных в предыдущей главе, в единое целое. В другом случае используется объектно-ориентированный подход, в котором каждая особь рассматривается отдельно. Второй подход гораздо более трудоемок в определении параметров модели, но позволяет моделировать такие процессы как нерестовые и кормовые миграции рыб в реке или озере.

Следующий раздел (2.3.2.) посвящен моделированию сообщества наземных животных (волков, кабанов и оленей) с применением объектно-ориентированного метода.

Завершающий раздел этой главы (2.3.3.) содержит описание модели многовидового растительного сообщества применительно к реальным условиям сукцессии буковых лесов в Карпатах.

2.3.1. Модели сообществ рыб

Большинство моделей сообществ рыб (Крогиус и др., 1969; Меншуткин, Жаков, 1974; Казанский, 1981; Астраханцев и др., 2003) выполнены в виде детерминированных систем, причем элементом модели являлась возрастная группа рыб. Временным шагом этих моделей являлся год, и миграции выпадали из рассмотрения. В настоящем разделе разбирается другой подход к моделированию сообществ, основанный на учете в модели судьбы каждой особи. Модель такого типа уже разбиралась в разделе 2.2.2., где речь шла о популяции планктонных ракообразных.



Рис. 2.3.1.1. Схема биотопов сообщества рыб в малой реке

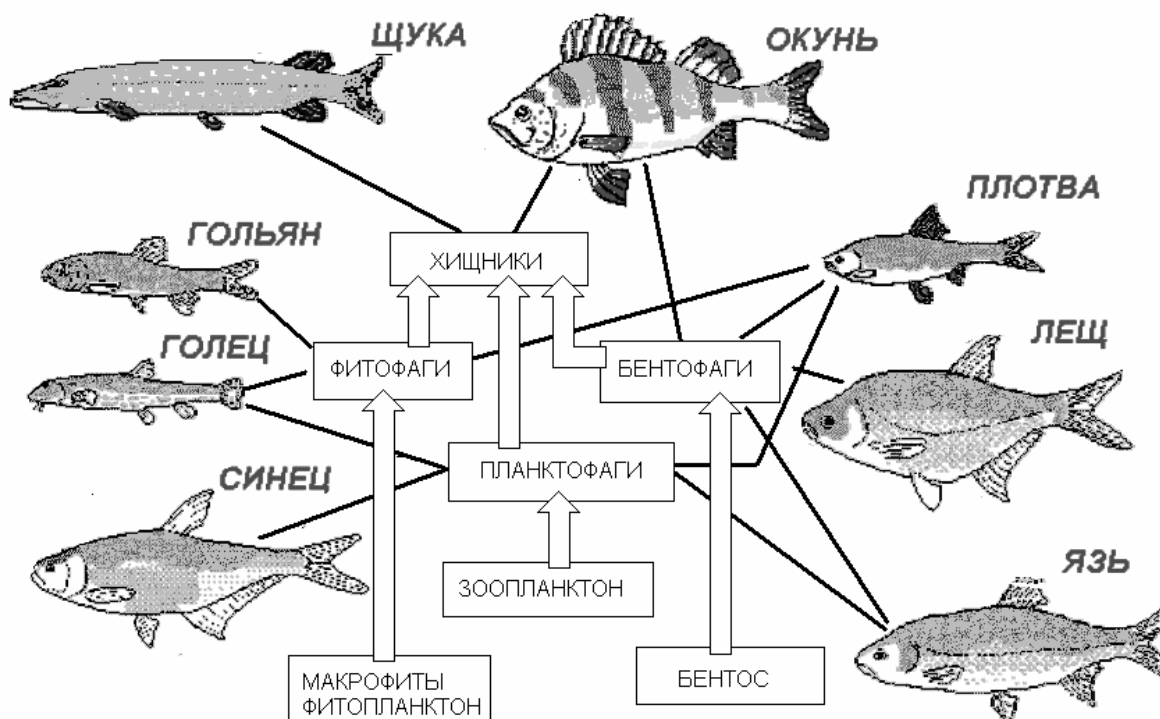


Рис. 2.3.1.2. Схема трофических связей в модели сообщества рыб в малой реке:

Цифрами 1-8 обозначены биотопы. Внутри каждого биотопа (на рисунке показан только биотоп верхнего русла реки) предусмотрено 7 трофических групп. В формировании трофических групп рыб могут участвовать особи 8 видовых популяций

Изложение методики построения моделей такого типа ведется последовательно, начиная с простых примеров и кончая все более и более сложными. В качестве объекта моделирования выбрано сообщество рыб в малой реке, причем первоначально эта модель была сформулирована и исследована с применением аппарата уравнений в конечных разностях (Меншуткин, Жаков, 1989). В настоящем разделе та же задача моделирования решается с применением аппарата индивидуального подхода. Такой порядок изложения имеет то методическое преимущество, что результаты моделирования, полученные с применением новой методики всегда можно проверить по результатам предыдущих исследований. Общая блок-схема модели приведена на рис. 2.3.1.1., но мы ее будем рассматривать не в полном объеме, а по кусочкам, последовательно наращивая сложность моделируемых процессов.

Начинать изложение сразу с описания достаточно сложной модели, состоящей из 8 видовых популяций с учетом сезонных миграций и изменения трофического статуса особей в процессе онтогенеза, было бы не разумно, тем более что на практике сложные модели никогда не создаются сразу, а конструируются и отлаживаются по частям в виде отдельных процедур и блоков. Это одна из основных заповедей современного программирования и мы будем ее придерживаться.

Начнем конструирование модели с изолированной популяции без миграций и без смены экологических ниш в процессе роста рыбы. Поскольку элементом модели является особь, то целесообразно описать новый тип объекта.

Private Type Animal

(2.3.1.1.)

sp As Integer

age As Integer

loc As Integer

troph As Integer

End Type

где **sp** — видовая принадлежность животного, **age** — возраст, **loc** — локализация или биотоп, занимаемый особью в данный момент, **troph** — трофический статус особи.

Для простоты такие в принципе не числовые характеристики как вид, биотоп и экологическая ниша описаны как целые числа, хотя вполне можно было оперировать латинскими названиями или словесными описаниями. В настоящем разделе используется только такое свойство особи как возраст, однако в последующих разделах будут использованы и другие свойства.

Теперь, чтобы описать популяцию достаточно объявить в виде глобальной переменной следующий массив:

Dimfish (nFmax) As Animal (2.3.1.2.)

где **nFmax** — максимально возможная численность рыб.

В основу популяционной модели при индивидуальном подходе составляют операции (или метода в терминологии языка Visual Basic) появления новой особи и гибель уже существующей. Эти операции могут быть реализованы в виде следующих процедур:

Private Sub AddFish(sp, loc) (2.3.1.3)

If nF < nFmax Then

nF = nF + 1

fish(nF).age = 1

fish(nF).sp = sp

fish(nF).loc = loc

End If

End Sub

Private Sub DeleteFish(j) (2.3.1.4)

If nF > 0 Then

fish(j).age = fish(nF).age

fish(j).sp = fish(nF).sp

fish(j).loc = fish(nF).loc

nF = nF + 1

End If

End Sub

где **nF** — число особей в популяции в данный момент времени. Эта величина объявляется в виде глобальной переменной. В первой процедуре происходит просто приписывание характеристик особи в конец массива, во второй характеристики последней особи в списке ставятся на место характеристик гибнущей особи с индексом **j**.

Заметим, что в языке C++ и в последних версиях Visual Basic имеется возможность непосредственного использования аппарата объектно-ориентированного программирования с объявлением объектов, их свойств и методов их взаимодействия. Однако практика показала, что применение такого подхода, хотя и делает программы более изящными и короткими, но время их выполнения существенно увеличивается. При использовании вероятностных моделей последнее весьма существенно. Поэтому в настоящем изложении сохранен архаичский, но результативный подход к построению программ.

В предлагаемом примере считаем, что численность особей в популяции определяется только двумя факторами: кормовыми условиями и площадью нерестилищ. Пищевые потребности особи зависят от массы ее тела. В нашем примере масса тела особи и ее возраст жестко связаны однозначной функцией, поэтому можно полагать пищевые потребности зависящими от возраста рыб — **cons(fish(j).age)**. Суммарная потребность популяции в корме тогда вычисляется как:

For j = 1 To nF

ConsPop = ConsPop + cons(fish(j).age) (2.3.1.5.)

Next j

Напряженность трофических отношений (**TS**) определяется как отношение суммы пищевых потребностей к наличному количеству пищи (**Food**):

TS = ConsPop / Food

Если пищевые потребности существенно превышают наличное количество корма (**TS = TScrit > 1**), то наступает гибель особей в результате голодания с некоторой отличной от нуля вероятностью (**MortStarv**):

If TS > TScrit Then

MortStarv = 1 - (TScrit / TS) (2.3.1.6.)

```
Else
MortStarv=0
End If
```

Определение события гибели данной особи в результате недостатка корма производится путем сравнения величины смертности (вероятности гибели особи) с равномерно распределенным в диапазоне от 0 до 1 псевдослучайным числом (функцияRnd).

```
For j =1TonF
If MortStarv> RndThen
Call DeleteFish (j)
End IF
Next j
```

(2.3.1.7.)

Теперь перейдем к описанию процесса размножения рыб. Здесь используется понятие популяционной плодовитости — **Fert(fish(j).age)**, которая учитывает и соотношение полов, а так же смертность икры и молоди рыб. Популяционная плодовитость — это численность особей следующего поколения, которое приходится на одного производителя вне зависимости от его пола (свойство **sex** для упрощения в данном случае опущено). Предполагается, что эта плодовитость зависит только от возраста рыб и у неполовозрелых равна нулю.

```
Fry = 0
Forj = 1 To nF
Fry = Fry + Fert(fish(j).age)
Next j
Fry = Fry / (1 + Fry / FryMax )
For i = 1 To Fry
CallAddFish(1, 1 )
Next i
```

(2.3.1.8.)

Здесь количество выжившей молоди (**Fry**) ограничивается предельной емкостью нерестилищ (**FryMax**) по зависимости (в отличие от репродукционной кривой рассмотренной в разделе 2.2.2.) не учитывающей эффект переполнения нерестилищ.

Переход рыб в следующую возрастную группу и гибель рыб достигших предельного возраста (**amax**) моделируется следующим образом:

```
For j = 1 To nF
Iffish(j).age < amax Then
fish(j).age = fish(j).age +1
Else
Call DeleteFish (j)
End If
Next j
```

(2.3.1.9.)

При постоянной кормовой базе и неизменной площади нерестилищ рассмотренная в настоящем разделе модель приходит всегда в устойчивое состояние с небольшими флуктуациями численности из-за стохастического характера модели

Перейдем к описанию процесса миграций рыб.

Рассмотрим популяцию рыб, особи которой могут в течение года перемещаться из одного биотопа в другой. Для конкретности будем иметь в качестве прототипа популяцию синца (*Abramis ballerus*), который в продолжение всей своей жизни является планктофагом, но весной заходит в реку для нереста, а к концу лета скатывается в озеро.

При таком подходе временной шаг равный одному году (как это было принято в разделе 2.2.1.) уже становится слишком грубым и приходится переходить к более дробным временным интервалам. В данном случае целесообразно выделить пять периодов в течение года: раннюю весну, когда происходит нерест, позднюю весну, начало лета, конец лета и осень.

В качестве характерных биотопов выделим: (1) ручьи и мелкие протоки в верховьях реки, (2) верхнее, (4) среднее и (6) нижнее течение реки, а также заливные участки, на которых происходит нерест, в верхнем (3), среднем (5) и нижнем (7) течении реки. Кроме того, предусмотрен озерный биотоп (8). Взаимное расположение биотопов и их связи представлены на рис. 2.3.1.1.

В каждом биотопе (**I**) в каждый сезон (**s**) определяется свое количество корма **FOOD(I, s)**, например, так, как это представлено в таблице 2.3.1.1.

Таблица 2.3.1.1.

Распределение корма по биотопам в течение года

БИОТОПЫ	РАННЯЯ ВЕСНА	ПОЗДНЯЯ ВЕСНА	НАЧАЛО ЛЕТА	КОНЕЦ ЛЕТА	ОСЕНЬ
1	5	10	15	15	15
2	50	1	50	50	25
3	10	5	5	0	0
4	50	1	50	50	50
5	10	6	5	0	0
6	50	1	50	25	25
7	10	7	5	0	0
8	40	20	30	30	40

В модель, описанную в начале раздела (операторы 2.3.1.1.-2.3.1.9.) вводится процедура нерестовых миграций и дрефта (сноса рыб течением реки).

Private Sub Spawning_migration() (2.3.1.10.)

For j=1 To nF

If fish(j).age > agemat Then

R = Rnd

For i = 1 To locmax

If R < locs (i) And R > locs (i — 1) Then

fish(j).loc = i

End If

Next i

End If

End Sub

Здесь **locs (i)** — значение кумулятивной функции распределения биотопов нереста синца. Пример такого распределения приведен в таблице 2.3.1.3.

Таблица 2.3.1.2.

Кумулятивная функция распределения биотопов нереста синца

I	0	1	2	3	4	5	6	7	8
locs (i)	0	0.3	0.3	0.6	0.6	0.8	0.8	0.9	1

Согласно таблице 2.3.1.2. синец может нерестоваться в ручьевой части реки (1), на заливных участках (3,5,7) и в озере (8).

Private Sub Drift () (2.3.1.11.)

For j = 1 to nF

If vdrift > Rnd Then

fish(j).loc = D (fish(j).loc)

End If

Next j

End Sub

где **vdrift** — относительная скорость дрефта, т.е. доля рыб, которая переходит из биотопа находящегося выше по течению реки, в биотоп расположенный ниже по течению реки за один сезон.

Функция **D** отражает взаимное расположение биотопов реки в направлении течения. Например, для схемы, изображенной на рис. 2.3.1.1. эта функция имеет вид:

I	1	2	3	4	5	6	7	8
D	2	4	2	6	4	8	6	8

Результат работы модели — устойчивое распределение численности особей синца по биотопам в течение года приведено в таблице 2.3.1.4.

Таблица 2.3.1.3.

Распределение численности синца по биотопам в течение года

БИОТОПЫ	РАННЯЯ ВЕСНА	ПОЗДНЯЯ ВЕСНА	НАЧАЛО ЛЕТА	КОНЕЦ ЛЕТА	ОСЕНЬ
1	33	14	10	8	4
2	4	159	73	47	22
3	135	74	9	1	0
4	131	170	95	79	49
5	125	61	9	0	0
6	110	142	102	48	44
7	45	21	9	0	0
8	0	555	592	643	656

Таблица 2.3.1.4.

Возрастной состав популяции синца

0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+
194	156	181	170	57	13	3	1

Рассмотрим популяцию рыб, особи которой могут занимать различные экологические ниши. В качестве прототипа возьмем популяцию окуня (*Perca fluviatilis*), ту самую, о которой говорилось в разделе 2.2.1. Окунь первые два года своей жизни являются планктофагами, последующие три — бентофагами и занимаются хищничеством (в данном случае каннибализмом) в более старших возрастах.

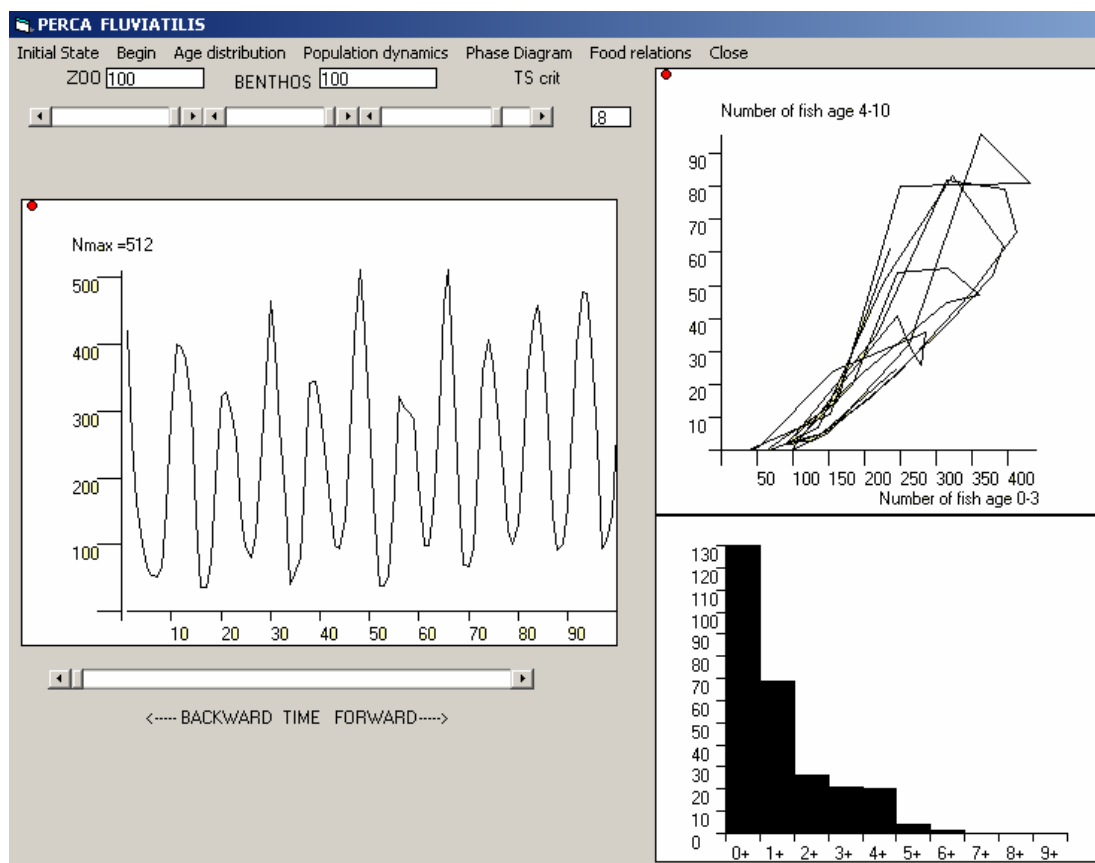


Рис. 2.3.1.2. Интерфейс программы модели популяции окуня

Рассмотрим сначала внешнюю сторону (интерфейс) этой модели рис. 2.3.1.2. Меню, расположенное в верхней части формы имеет всего три позиции: Initial State, Begin и Close. Первая соответствует вводу в программу начального состояния популяции, вторая — запуску модели, а третья —

выходу на главное меню программы. В текстовом окне YMAX можно установить число лет прогона модели (по умолчанию это число равно 5). Если вы желаете наблюдать состояние популяции окуня каждый год, то введите в это окно число 1. Текстовое окно ZOO предназначено для изменения кормовой базы популяции окуня в виде зоопланктона, а окно BENTHOS — бентоса. По умолчанию поставлены заведомо высокие значения кормовой базы, которые не ограничивают численность популяции. Текстовое окно TScrit позволяет изменять критическое значение трофической напряженности в экологической нише хищников. Фактически это позволяет регулировать степень каннибализма. По умолчанию эта величина устанавливается как 0.8, что соответствует условиям активного хищничества. Если установить эту величину на уровне 0.2, то это будет означать, что особи окуня старших возрастных групп находят себе иные источники питания помимо каннибализма.

Для исследования результатов функционирования модели предусмотрены процедуры: Age Distribution, Population Dynamics, Phase Diagram и Food Relations. Процедуре Age Distribution соответствует построение диаграммы возрастной структуры популяции окуня. Процедура Population Dynamics выводит в окно рисунков график изменения суммарной численности популяции за установленное количество лет. При нажатии клавиши, соответствующей процедуре Phase Diagram происходит построение фазовой диаграммы динамики популяции окуня за 50 лет. В качестве фазовых переменных используются суммарная численность более молодой части популяции (от 0+ до 3+) и суммарная численность более старой части популяции (от 4+ до 9+). Проследить движение популяции по фазовой диаграмме можно при помощи вертикальной линейки прокрутки, которая устанавливает номер текущего года и положение точки на фазовой диаграмме.

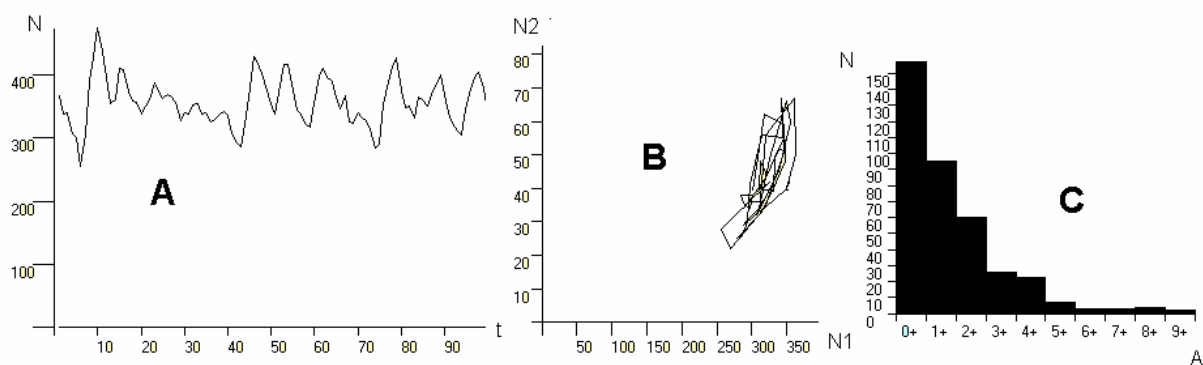


Рис. 2.3.1.3. Динамика модели изолированной популяции окуня при малой интенсивности каннибализма
А — изменение общей численности (N) популяции во времени, В — фазовая диаграмма в координатах числа половозрелых (N1) и неполовозрелых (N2) особей, С — типичная возрастная структура популяции

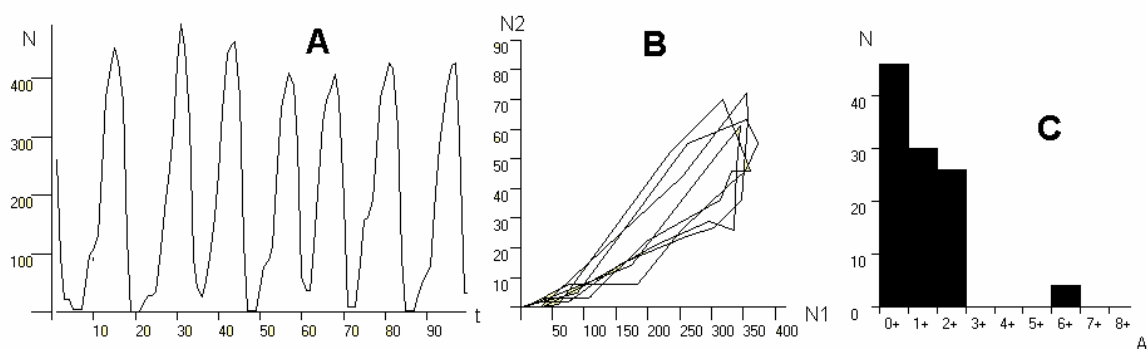


Рис.2.3.1.4. Динамика модели изолированной популяции окуня при очень высокой интенсивности каннибализма

Обозначения графиков как на рис.2.3.1.3.

Для исследования модели следует установить в текстовых окнах исходные данные, затем нажать клавишу Initial State , а после этого Begin. Клавишами исследования модели можно пользоваться в любом порядке.

Теперь можно перейти к описанию конструкции модели. Моделирование трофических отношений начинается с выяснения трофического статуса особей.

Private Sub Trophical_groups (2.3.1.12.)

For j =1 To nF

Select Case fish(j).age

Case 1,2

fish(j).tro =2 планктофаги

Case 3, 4, 5

fish(j).tro =4 бентофаги

Case 6, 7, 8, 9, 10

fish(j).tro =6 хищники

EndSelect

Next j

End Sub

Вычисление биомасс и пищевых потребностей трофических групп производится в процедуре

Food_requirments

Private Sub Food_requirments () (2.3.1.13.)

For j= 1 to nF

cons_req(fish(j).tro) = cons_req(fish(j).tro) +

+ (W(fish(j).age)- W(fish(j).age- 1) × KK(fish(j).tro)

Next j

For j = 1 To nF

biomassTG (fish(j).tro) = biomassTG (fish(j).tro) +

+ W(fish(j).age)

Next j

biomassTG (9) = Zooplankton

biomassTG (10) = Benthos

End Sub

Здесь **W** — масса особи данного возраста в граммах, а **KK** кормовой коэффициент, характерный для каждой трофической группы. Кормовой коэффициент — это отношение количества потребленного корма к приросту массы тела рыбы за год. В данном примере для хищников принято **KK** =5, для бентофагов **KK** =10 и планктофагов **KK** =15.

Взаимодействие между трофическими группами описывается матрицей трофических отношений **troph_net**. Столбцы матрицы соответствуют потребителям корма, а строки — источникам питания. Например, мелкие хищники (трофическая группа 6) питаются за счет фитофагов (1), мелких планктофагов (2) и мелких бентофагов (4). В рассматриваемом примере с популяцией окуня экологические ниши фитофагов, крупных бентофагов и крупных хищников остаются незанятыми, но они нам понадобятся при моделировании сообществ рыб.

Таблица 2.3.1.5.

Матрица трофических отношений **troph_net**

	1	2	3	4	5	6	7
1. Фитофаги	0	0	0	0	0	1	0
2. Мелкие планктофаги	0	0	0	0	0	1	0
3. Крупные планктофаги	0	0	0	0	0	0	1
4. Мелкие бентофаги	0	0	0	0	0	1	0
5. Крупные бентофаги	0	0	0	0	0	0	1
6. Мелкие хищники	0	0	0	0	0	0	1
7. Крупные хищники	0	0	0	0	0	0	0
8. Фитопланктон	1	0	0	0	0	0	0
9. Зоопланктон	0	1	1	0	0	0	0
10. Бентос	0	0	0	1	1	0	0

```

Private Sub Trophical_relation ( ) (2.3.1.14.)
For g = 1 to gmax
For g1 = 1 to gmax + 3
Food (g)=Food (g) +
+ biomassTG(g1) × troph_net (g , g1)
Next g1
Next g
For g = 1 To gmax
If Food (g) > 0 Then
TS (g)=cons_req (g) / Food (g)
Else
TS (g) =0
End if
Next g
For g = 1 To gmax
If TS (g) > TScritThen
MortStarv (g) = 1 — ( TScrit / TS(g))
For g1 = 1 To gmax +3
If troph_net(g, g1) =1 Then
MortPred(g1) = TScrit
End If
Next g1
Else
MortStarv(g) = 0
For g1 = 1 To gmax +3
If troph_net(g, g1) =1 Then
MortPred(g1) = TS(g)
End If
Next g1
End If
Next g
End Sub

```

Отметим, что здесь фигурирует не только смертность, вызванная недостатком корма **MortStarv**, но и смертность в результате воздействия хищников **MortPred**. Результирующая смертность вычисляется по формуле для вероятности для двух несовместимых событий, т.к. предполагается, что рыба не может одновременно умереть от голода и быть съеденной хищником:

$$\mathbf{Mort} = 1 - (1 - \mathbf{MortStarv}) \times (1 - \mathbf{MortPred}) \quad (2.3.1.15.)$$

Динамика изолированной популяции окуня достаточно хорошо исследована при помощи моделей использующих аппарат конечно-разностных уравнений (Меншуткин, Жаков, 1965). Настоящая модель не вносит ничего нового в полученные ранее результаты компьютерных экспериментов и натурных наблюдений. Режим резких колебаний численности и возрастной структуры популяции с выпадением отдельных возрастных групп из-за сильного каннибализма показан на рис. 2.3.1. Этот режим соответствует ограниченным кормовым запасам водоема, именно это и наблюдалось в озере Херя-Ярви. С увеличением кормовой базы и сохранении емкости нерестилищ на прежнем уровне колебания численности затухают, и возрастная структура популяции приближается к пирамидальной.

Принципиальное отличие данной модели популяции окуня от предыдущих разработок в том, что она допускает легкий и естественный переход к моделям сообществ рыб любой сложности (в рамках принятой трофической структуры) из любого числа видовых популяций, тогда как раньше всю модель приходилось каждый раз делать снова.

Модель сообщества без учета миграций

Рассмотрим простейшее сообщество рыб, состоящее из окуня (*Perca fluviatilis*) и плотвы (*Rutilus rutilus*). Трофическая часть модели в этом случае остается точно такой же, как и в предыдущем примере с изолированной популяцией окуня. Однако при вычислении биомасс трофических групп приходится учитывать видовые различия в темпах роста и занимаемых экологических нишах. Процедура **Food_requirements** для случая сообщества (для двух видов в сообществе) выглядит так:

```

Private Sub Food_requirements ( )                                (2.3.1.16)
Dim g, j As Integer
For g = 1 To gmax
  cons_req(g) = 0
Next g
For j = 1 To nF
  If fish(j).sp = 1 Then
    cons_req(fish(j).tro) = cons_req(fish(j).tro) +
    (W(1, fish(j).age) — W(1, fish(j).age — 1)) × KK(fish(j).tro)
  End If
  If fish(j).sp = 2 Then
    cons_req(fish(j).tro) = cons_req(fish(j).tro) +
    (W(2, fish(j).age) — W(2, fish(j).age — 1)) × KK(fish(j).tro)
  End If
Next j
For j = 1 To nF
  biomassTG (fish(j).tro) = biomassTG (fish(j).tro) +
  + W(fish(j).age)
Next j
  biomassTG ( 9 ) = Zooplankton
  biomassTG ( 10 ) = Benthos
End Sub

```

Таблица 2.3.1.6.

Динамика возрастных структур популяций окуня и плотвы

ОКУНЬ															
ГОДЫ	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
0+	178	184	185	186	188	185	55	37	37	55	157	171	178	183	189
1+	46	178	102	113	72	2	6	45	36	37	55	155	150	112	10
2+	46	46	132	48	7	0	0	6	43	35	37	49	138	118	81
3+	41	46	30	81	1	0	0	0	5	42	32	32	41	108	84
4+	106	40	30	22	0	0	0	0	0	5	40	28	27	38	83
5+	2	106	31	18	4	0	0	0	0	0	5	40	28	26	31
6+	0	2	106	31	18	0	0	0	0	0	0	5	38	28	26
7+	0	0	2	106	31	8	0	0	0	0	0	0	5	38	28
8+	0	0	0	2	87	4	3	0	0	0	0	0	0	5	30
9+	0	0	0	0	2	36	0	3	0	0	0	0	0	0	4
ПЛОТВА															
ГОДЫ	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
0+	146	147	147	146	147	174	145	178	179	180	145	146	147	148	148
1+	157	146	102	113	146	121	120	97	123	176	176	145	150	112	101
2+	133	157	108	91	51	4	0	2	71	123	125	176	125	118	147
3+	175	132	117	19	38	0	0	0	1	71	70	105	156	108	101
4+	51	174	96	68	1	0	0	0	0	1	71	70	105	128	72
5+	109	50	131	53	27	0	0	0	0	0	0	71	69	105	128
6+	6	109	50	131	43	6	0	0	0	0	0	0	71	69	105
7+	1	6	108	50	131	38	2	0	0	0	0	0	0	71	69
8+	0	1	6	108	50	77	22	2	0	0	0	0	0	0	71
9+	0	0	1	6	104	36	43	3	2	0	0	0	0	0	0

Процедура трофических отношений сохраняет тот же вид, что и в примере с изолированной популяцией, только с добавлением еще одной трофической групп — крупных бентофагов, которая формируется из особей плотвы старших возрастов. Характеристики процесса размножения (**Fert, FryMax**) различны для окуня и плотвы, как и зависимость массы тела от возраста.

При высокой напряженности трофических отношений (**TScrit=0.9**) сообщество испытывает резкие колебания численности и возрастной структуры популяций, как это показано в таблице 5.6. Так в годы 6, 7 популяции состоят только из особей самых младших и самых старших возрастов. Это возникает из-за потребления крупными окунями молодых особей плотвы и окуня. После гибели поколений таких хищников структуры популяций выравниваются (годы 14-15) до того времени, когда снова появятся многочисленные хищники уничтожающие более мелких рыб. Подобные автоколебания численности рыб характерны для многих мелких водоемов.

При смягчении напряженности трофических отношений (**TScrit=0.5**) автоколебания уменьшаются и приобретают нерегулярный характер. Заметим, что снижение величины **TScrit** можно интерпретировать как наличие убежищ и других приспособлений, которые затрудняют действие хищников.

Модель простейшего сообщества с учетом миграций

Соединим модель предыдущего раздела (сообщество окуня и плотвы) с механизмом сезонных миграций, который был разработан в разделе 2.2.2. для одной популяции. Получится несколько искусственная с ихтиологической точки зрения конструкция, которая служит промежуточным этапом для перехода к более реалистической модели, которая будет рассмотрена в следующем разделе. Постепенное наращивание сложности моделей — это не только дидактический прием, но и суровая необходимость разработки всякой сложной программы.

При сохранении всех параметров предыдущей модели сообщества окуня и плотвы, введение пространственного распределения приводит к существенному смягчению колебаний численности и структур популяций, входящих в сообщество. В таблице 2.3.1.7. приводятся распределение численности рыб по сезонам и биотопам в течение года, а в таблице 5.8. напряженность трофических отношений.

Таблица 2.3.1.7.

Распределение численности рыб сообщества по сезонам и биотопам
(числитель — окунь, знаменатель — плотва)

БИОТОПЫ	РАННЯЯ ВЕСНА	ПОЗДНЯЯ ВЕСНА	НАЧАЛО ЛЕТА	КОНЕЦ ЛЕТА	ОСЕНЬ
1	10/10	7 / 6	5 / 4	2 / 1	1 / 1
2	56 / 76	47 / 86	31 / 45	17/ 37	9 / 24
3	69/ 98	34 / 44	6 / 11	4 / 3	4 / 1
4	31/63	53/ 79	32 / 61	23/ 49	7 / 29
5	62 / 74	32 / 41	5 / 9	2/ 5	1/ 1
6	14 / 29	32 / 73	31 / 77	23 / 34	23 / 40
7	12 / 67	5 / 38	4 / 7	3 / 7	1 / 1
8	140/ 233	145/ 246	164 / 277	178 / 316	188/ 332

Таблица 2.3.1.8.

Распределение напряженности трофических отношений по сезонам и биотопам
(указывается только экологическая ниша, в которой эта напряженность максимальна; пл — планктофаги, бен — бентофаги, хищ — хищники)

БИОТОПЫ	РАННЯЯ ВЕСНА	ПОЗДНЯЯ ВЕСНА	НАЧАЛО ЛЕТА	КОНЕЦ ЛЕТА	ОСЕНЬ
1	5.6 — бен	0.15 — пл	0.07 — пл	0.05 — пл	0.03 — пл
2	1.75 — бен	0.42 — хищ	0.32 — бен	0.29 — хищ	0.11 — пл
3	0.31 — хищ	0.34 — хищ	0.45 — пл		
4	1.18 — бен	0.28 — бен	0.91 — хищ	0.58 — хищ	0.24 — хищ
5	0.47 — хищ	0.75 — хищ	0.4 — бен		
6	1.05 — пл	0.31 — бен	0.43 — пл	0.71 — бен	0.48 — бен
7	0.02 — пл	0.01 — пл	0.78 — пл		
8	0.18 — бен	0.36 — бен	0.37 — бен	0.25 — бен	0.18 — бен

Модель сообщества рыб малой реки

Модели, рассмотренные в предыдущих разделах настоящей главы, были, по существу, подготовительными шагами к созданию более реалистичной модели сообщества рыб малой реки, которая разрабатывалась Жаковым и Меншункиным (1989) с использованием совершенно иной технологии построения модели. Постепенное наращивание сложности имитационных моделей является обычным приемом при создании сложных программ и программных комплексов, т.к. написать сразу программу функционирования достаточно сложной системы в принципе возможно. Но вот отладить такую программу и убедиться в том, что она функционирует именно так, как задумали ее создатели, а не как-то несколько иначе (что часто бывает на практике), можно только методом последовательного наращивания сложности.

Рассматриваемое сообщество рыб состоит из восьми видовых популяций: голяняна (*Phoxinus phoxinus*), голец (*Nemachilus barbatulus*), плотвы (*Rutilus rutilus*), окуня (*Perca fluviatilis*), щуки (*Esox lucius*), язя (*Leuciscus idus*), леща (*Abramis brama*) и синца (*Abramis ballerus*). Такой видовой состав характерен для сообществ малых рек Ярославской области впадающих в Рыбинское водохранилище или в Волгу в верхнем ее течении.

Голянь — фитофаг, обитающий в верхнем течении реки в ручьевой ее части. Голец также населяет верховья реки, но в зрелом возрасте становится бентофагом. Щука уже на первом году своей жизни становится хищником. Лещ и язь — типичные бентофаги, однако в первые годы своей жизни питаются зоопланктоном. О трофических особенностях окуня, плотвы и синца сказано в предыдущих разделах этой главы.

Функционирование речного сообщества рыб качественно характеризуется следующими процессами. Ранней весной из озера к нерестилищам в заливной части поймы реки идут щука, лещ, окунь, плотва, язь и синец. Голец и голянь нерестуют в основном в ручьях и верхнем течении реки. После нереста молодь и взрослые рыбы интенсивно питаются, причем участвуют как в пассивном сносе течением реки (дрифт), так и в активных нагульных миграциях в поисках наилучших условий питания. К середине лета заливные луга обсыхают и становятся непригодными для обитания рыб. Большинство рыб зимует в озере или русле реки, почти не питаясь. На следующий год цикл повторяется. Цель построения модели заключается в количественном описании всех упомянутых процессов.

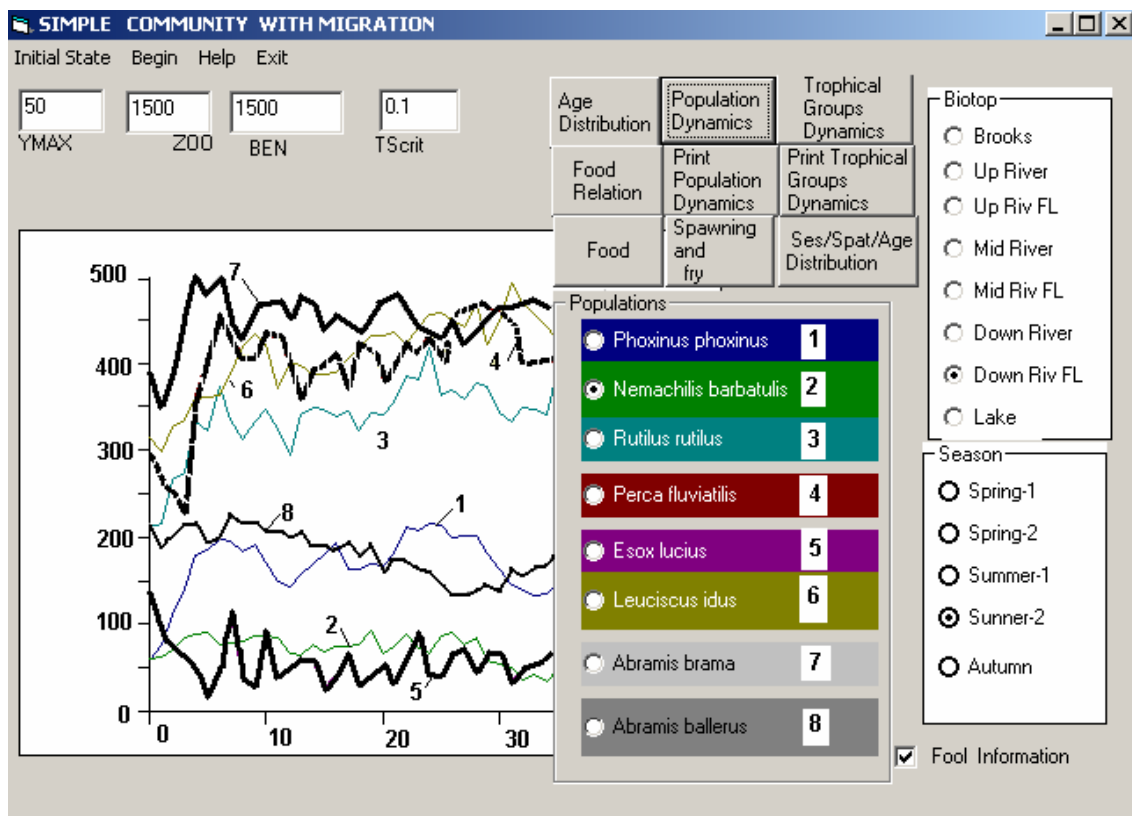


Рис. 2.3.1.5. Интерфейс программы River

Представлен вариант с обилием кормовых объектов и слабой трофической напряженностью

Модель сообщества рыб малой реки представлена программой River (рис. 2.3.1.5.). Меню программы содержит позиции: Initial State, Begin, Help и Close. Позиция Initial State соответствует вводу в модель начального состояния сообщества ранней весной. Позиция Begin обеспечивает проход модели заданное число лет (YMAX). По умолчанию YMAX=5. Позиция Close соответствует возврату в основную программу.

На форме подпрограммы имеется ряд командных клавиш и кнопок альтернативного выбора для исследования состояния модели. Клавиша Age Distribution вызывает графическое окно, в котором размещается диаграмма возрастной структуры той популяции сообщества, кнопка которой предварительно нажата. Заметим, что каждой популяции соответствует определенный цвет, который повторяется в надписи и в заливке столбиков диаграммы возрастной структуры. Клавиша Population Dynamics делает видимым окно с графиком динамики численности отдельных популяций рыб, входящих в речное сообщество, за число лет пройденное моделью. Действие клавиши Trophical Groups Dynamics аналогично действию клавиши Population Dynamics с той разницей, что выводятся не численности популяций, а биомассы трофических групп сообщества. Клавиша Trophical Stress вызывает графическое окно, в котором размещается диаграмма потоков вещества в сообществе, а в прямоугольниках, символизирующих трофические группы, выписываются значения коэффициента напряженности трофических отношений (TS). Локализация места, к которому относятся данные, задается кнопками группы Biotop (Brook— ручьи, Up River — верхнее течение реки, Up River FL — пойма верхнего течения реки, Middle River — среднее течение реки, Middle River FL — пойма среднего течения реки, Down River — нижнее течение реки, Down River FL — пойма нижнего течения реки, Lake — озеро). Время, к которому относятся данные, задается кнопками группы Seson (Spring 1 — ранняя весна, Spring 2 — поздняя весна, Summer 1 — начало лета, Summer 2 — конец лета, Autumn — осень). Нажатию клавиши Food соответствует появление на экране той же картинки, что и в предыдущем случае, но в прямоугольниках будут помещаться величины кормовой базы для каждой трофической группы. Клавиша Spawning делает видимой схему расположения биотопов реки, в прямоугольниках которой размещается количество нерестующих в данном биотопе рыб того вида, кнопка которого нажата в списке латинских названий видов рыб, составляющих сообщество.

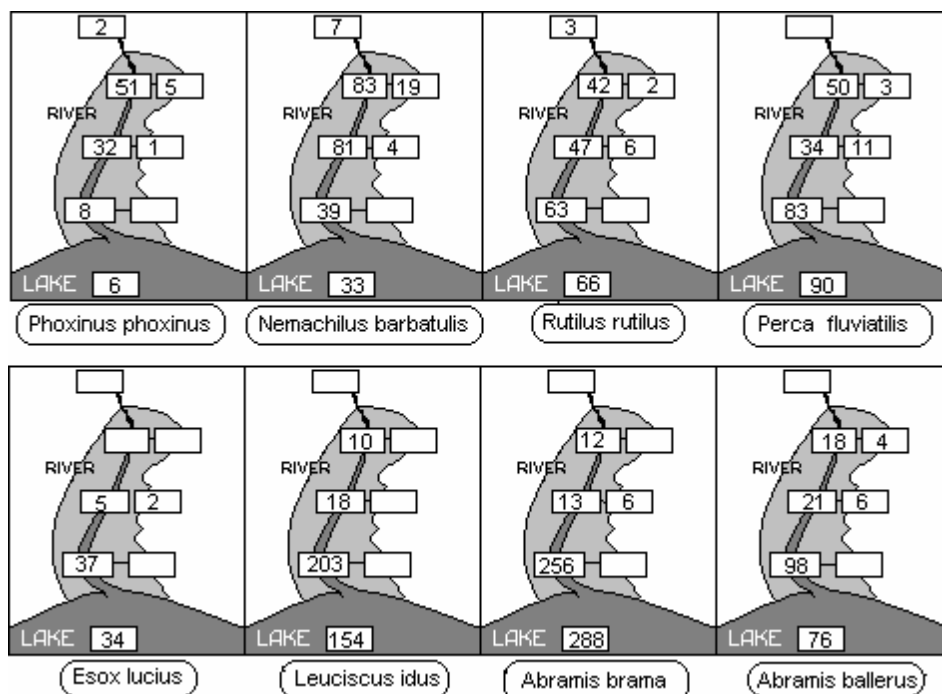


Рис. 2.3.1.6. Распределение числа рыб по биотопам в начале лета

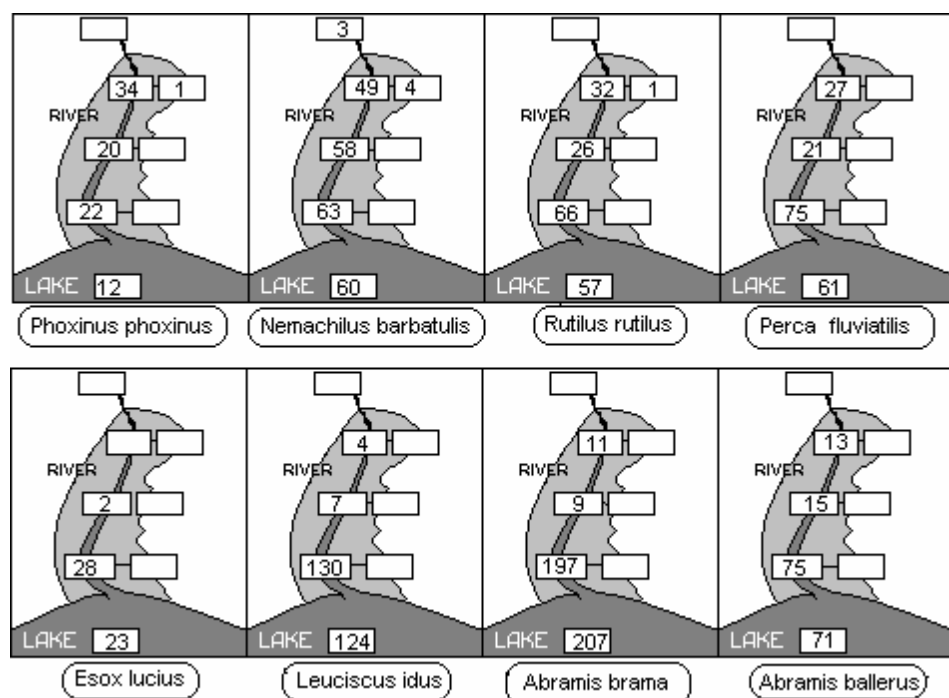


Рис. 2.3.1.7. Распределение числа рыб по биотопам осенью

Клавиша Ses/Spat/Age/Distribution позволяет просмотреть пространственное распределение всех видов рыб за все сезоны. На рис. 2.3.1.6. и 2.3.1.7. представлено такое распределение для начала лета и осени.

Таблица 2.3.1.9.

Распределение численности рыб по сезонам, биотопам и видовому составу
(Ph — голяк, Ne — голец, Ru — плотва, Pe — окунь, Le — язь, A.br — лещ, A.bal — синец)

БИОТОПЫ	РАННЯЯ ВЕСНА	ПОЗДНЯЯ ВЕСНА	НАЧАЛО ЛЕТА	КОНЕЦ ЛЕТА	ОСЕНЬ
1. Ручьевая часть реки	Ph — 36	Ph — 11	Ph — 2	Ph — 0	Ph — 0
	Ne — 14	Ne — 6	Ne — 1	Ne — 0	Ne — 0
	Ru — 9	Ru — 8	Ru — 1	Ru — 0	Ru — 0
	Pe — 5	Pe — 4	Pe — 3	Pe — 1	Pe — 0
	Es — 0	Es — 0	Es — 0	Es — 0	Es — 0
	Le — 0	Le — 0	Le — 0	Le — 0	Le — 0
	A.br — 0	A.br — 0	A.br — 0	A.br — 0	A.br — 0
2. Верхнее течение реки	A.bal — 0	A.bal — 0	A.bal — 0	A.bal — 0	A.bal — 0
	Ph — 68	Ph — 53	Ph — 53	Ph — 37	Ph — 30
	Ne — 54	Ne — 35	Ne — 35	Ne — 31	Ne — 28
	Ru — 27	Ru — 16	Ru — 33	Ru — 26	Ru — 17
	Pe — 37	Pe — 21	Pe — 23	Pe — 24	Pe — 20
	Es — 2	Es — 1	Es — 1	Es — 0	Es — 0
	Le — 0	Le — 0	Le — 1	Le — 1	Le — 1
3. Заливная часть поймы в верхнем течении реки	A.br — 0	A.br — 0	A.br — 1	A.br — 1	A.br — 1
	A.bal — 1	A.bal — 1	A.bal — 8	A.bal — 5	A.bal — 9
	Ph — 28	Ph — 21	Ph — 5	Ph — 1	Ph — 0
	Ne — 41	Ne — 27	Ne — 7	Ne — 1	Ne — 0
	Ru — 19	Ru — 11	Ru — 4	Ru — 2	Ru — 0
	Pe — 22	Pe — 12	Pe — 6	Pe — 1	Pe — 0
	Es — 0	Es — 12	Es — 0	Es — 0	Es — 0
4. Среднее течение реки	Le — 0	Le — 0	Le — 0	Le — 0	Le — 0
	A.br — 1	A.br — 1	A.br — 0	A.br — 0	A.br — 0
	A.bal — 0	A.bal — 0	A.bal — 0	A.bal — 0	A.bal — 0
	Ph — 13	Ph — 29	Ph — 28	Ph — 32	Ph — 22
	Ne — 12	Ne — 27	Ne — 28	Ne — 22	Ne — 17
	Ru — 48	Ru — 45	Ru — 29	Ru — 28	Ru — 23
	Pe — 24	Pe — 22	Pe — 14	Pe — 14	Pe — 16

	Es — 12 Le — 5 A.br — 7 A.bal — 35	Es — 6 Le — 2 A.br — 4 A.bal — 21	Es — 3 Le — 1 A.br — 4 A.bal — 13	Es — 2 Le — 2 A.br — 2 A.bal — 12	Es — 1 Le — 0 A.br — 0 A.bal — 3
5. Заливная часть поймы в среднем течении реки	Ph — 3 Ne — 4 Ru — 34 Pe — 10 Es — 4 Le — 4 A.br — 6 A.bal — 23	Ph — 5 Ne — 8 Ru — 18 Pe — 9 Es — 2 Le — 2 A.br — 3 A.bal — 12	Ph — 0 Ne — 2 Ru — 8 Pe — 6 Es — 2 Le — 1 A.br — 0 A.bal — 4	Ph — 0 Ne — 1 Ru — 2 Pe — 1 Es — 1 Le — 0 A.br — 0 A.bal — 2	Ph — 0 Ne — 0 Ru — 0 Pe — 0 Es — 0 Le — 0 A.br — 0 A.bal — 0
6. Нижнее течение реки	Ph — 14 Ne — 18 Ru — 85 Pe — 50 Es — 17 Le — 15 A.br — 29 A.bal — 114	Ph — 17 Ne — 13 Ru — 86 Pe — 50 Es — 12 Le — 21 A.br — 37 A.bal — 122	Ph — 18 Ne — 29 Ru — 76 Pe — 38 Es — 10 Le — 9 A.br — 20 A.bal — 115	Ph — 17 Ne — 23 Ru — 62 Pe — 34 Es — 11 Le — 8 A.br — 15 A.bal — 102	Ph — 27 Ne — 23 Ru — 68 Pe — 25 Es — 11 Le — 12 A.br — 14 A.bal — 77
7. Заливная часть поймы в нижнем течении реки	Ph — 0 Ne — 0 Ru — 27 Pe — 13 Es — 0 Le — 0 A.br — 5 A.bal — 34	Ph — 0 Ne — 0 Ru — 4 Pe — 1 Es — 0 Le — 0 A.br — 2 A.bal — 7	Ph — 0 Ne — 0 Ru — 0 Pe — 1 Es — 0 Le — 0 A.br — 1 A.bal — 2	Ph — 0 Ne — 0 Ru — 0 Pe — 0 Es — 0 Le — 0 A.br — 0 A.bal — 1	Ph — 0 Ne — 0 Ru — 0 Pe — 0 Es — 0 Le — 0 A.br — 0 A.bal — 0
8. Озеро	Ph — 8 Ne — 29 Ru — 48 Pe — 44 Es — 12 Le — 18 A.br — 18 A.bal — 108	Ph — 7 Ne — 24 Ru — 63 Pe — 46 Es — 10 Le — 14 A.br — 19 A.bal — 110	Ph — 13 Ne — 16 Ru — 64 Pe — 43 Es — 11 Le — 20 A.br — 17 A.bal — 96	Ph — 18 Ne — 22 Ru — 66 Pe — 38 Es — 12 Le — 15 A.br — 18 A.bal — 89	Ph — 16 Ne — 19 Ru — 53 Pe — 33 Es — 8 Le — 7 A.br — 14 A.bal — 92

Таблица 2.3.1.10.

Суммарные численности популяций при функционировании модели в течение 30 лет при постоянных параметрах (обозначения видов рыб как в таблице 2.3.1.9.) при 15 реализациях модели при постоянных параметрах и внешних условиях

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Ph	154	171	133	118	142	149	140	97	103	83	104	136	169	128	149
Ne	119	70	151	90	113	78	116	95	56	84	7	89	105	165	93
Ru	73	124	75	127	118	71	165	64	160	91	43	111	186	0	108
Pe	1	124	82	166	141	1	28	109	141	65	88	41	97	32	68
Es	40	89	58	73	52	41	72	54	45	60	107	76	55	49	74
Lu	212	245	225	243	218	178	274	108	255	297	252	182	210	238	242
A.b	590	639	661	644	657	622	620	671	624	668	630	572	624	697	616
A.bal	90	130	119	102	136	137	95	130	115	145	122	94	99	136	115

В таблице 2.3.1.11. представлены результаты серии компьютерных экспериментов с моделью сообщества рыб малой реки. Так сокращение продукции бентоса приводит не только к существенному сокращению численности бентофагов (леща, язя и плотвы), но и к росту численности планктофага — синца (что менее очевидно), а также к росту численности хищников (что априори предсказать трудно, но это одно из признанных свойств сложных систем — вести себя совсем не так, как подсказывает «здравый смысл»). Сокращение продукции зоопланктона приводит к гибели популяции синца и сокращению численности всех других популяций сообщества, за исключением фитофагов. Сокращение продукции фитопланктона при сохранении на прежнем уровне продукции зоопланктона и бентоса сказывается, в основном только на сокращении численности гольяна — чистого фитофага при росте численности гольца.

Уменьшение скорости дрефта ведет к повышению численности всех членов сообщества кроме леща. Усиление скорости дрефта действует в обратном направлении, причем пагубно для популяции плотвы. Превращение реки в цепочку изолированных водоемов (вариант 7) приводит к сокращению численности всех видов рыб в сообществе кроме гольяна и гольца, которые в отсутствии пресса хищников быстро размножаются. Материалы этих компьютерных экспериментов вовсе не призваны установить закономерности динамики речных рыбных сообществ (для этого и экспериментов мало, и фактический материал слишком абстрактен). Они должны показать, насколько трудно предсказать реакцию сложной системы даже на простые внешние воздействия, а ведь в природе все внешние факторы меняются одновременно — вот в таких ситуациях трудно переоценить значимость модельного подхода.

Таблица 2.3.1.11.

Структура сообщества рыб малой реки при различных вариантах внешних воздействий
(обозначения видов рыб как в таблице 2.3.1.9.)

	Ph	Ne	Ru	Pe	Es	Lu	A.b	A.bal
1. Основной вариант	79	33	48	81	29	166	636	111
2. Сокращение продукции бентоса	114	152	34	179	43	88	224	240
3. Сокращение продукции зоопланктона	213	85	99	28	25	76	416	0
4. Сокращение продукции фитопланктона	38	207	23	84	60	209	605	122
5. Уменьшение скорости дрефта	106	74	319	295	33	269	428	126
6. Усиление дрефта	72	191	1	0	20	251	859	47
7. Полная изоляция биотопов	2047	111	13	2	0	209	590	138
8. Снижение активности хищников	143	117	234	184	72	348	638	187

Продемонстрированными в настоящей главе моделями далеко не исчерпываются возможности применения метода индивидуального моделирования в экологии. Если в качестве свойства особи добавить еще генотип, то мы перейдем в увлекательную область популяционной генетики с возможностью моделирования таких важных в экологическом отношении процессов как адаптация и видообразование. Если в качестве свойства особи добавить еще ее пространственные координаты, а в качестве методов сформулировать процессы перемещения особи и получения сенсорной информации об окружающей среде, то мы переходим в область не менее привлекательных моделей индивидуального и коллективного поведения животных.

2.3.2. Модель сообщества оленей, кабанов и волков

В настоящем разделе рассматривается модель сообщества оленей (*Cervus elaphus*), кабанов (*Sus scrofa*) и волков (*Canis lupus*), обитающих в регионе Бещад на юго-востоке Польши. Этот регион является частью Карпат и включает в себя территорию Национального парка Бещады и прилегающие к нему районы (рис. 2.3.2.1.). Задача построения модели заключалась в установлении оптимальных режимов отстрела оленей, кабанов и волков, при которых сохранилась бы структура и численность животных в сообществе (Menshutkin, Perzanowski, 2004). Особенно остро стоит вопрос о воздействии на популяцию волков, которая в силу своей малочисленности легко может исчезнуть, подобно тому, как исчезли многие популяции волков в Европе и Северной Америке (Johnson, Aamodt, 1985).

Учитывая относительную малочисленность животных в сообществе, а так же достаточно сложное поведение особей в зависимости от места и времени, в данной модели принят, как и в предыдущем разделе, объектно-ориентированный подход к построению модели. Рассматриваются три типа объектов: особь оленя (RD), особь кабана (WB) и особь волка (W). Каждая особь оленя или кабана характеризуется в данный момент времени полом, возрастом, состоянием и координатами. Состояние особи оценивается по пятибалльной шкале, причем низший балл соответствует крайней степени истощения особи, а верхний — полному удовлетворению пищевых потребностей. Особь волка, кроме того, характеризуется принадлежностью к стае и социальным положением внутри стаи. Выделяются волки типа «альфа-самец», «альфа-самка», «бета-самец», а также молодые волки, не достигшие половой зрелости и щенки, не достигшие годовалого возраста. Отдельную группу составляют одинокие волки.

Вся территория, которая включает в себя Бещадский национальный парк, а также гмины (районы) Супросаны, Лютовиска, Чарна, Чиста, Балигруд, Каманча (восточная часть) и Солина (южная часть), разделена на 127 квадратов размером 3 на 3 км. Полагается, что животные могут взаимодействовать друг с другом только в пределах одного такого квадрата. Каждый квадрат характеризуется обилием растительного корма (отдельно для оленей и кабанов). Это обилие зависит от высоты места и времени года.

Блок-схема моделирующего алгоритма приведена на рис. 2.3.2.2. Временной шаг модели принят равным одной недели. Начальное состояние принято по данным учета 1997 года (45 волков, 1715 оленей и 142 кабана). Исходное положение животных по территории полагалось случайным с равномерным распределением по квадратам. Это, конечно, не соответствовало действительному положению дел, но надежные данные отсутствовали. Предварительное исследование модели показало, что начальное распределение животных по территории существенно влияет только на первые 3—4 недели функционирования модели, а в дальнейшем олени и кабаны формировали скопления, перемещение которых не зависело от начального распределения и диктовалось только кормовыми условиями.

В начале недельного цикла формируются кормовые условия для каждого квадрата (оператор 7), которые зависят от координат квадрата, времени года и потребителя корма ($Food(x,y,t,s)$). Это связано с тем, что олени и кабаны имеют различную кормовую базу, которая определяется местными условиями, а в зимнее время еще и высотой снежного покрова, который определяет доступность корма для кабанов.

В течение одного временного шага особь оленя имеет возможность перемещения в соседний квадрат. Это движение особи складывается из двух составляющих. Первая составляющая имитирует случайные блуждания и генерируется от датчика случайных чисел. Вторая составляющая — детерминированная и определяется градиентом кормовых условий, причем особь движется в сторону увеличения количества пищи.

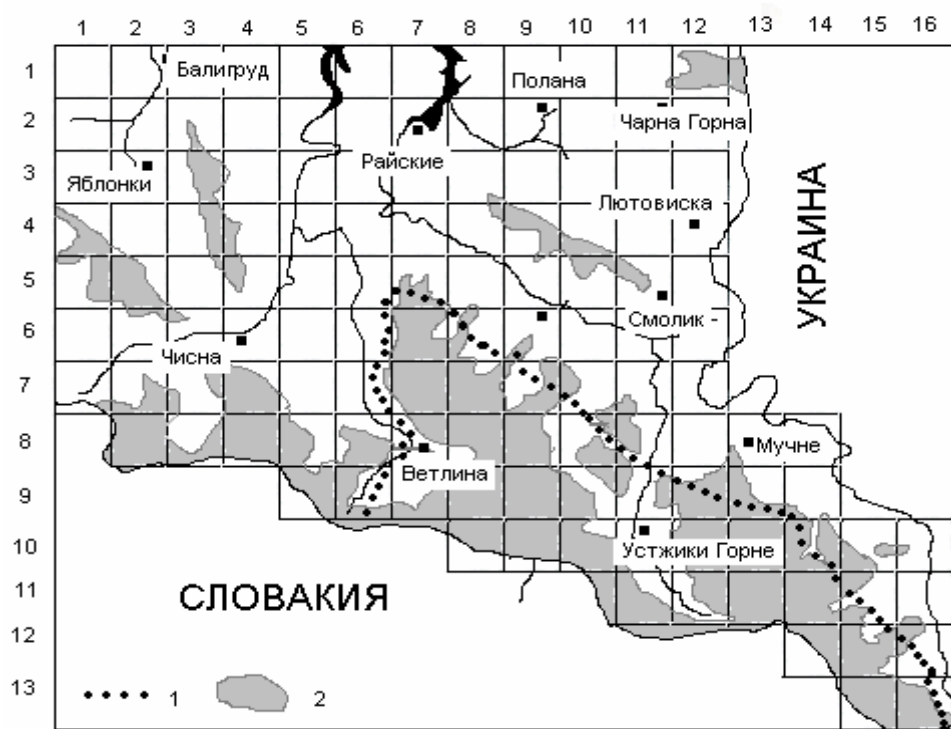


Рис. 2.3.2.1. Схема региона Бещад (юго-восточная Польша) с сеткой 3 x 3 км:

1 — граница Национального парка, 2 — местность, расположенная выше 8 м над уровнем моря

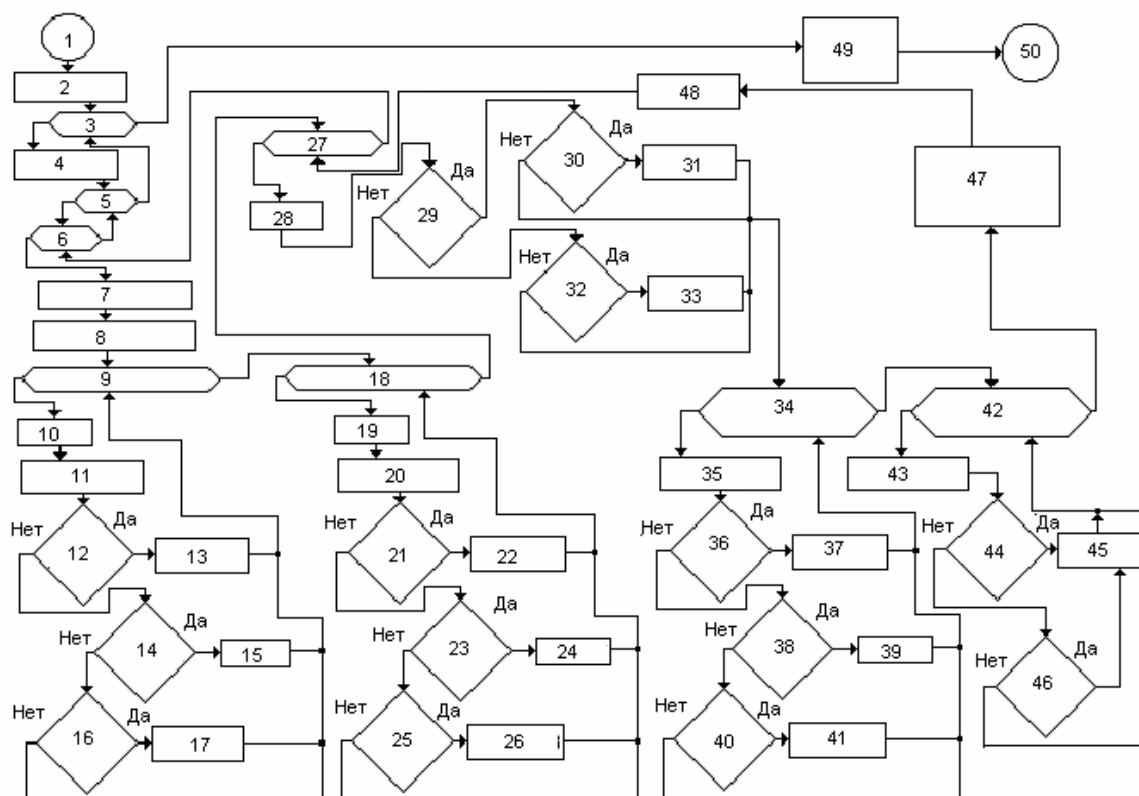


Рис. 2.3.2.2. Блок-схема модели сообщества крупных млекопитающих в Бешадах:

1 — начало; 2 — ввод параметров; 3 — перебор по вариантам; 4 — ввод начального состояния; 5 — цикл по годам; 6 — цикл по неделям; 7 — формирование распределения пищевых объектов для оленей и кабанов; 8 — отображение распределения всех животных на карте; 9 — перебор по множеству оленей; 10 — перемещение особи оленя; 11 — питание особи оленя; 12 — происходит ли событие естественной гибели данной особи оленя?; 13 — исключение данной особи оленя из списка; 14 — является ли данная особь самкой и может ли произойти рождение олененка?; 15 — включение в список новой особи оленя с начальными параметрами; 16 — происходит ли событие отстрела данной особи?; 17 — исключение данной особи оленя из списка; 18 — перебор по множеству кабанов; 19 — перемещение особи кабана; 20 — питание особи кабана; 21 — происходит ли событие естественной гибели данной особи кабана?; 22 — исключение данной особи кабана из списка; 23 — является ли данная особь самкой и может ли произойти рождение кабана?; 24 — включение в список новой особи кабана с начальными параметрами (оператор повторяется столько раз, сколько особей в помете); 25 — происходит ли событие отстрела данной особи?; 26 — исключение данной особи кабана из списка; 27 — перебор по множеству волчьих стай; 28 — перемещение волчьей стаи; 29 — встретила ли стая жертву и была ли эта жертва оленем?; 30 — была ли атака стаи на оленя успешной?; 31 — исключение съеденного оленя из списка и питание стаи; 32 — была ли атака стаи на кабана успешной?; 33 — исключение съеденного кабана из списка и питание стаи; 34 — перебор по особям волков в данной стае; 35 — установление степени упитанности данного волка; 36 — происходит ли естественная смерть данного волка?; 37 — исключение данного волка из списка; 38 — является ли данная особь бета-самкой в стае и может ли родить она волченка?; 39 — включение волченка в список стаи; 40 — происходит ли отстрел данного волка?; 41 — исключение волка из списка стаи; 42 — перебор по множеству одиноких волков; 43 — оценка упитанности одинокого волка; 44 — происходит ли естественная смерть одинокого волка?; 45 — исключение одинокого волка из списка; 46 — происходит ли отстрел одинокого волка?; 47 — корректировка социальной структуры данной стаи, замена погибшего альфа волка молодым волком стаи или одиноким волком; 48 — формирование новой стаи, если есть для этого условия; 49 — статистическая обработка результатов моделирования; 50 — конец

Для каждого квадрата вычислялся трофэкологический коэффициент:

$$TEC = \frac{Food(x, y)}{nRDS(x, y)}, \quad (2.3.2.1)$$

где $Food(x, y)$ — кормовая база оленей в квадрате с координатами x, y , square with coordinates x and y , $nRDS(x, y)$ — число оленей в этом квадрате.

Таблица 2.3.2.1.

Коэффициенты естественной смертности кабана

	НАЗВАНИЕ ЛЕСНИЧЕСТВА								Среднее значение
	Балигруд	Бжеги Долне	Цисна	Команча	Лютовиска	Риманов	Супростаны	Ветлина	
1982	0.41	0.27	0.47	0.60	0.38	0.51	0.58	0.58	0.58
1983	0.60	0.58	0.75	0.49	0.09	0.32	0.78	0.71	0.64
1984	0.63	0.18	0.54	0.49	0.57	0.67	0.74	0.57	0.63
1985	0.42	0.49	0.28	0.0	0.61	0.0	0.41	0.41	0.41
1986	0.45	0.18	0.60	0.55	0.58	0.0	0.44	0.61	0.53
1987	0.52	0.0	0.33	0.18	0.31	0.32	0.32	0.61	0.40
1988	0.45	0.17	0.65	0.58	0.36	0.31	0.49	0.0	0.39
1989	0.46	0.46	0.01	0.18	0.46	0.25	0.49	0.46	0.46
1990	0.37	0.46	0.31	0.31	0.53	0.32	0.36	0.23	0.38
1991	0.63	0.39	0.35	0.35	0.45	0.25	0.50	0.01	0.47
1992	0.54	0.07	0.72	0.72	0.56	0.33	0.46	0.62	0.52
1993	0.0	0.70	0.58	0.56	0.48	0.62	0.77	0.39	0.64
1994	0.80	0.45	0.22	0.62	0.59	0.59	0.59	0.43	0.58
1995	0.51	0.34	0.51	0.0	0.38	0.09	0.25	0.41	0.41
1996	0.25	0.25	0.57	0.0	0.44	0.13	0.49	0.45	0.41

Изменение состояния каждого оленя зависит от трофэкологического коэффициента в том квадрате, в котором этот олень находится. При низких значениях состояние особи оленя считается хорошим, а высокие значения соответствуют плохому состоянию животных. Естественная смертность оленей полагается зависящей от их возраста, пола и состояния. Для только что родившихся и очень старых особей смертность при прочих равных условиях повышается.

Размножение оленей происходит только раз в году, причем половозрелая самка может принести только одного олененка, пол которого определяется при помощи обращения к датчику псевдослучайных чисел в предположении о равно вероятности появления самцов и самок.

Моделирование жизненного цикла кабанов происходит принципиально так же, как и оленей, но с учетом того, что кормовая база у оленей и кабанов отличается. Кроме того, плодовитость кабанов составляет от 2 до 8 молодых особей.

Наиболее сложная часть модели — это имитация состава, поведения и перемещения волчьих стай. Согласно исследованиям сотрудников национального парка (Smetana, Wajda, 1997), установлены территориальные границы каждой стаи и принято, что перемещение стаи в этих границах происходит случайным образом со скоростью около 3 км в неделю.

Предполагается, что волчья стая может охотиться только на тех оленей и кабанов, которые находятся в одном квадрате с ней. Вероятность встречи считается пропорциональной плотности жертв. Вероятность того, что атака стаи на оленя или кабана будет успешной, полагается различной для оленей и кабанов. В случае успешной атаки устанавливается, что состояние всех членов стаи поднимается до максимального уровня. В случае неудачной охоты состояние всех членов стаи снижается. Предполагается, что кроме оленей и кабанов волки могут использовать и другие кормовые объекты, но с меньшей трофической эффективностью.

В размножении волков участвует только одна самка стаи со статусом альфа. В год самка может принести от 3 до 8 щенков.

Функция естественной смертности для волков строится по тем же принципам, что для оленей и кабанов. В случае естественной смерти или гибели в результате отстрела альфа-самки или альфа-самца в стае происходит структурная перестройка этой стаи. Вакантное место занимают особи ранга бета. Если этого не происходит, то волчья стая заканчивает свое существование, а ее члены становятся «одинокими волками».

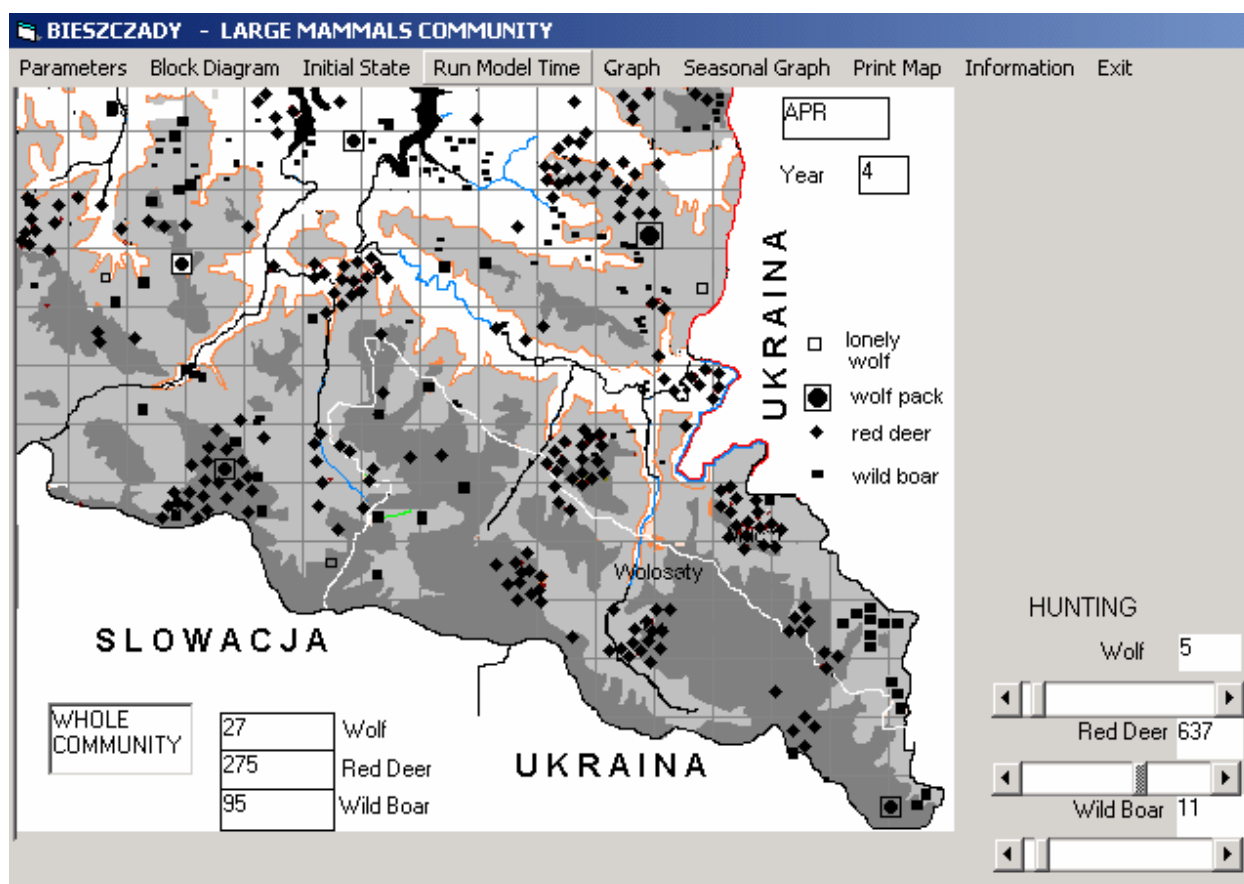


Рис. 2.3.2.3. Интерфейс программы, реализующей модель сообщество оленей, волков и кабанов в Бещадах (Польша)

В случае распада волчьей стаи, занимаемая ею территория становится свободной и при наличии «одиноких волков» подходящего пола и возраста может образоваться новая волчья стая.

Результирующие переменные модели — суммарное число волков (nW), оленей (nRD) и кабанов (nWB) — представляют собой случайные функции времени. Поскольку сама модель является стохастической, то для ее исследования требуется не одна, а целый ансамбль реализаций. Для суждения о свойствах модели этот ансамбль должен быть подвергнут статистической обработке.

Поскольку в рассматриваемой модели присутствует достаточно много неопределенных параметров (например, успешность атаки волчьей стаи на оленя или кабана), то перед исследованием модели ее было необходимо подвергнуть калибровке. Для этого использовались достаточно надежные данные учетов от 1987 по 1997 год. Критерием калибрации, который минимизировался при уточнении параметров, служило выражение:

$$C = \sum_{t=1987}^{1997} \left(\frac{(nW_{\text{mod}}(t) - \overline{nW_{\text{nat}}})^2}{\overline{nW_{\text{nat}}}} + \frac{(nRD_{\text{mod}}(t) - \overline{nRD_{\text{nat}}})^2}{\overline{nRD_{\text{nat}}}} + \frac{(nWB_{\text{mod}}(t) - \overline{nWB_{\text{nat}}})^2}{\overline{nWB_{\text{nat}}}} \right), \quad (2.3.2.2.)$$

где $nW_{\text{mod}}(t)$, $nRD_{\text{mod}}(t)$ и $nWB_{\text{mod}}(t)$ — численности волков, оленей и кабанов по модельным данным, $\overline{nW_{\text{nat}}}$, $\overline{nRD_{\text{nat}}}$ и $\overline{nWB_{\text{nat}}}$ — численности волков, оленей и кабанов по данным учетов. $\overline{nW_{\text{nat}}}$, $\overline{nRD_{\text{nat}}}$ и $\overline{nWB_{\text{nat}}}$ — средние численности по данным учетов.

Основной задачей построения рассматриваемой модели было установление квот отстрелов волков, оленей и кабанов в Бещадах. В таблице 2.3.2.4. приведены результаты различных вариантов таких отстрелов в течение 10 лет. Для каждого сценария проводилось осреднение численности по 10 реализациям.

Таблица 2.3.2.2.

Параметры модели сообщества оленей, волков и кабанов

	ВОЛК	ОЛЕНЬ	КАБАН
Естественная смертность (1/неделя)	0.028	0.067	0.011
Минимальная плодовитость	3	1	5
Максимальная плодовитость	8	1	10
Предельный возраст	10	15	15
Возраст половой зрелости	3	2	2
Время рождения молоди	Апрель	Май	Март
Вероятность успешной атаки со стороны волчьей стаи	—	0.10	0.08
Вероятность успешной атаки со стороны одинокого волка	—	0.05	0.04

Таблица.2.3.2.3.

Сравнение данных модели и результатов учетов численности оленей, волков и кабанов

	ЧИСЛЕННОСТЬ		ОТСТРЕЛ
	Данные учета 1997 года	Результаты исследования модели	Данные 1997 года и принятые в модели
ВОЛК	45	29±12	5
ОЛЕНЬ	1715	1724±62	690
КАБАН	145	166±162	66

Таблица.2.3.2.4.

Различные сценарии отстрела волков, оленей и кабанов

Сценарий	Отстрел			ЧИСЛЕННОСТЬ		
	Волков	Оленей	Кабанов	Волков	Оленей	Кабанов
Базовый	5	690	66	29±12	1724±62	166±162
1	0	690	66	63±23	1661±57	271±109
2	10	690	66	0	3923±179	494±55
3	5	8	66	26±23	716±59	373±218
4	5	10	66	18±15	39±2	54±120
5	5	0	66	28±9	4739±221	108±102
6	5	690	0	37±30	2892±78	687±13
7	0	0	0	79±10	4852±141	682±11
8	10	0	0	0	5294±11	697±19

Сценарий 1 предусматривает полное прекращение отстрела волков. При этом существенно возрастает численность кабанов, а численность оленей незначительно снижается.

Сценарий 2 направлен на полное уничтожение популяции волков путем увеличения квоты их отстрела. Это ведет к резкому увеличению численности оленей и кабанов.

Увеличение норм отстрела оленей (сценарии 3 и 4) ведет к существенному сокращению численности этих животных, а при сценарии 4 сокращается также численность волков из-за ограничения кормовой базы.

Прекращение отстрела оленей (сценарий 5) стимулирует увеличения их численности, при этом численность популяции кабанов становится неустойчивой и испытывает сильные колебания во времени, а популяция волков остается в исходном состоянии.

Прекращение отстрела кабанов (сценарий 6) ведет к увеличению численности всех популяций сообщества.

Полный запрет на отстрел всех животных (сценарий 7) приводит к аналогичному результату. Если будет поставлена задача всемерного увеличения численности популяции оленя, то для этого следует уничтожить волков и умеренно отстреливать оленей для того, чтобы избежать резких колебаний численности этой популяции.

2.3.3. Моделирование сукцессионного процесса в лесном сообществе

Как называемые ГЕП — модели сукцессии лесных сообществ нашли широкое применение в деле изучения растительных сообществ и достаточно хорошо описаны в специальных монографиях (Shugart, 1984; Botkin, 1993; Brzeziecki, 1999). В настоящем разделе описывается модификация стандартной версии этой модели (JABOWA и FORET) под названием FORKOME приспособленная к условиям карпатских лесов. Эта версия подробно описана в книге Kozak I., Menszutkin V., Klekowski R.Z. (2002) на польском языке с приложением текста программы, который послужил основой настоящего раздела. Существует хороший обзор по сукцессии лесных сообществ на русском языке (Логофет, 1999) с обширными литературными ссылками.

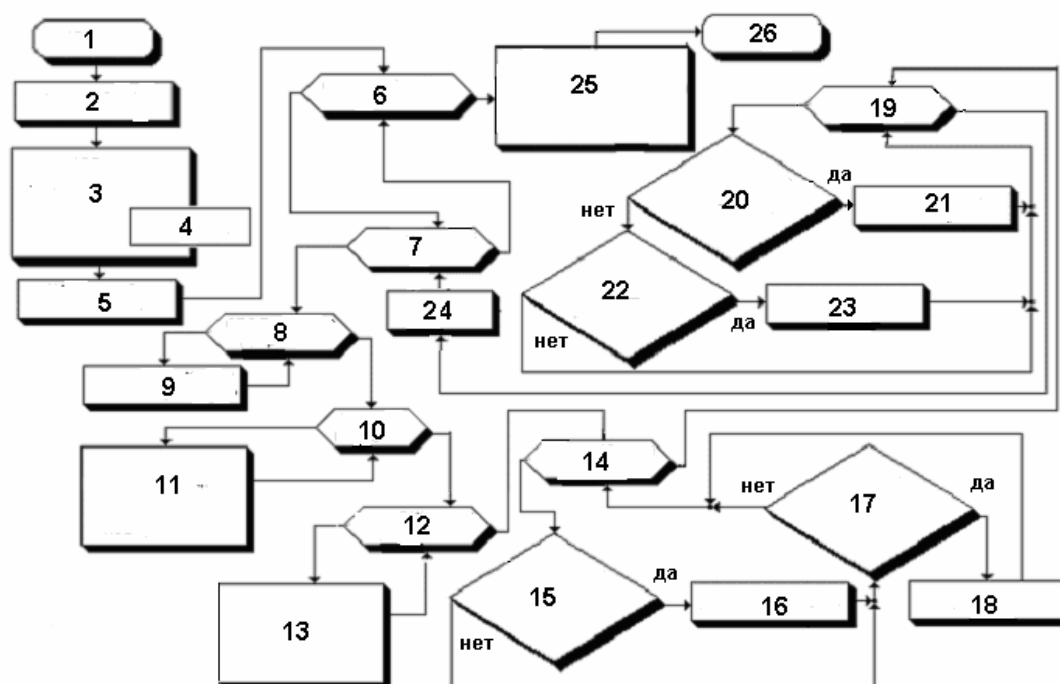


Рис. 2.3.3.1. Блок-схема программы FORKOME:

1 — начало, 2 — ввод параметров модели, 3 — установление режима температуры, осадков, воздействия животных, 4 — сценарий лесопользования, 5 — ввод начального состояния, 6 — цикл по вариантам исследования модели, 7 — цикл по годам, 8 — цикл по отдельным деревьям, 9 — определение листовой поверхности, 10 — цикл по высоте дерева, 11 — вертикальное распределение листовой поверхности, 12 — цикл по деревьям, 13 — определение прироста дерева, как функции его размеров, вида, световых и температурных условий, обилия биогенов и воды, 14 — цикл по деревьям, 15 — меньше ли вероятность естественной гибели дерева числа RND?, 16 — гибель дерева, 17 — меньше ли вероятность вырубki дерева числа RND?, 18 — гибель дерева, 19 — цикл по деревьям, 20 — меньше ли вероятность размножения семенами числа RND?, 21 — появление нового дерева, 22 — меньше ли вероятность вегетативного размножения числа RND?, 23 — появление нового дерева, 24 — водный баланс, 25 — статистическая обработка результатов применения метода Монте-Карло, 26 — конец.

Модель построена по принципу индивидуального моделирования, т.е. представляет собой совокупность особей — деревьев, каждое из которых прорастает из семени или размножается вегетативно и гибнет в результате естественных причин или в результате воздействия человека (рубки).

Состояние каждого дерева определяется его высотой и диаметром, связь между которыми специфична для каждого вида. Процесс роста дерева определяется соотношением:

$$\delta(D^2 H) = rLa \left(1 - \frac{DH}{D \max H \max} \right), \quad (2.3.3.1.)$$

где:

r — параметр роста специфичный для каждого вида;

La — листовой индекс(m^2/m^2);
 D — диаметр дерева на высоте 137 см;
 H — высота дерева (см);
 $D_{\max}$ — максимальный диаметр для данного вида (см);
 $H_{\max}$ — максимальная высота для данного вида (см);
 $\delta(D^2 H)$ — прирост биомассы дерева.

Высота дерева связана с его диаметром соотношением

$$H = 130 + b_2 D - b_3 D^2, \quad (2.3.3.2.)$$

где b_2, b_3 — параметры, специфичные для каждого вида.

Для предельных значений высоты и диаметра справедливо соотношение ($dH/dD = 0$ при $H = H_{\max}$ и $D = D_{\max}$) (Botkin и др., 1972):

$$b_2 = 2 \left(\frac{H_{\max} - 130}{D_{\max}} \right) \quad (2.3.3.3.)$$

$$b_3 = \left(\frac{H_{\max} - 130}{D_{\max}^2} \right) \quad (2.3.3.4.)$$

Численные значения коэффициентов для некоторых видов деревьев приведены в таблицах 2.3.3.1. (Brzezicki, 1999).

Скорость роста деревьев полагается зависящей от световых условий, температуры, обилия биогенов и воды. Ослабление солнечной радиации из-за поглощения ее листьями деревьев, определяется как:

$$Q(h) = Q_{\max} E^{-0.25 LA(h)} \quad (2.3.3.5.)$$

где:

$LA(h)$ — поверхность листьев(m^2/m^2), как функция высоты дерева;

$Q_{\max}$ — солнечная радиация на уровне верхушек крон деревьев;

$Q(h)$ — солнечная радиация, как функция высоты дерева.

Таблица 2.3.3.1.

Максимальные высоты и диаметры для некоторых видов деревьев, а также коэффициенты в формуле (2.3.3.2.)

Вид	$H_{\max}(m)$	$D_{\max}(cm)$	b_2	b_3
<i>Abies alba</i> Miller (пихта)	60	150	78.3	0.261
<i>Acer pseudoplatanus</i> L. (клен)	40	150	51.6	0.172
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench(ольха)	25	50	77.4	0.387
<i>Betula pendula</i> Roth (береза)	35	1	67.4	0.337
<i>Carpinus betulus</i> L.(граб)	35	1	67.4	0.337
<i>Castanea sativa</i> Miller(каштан)	35	250	27.0	0.054
<i>Fagus silvatica</i> L. (бук)	45	150	58.3	0.194
<i>Fraxinus excelsior</i> L(ясень)	40	150	51.6	0.179
<i>Larix decidua</i> Miller(лиственница)	50	150	64.9	0.216
<i>Picea abies</i> (L.) Karsten(ель)	55	150	71.6	0.239
<i>Pinus silvestris</i> L.(сосна)	45	150	58.3	0.194
<i>Populus tremula</i> L. (осина)	40	1	77.4	0.387
<i>Quercus robur</i> L(дуб)	45	250	35.0	0.070
<i>Tilia cordata</i> Miller(липа)	45	250	35.0	0.070

Для светолюбивых видов деревьев принят следующий коэффициент влияния световых условий на скорость роста:

$$r = 1 - e^{-1.136[Q(h)-0.08]} \quad (2.3.3.6.)$$

а для тенелюбивых:

$$r = 1 - e^{-4.64[Q(h)-0.05]} \quad (2.3.3.7.)$$

Коэффициент влияния термических условий на скорость роста определяется как:

$$T = \frac{4(DGD - DGD_{\min})(DGD_{\max} - DGD)}{(DGD_{\max} - DGD_{\min})^2}, \quad (2.3.3.8.)$$

где:

DGD — сумма градусодней для данного места (выше 5°C);

$DGD_{\min}$ — минимальная сумма градусодней для данного вида;

$DGD_{\max}$ — максимальная сумма градусодней для данного вида.

Коэффициент влияния обилия биогенов на скорость роста определяется как:

$$GMF = a + b[RNA] + c[RNA]^2, \quad (2.3.3.9.)$$

где a, b, c — эмпирические коэффициенты, RNA — обеспеченность биогенами.

В модели вводится понятие максимальной биомассы для каждого вида деревьев ($B_{\max}$), по мере приближения к которой, рост дерева замедляется:

$$RNA = 1 - \frac{B}{B_{\max}} \quad (2.3.3.10.)$$

и

$$B = 0,1193 \sum_{i=1} D_i^{2.393} \quad (2.3.3.11.)$$

где B — текущая биомасса дерева.

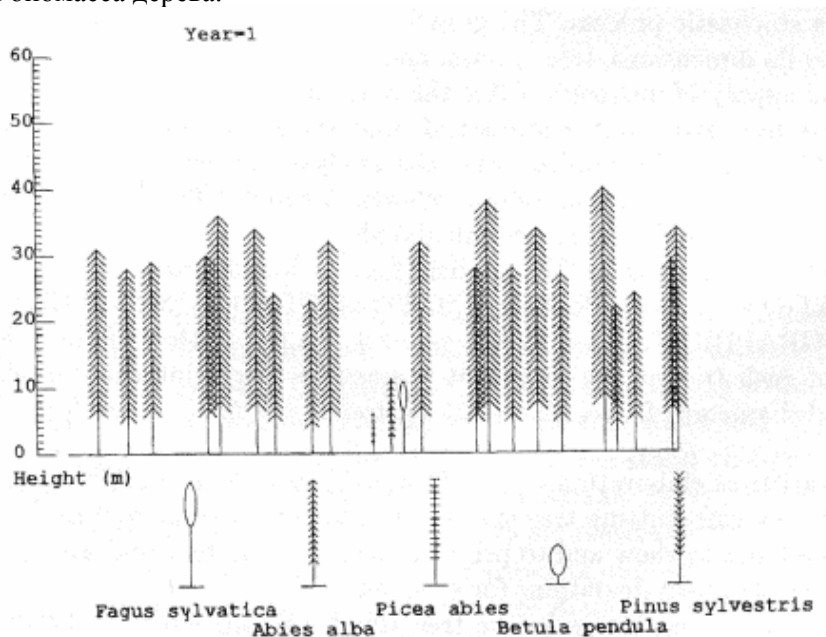


Рис. 2.3.3.2. Начальное состояние модели — результат натурных измерений в Бещадах (пихтовый лес)

Процесс гибели дерева имитируется как случайное событие с вероятностью P_n .

Если рост дерева медленный ($D^{t+1} - D^t < 0,1 \text{ cm}$), то $P_n = 0,368$, в противном случае:

$$P_n = 1 - \left(1 - \frac{4,605}{AGE_{\max}} \right)^n \quad (2.3.3.12.)$$

Блок-схема программы приведена на рис. 2.3.3.1. Блок «ПАРАМЕТРЫ» соответствует процессу корректировки параметров каждого участвующего в модельном эксперименте вида деревьев. Блок «СЦЕНАРИЙ» осуществляет имитацию изменений климатических условий, воздействий человека и животных на растительное сообщество.

Блок «НАЧАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ» устанавливает начальное состояние системы, которое обычно соответствовало реальным измерениям на площадке в выбранном районе леса (рис. 2.3.3.2.).

Поскольку данная модель вероятностная, то для оценки ее поведения требовалось прохождение не одного, а нескольких вариантов, при одних и тех же начальных условиях и сценарии внешних воздействия («ВАРИАНТ»).

Временной шаг модели составлял один год («следующий год»), причем, внутри каждого года осуществлялись три перебора по всем деревьям сообщества («следующее дерево»). Во время первого перебора вычислялась площадь листьев и ее распределение по высоте. Это необходимо для определения уровня освещенности на всех уровнях.

Во время второго перебора определялись приросты для каждого дерева, исходя из световых и термических условий, а так же с учетом наличного количества биогенов и воды в почве.

Во время третьего перебора осуществляется имитация естественной смертности деревьев и их вырубка. Как уже отмечалось выше — процесс естественной смертности полагается случайным и разыгрывается с помощью обращения к датчику псевдослучайных чисел.

В программе предусмотрено размножение деревьев двумя способами — семенами и вегетативным образом. Особенности этих процессов специфичны для каждого вида дерева.

Основу блока водного баланса составляет уравнение водного баланса:

$$W(t+1) = W(t) + \text{Prec}(t) - \text{Trans}(t) - \text{Evapor}(t), \quad (2.3.3.13.)$$

где $W(t)$ — содержание воды в почве в момент времени t , $\text{Prec}(t)$ — атмосферные осадки, $\text{Trans}(t)$ — транспирация древесной растительности, $\text{Evapor}(t)$ — испарение воды с поверхности почвы. Транспирация полагается зависящей от биомассы и видового состава фитоценоза.

Время, в течение которого происходит транспирация, существенно зависит от интенсивности солнечного сияния. Поскольку для исследуемого района мы не располагаем подробными актинометрическими данными и наблюдениями над состоянием облачности, то воспользуемся эмпирической зависимостью А.А.Молчанова (1973), связывающей относительное время транспирации с количеством выпадающих осадков (Prec). Эта зависимость имеет вид обратной пропорциональности, поскольку в дождливые дни транспирация резко сокращается.

$$\text{Transp} = \frac{\sum_{i=1}^{\text{imax}} \text{KT}(i) * B(i)}{B_{\text{SUM}}} (A1 - B1 * \text{Prec}), \quad (2.3.3.14.)$$

где $\text{KT}(i)$ — удельный коэффициент транспирации i -ого вида деревьев, $B(i)$ — биомасса i -ого вида деревьев, B_{SUM} — суммарная биомасса растительного сообщества, $A1$ и $B1$ — эмпирические коэффициенты.

Испарение с поверхности почвы существенно зависит от температурных условий, определяемых в данном случае суммарным числом градусо-дней (DEGDAY). Кроме этого учитывается, что наличие растительности уменьшает испарение.

$$\text{Evapor} = A2 \times \text{DEGDAY} \times (B2 - C2 \times B_{\text{SUM}}), \quad (2.3.3.15.)$$

где $A2$, $B2$ и $C2$ — эмпирические коэффициенты по данным Молчанова (1973).

Влияние содержания воды в почве на рост дерева учитывается при помощи поправочного коэффициента WIF (Brzezieski, 1999), который в данном случае имеет вид:

$$\begin{aligned} WIF &= 0, \text{ если } W < W1(i) \\ WIF &= (W - W1(i)) / (W2(i) - W1(i)), \text{ если } W1(i) < W < W2(i) \\ WIF &= 1, \text{ если } W2(i) < W < W3(i) \\ WIF &= (W4(i) - W) / (W4(i) - W3(i)), \text{ если } W3(i) < W < W4(i) \\ WIF &= 0, \text{ если } W < W4(i) \end{aligned} \quad (2.3.3.16.)$$

где $W1(i)$ — содержание воды в почве, при котором дерево вида i прекращает свой рост от недостатка воды, $W2(i)$ — нижняя граница оптимального для данного вида содержания воды в почве, $W3(i)$ — верхняя граница оптимального для данного вида содержания воды в почве, $W4(i)$ — содержание воды в почве, при котором дерево вида i прекращает свой рост от избытка воды.

Интерфейс программы, реализующую рассматриваемую модель, приведен на рис. 2.3.3.3.

Практическое применение созданной программы описано в работах (Menshutkin, Kozak 1997; Kozak, Menshutkin 1997; Kozak, Menshutkin 2000). В качестве примера приведем результаты прогнозирования изменения биомасс древостоя на месте вырубленного елового леса в Польских Бещадах (рис. 2.3.3.4.) и восстановление букового леса на месте елового в Западной Украине (рис. 2.3.3.5.).

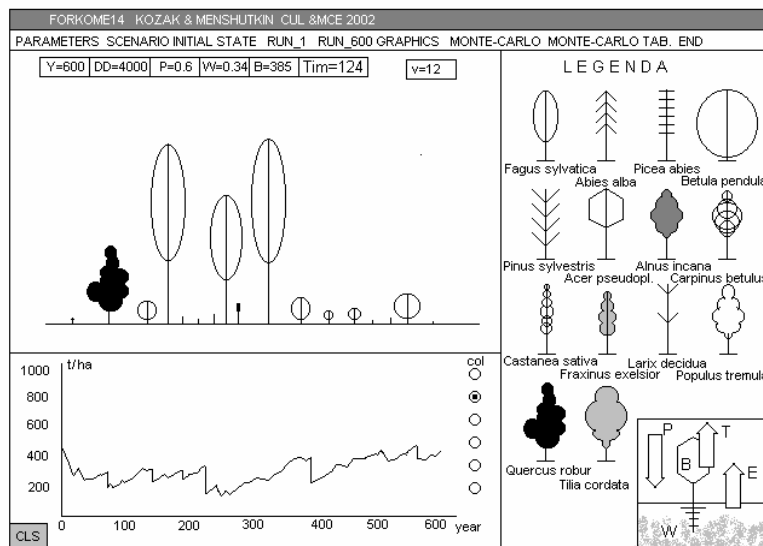


Рис. 2.3.3.3. Интерфейс программы модели динамики лесного сообщества (FORKOME)

Верхнее окно — анимационная картина состояния древесного сообщества. Нижнее окно — динамика фитомассы в течение 6 лет. В правом нижнем углу — составляющие водного баланса лесного сообщества

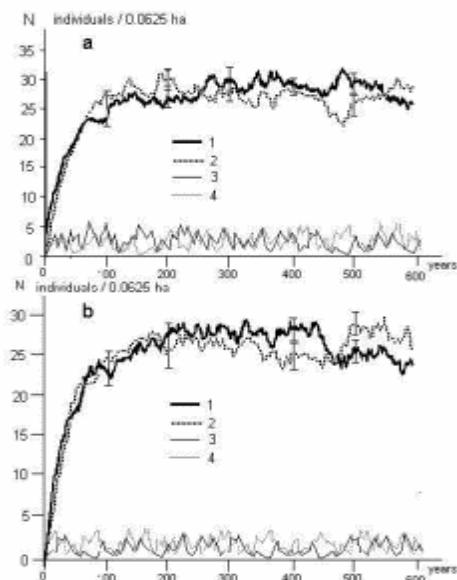


Рис. 2.3.3.4. Прогнозирование изменения биомасс древостоя на месте вырубленного елового леса в Польских Бещадах:

1 — *Fagus sylvatica*, 2 — *Abies alba*, 3 — *Picea abies*

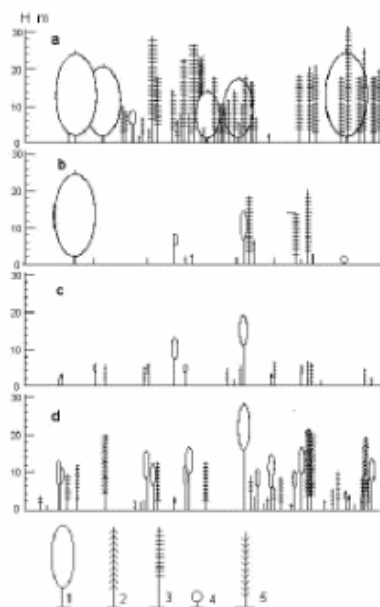


Рис. 2.3.3.5. Восстановление букового леса на месте елового:

А — в первом, b — десятом, c — двадцатом, d — сороковом году модельного эксперимента. 1 — *Fagus sylvatica*, 2 — *Abies alba*, 3 — *Picea abies*, 4 — *Betula pendula*, 5 — *Pinus sylvestris*

Поскольку численности и биомассы видовых составляющих фитоценоза являются случайными функциями времени, то для представления результатов моделирования целесообразно применить математический аппарат авто- и кросскорреляции. В общем виде корреляционная функция для двух случайных величин $X_1(t)$ и $X_2(t)$ определяется как:

$$C(X_1, X_2, \tau) = \frac{\sum_{t=0}^{t_{\max}-\tau} (X_1(t) - \bar{X}_1) * (X_2(t - \tau) - \bar{X}_2)}{\sqrt{\left(\sum_{t=0}^{t_{\max}} (X_1(t) - \bar{X}_1)^2 \right) * \left(\sum_{t=0}^{t_{\max}} (X_2(t) - \bar{X}_2)^2 \right)}} * \frac{t_{\max}}{t_{\max} - \tau}, \quad (2.3.3.17.)$$

где $\bar{X}_1 = \frac{\sum_{t=0}^{t_{\max}} X_1(t)}{t_{\max}}$, $t_{\max}$ — временной интервал исследования случайной функции.

Если X_1 и X_2 одна и та же случайная функция, то мы имеем дело с автокорреляционной функцией (serial correlation function), если X_1 и X_2 — разные функции, то это кросскорреляционная функция (cross correlation function), которая при $\tau = 0$ вырождается в обыкновенный коэффициент корреляции.

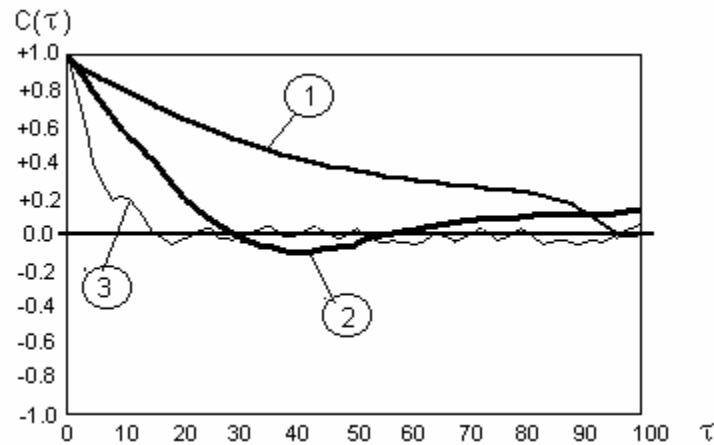


Рис. 2.3.3.6. Автокорреляционная функция биомассы *Pinus sylvestris* (1), *Betula pendula* (2) и *Picea albies* (3)

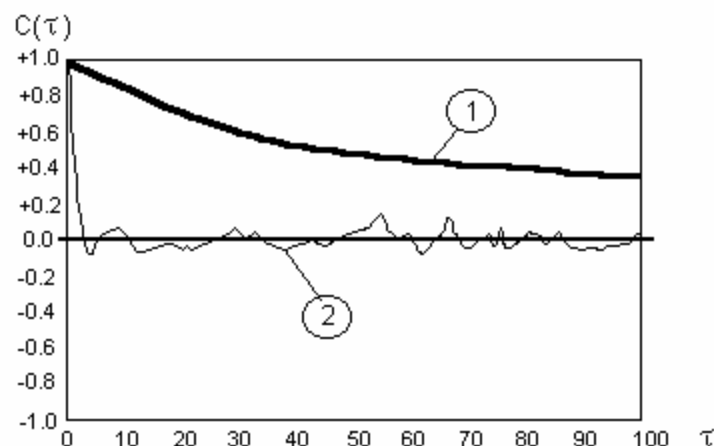


Рис. 2.3.3.7. Автокорреляционная функция биомассы *Quercus roburnpi* оптимальных температурных условиях (DegreeDays=20) (1) и на границе температурного минимума (DegreeDays=5) (2)

Разложение функции биомассы от времени в ряд Фурье для выявления периодичности сукцессионного процесса:

$$B(t) = \frac{a_0}{2} + a_1 \cos \omega t + a_1 \cos 2\omega t + \dots + a_{1n} \cos n\omega t + b_1 \cos \omega t + b_2 \sin 2\omega t + \dots + b_n \sin n\omega t$$

$$\text{где } a_0 = \frac{\sum_{t=0}^{2n-1} B(t)}{n}, a_m = \frac{1}{n} \sum_{t=0}^{2n-1} B(t) \cos\left(\frac{\pi m t}{n}\right), b_m = \frac{1}{n} \sum_{t=0}^{2n-1} B(t) \sin\left(\frac{\pi m t}{n}\right) \quad (2.2.3.18.)$$

$$B(t) = \frac{a_0}{2} + \sum_{m=1}^{m_{\max}} a_m \cos \frac{2\pi t}{T} + \sum_{m=1}^{m_{\max}} b_m \sin \frac{2\pi t}{T}, \omega = \frac{2\pi}{T}$$

примем $m_{\max}=24$ — разложение по 24 гармоникам.

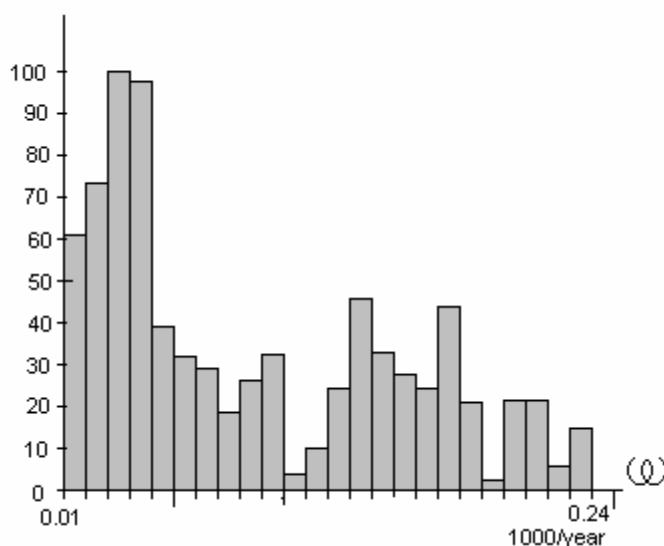


Рис. 2.3.3.8. Спектральная функция суммарной биомассы лесного сообщества *Fagus+Pinus+Betula+Abies+Picea*

Основой для исследования модели служило вычисление коэффициентов чувствительности или влияния (Jorgensen, 1994), которые представляют собой отношения относительного изменения исследуемой характеристики системы (x) к относительному изменению внешнего воздействия на систему или ее параметра (a).

$$K(x, a) = \frac{(\bar{x} - x)/\bar{x}}{(\bar{a} - a)/\bar{a}} \quad (2.3.3.19.)$$

Исходные значения, как самой характеристики ($\bar{x}$) так и возмущающего параметра ($\bar{a}$) определяются для равновесного состояния системы полученного при работе модели в течение 10 лет из одного и того же начального состояния с последующим осреднением по 50 реализациям. Аналогичным образом находилось возмущенное состояние системы (x) при заданном новом значении параметра a .

Например, мы хотим узнать, как влияет изменение максимальной продолжительности жизни бука на суммарную биомассу всего растительного сообщества. Для базового варианта модели максимальная продолжительность жизни бука ($\bar{a}$) принята равной 3 лет. Биомасса сообщества ($\bar{x}$) составляет в этом случае 332.9 т/га. Увеличим максимальную продолжительность жизни бука до 4 лет и проведем исследование модели по принятой методике (50 реализаций по 10 лет с последующим осреднением). Биомасса сообщества (x) увеличивается до 335.5 т/га. В этом случае коэффициент чувствительности суммарной биомассы растительного сообщества к максимальной продолжительности жизни бука вычисляется как:

$$K(B_{\square}, Amax_{Fa}) = ((335.5 - 332.9)/332.9) / ((4 - 3) / 3) = 0.024.$$

Полученный результат можно трактовать так: увеличение максимальной продолжительности жизни бука на 1 % в данных условиях ведет к увеличению биомассы всего сообщества на 0.024 %. В таблице 2.3.3.2. приведены коэффициенты чувствительности для всех членов сообщества.

Из данных таблицы 2.3.3.2., например, следует, что наибольшее влияние увеличение продолжительности жизни данного вида деревьев сказывается на биомассе того же вида. При этом коэффициенты чувствительности варьируют от $K(B_{Fa}, Amax_{Fa}) = 11,2$ для бука до $K(B_Q, Amax_Q) = 0.41$ для дуба. Влияние на биомассу всего сообщества слабее, но всегда положительно, максимальное значение коэффициента чувствительности общей биомассы отмечается для доминантного вида исследуемого сообщества — дуба ($K(B_{\square}, Amax_Q) = 0.17$).

Таблица 2.3.3.2.

Коэффициенты чувствительности биомасс отдельных видов сообщества

(Fa — *Fagus sylvatica*, Ab — *Abies alba*, Be — *Betula pendula*, Pin — *Pinus sylvestris*, Ac — *Acer pseudoplatanus*, Al — *Alnus incana*, Car — *Carpinus betulus*, Fr — *Fraxinus excelsior*, Pop — *Populus tremula*, Q — *Quercus robur*, Ti — *Tilia cordata*) и суммарной биомассы ($B_{\square}$) к изменению максимальной продолжительности жизни дерева каждого вида ($Amax$)

Amax	Fa	Ab	Be	Pin	As	Al	Car	Fr	Pop	Q	Ti
BFa	11.2	0.15	1.14	0.0	0.27	0.59	-0.29	0.76	0.75	0.12	-0.16
B _{Ab}	1.53	3.56	-0.01	1.13	2.03	-0.10	2.38	0.06	1.21	-0.28	0.67
B _{Be}	0.14	0.07	1.77	-0.02	-0.18	-0.10	0.12	0.	-0.06	-0.59	0.13
B _{Pin}	-0.30	-0.04	0.19	0.88	-0.10	-0.31	0.26	0.55	-0.01	-0.61	-0.51
B _{As}	-0.17	-0.08	-0.07	-0.01	1.65	-0.08	0.25	-0.34	-0.42	-0.76	-0.79
B _{Al.}	-0.58	-0.53	0.29	0.15	-0.21	3.09	-0.19	-0.81	-0.61	-0.88	-0.83
B _{Car}	-0.07	0.05	-0.08	0.30	-0.09	-0.13	1.69	-0.18	-0.43	-0.63	-0.31
B _{Fr}	-0.13	-0.33	-0.68	0.70	-0.16	-0.51	-0.59	7.0	0.05	0.0	-0.04
B _{Pop}	0.36	0.19	0.73	0.19	0.50	0.0	0.28	-0.33	10.03	0.41	1.36
B _Q	0.01	0.12	0.01	-0.02	-0.15	0.17	-0.06	-0.04	-0.07	0.41	0.06
B _{Ti}	1.31	0.28	0.90	-0.02	0.39	0.22	-0.30	1.33	0.55	-0.15	3.45
B _□	0.02	0.10	0.04	0.04	0.10	0.07	0.01	0.04	0.02	0.17	0.06

Наибольшие отрицательные значения коэффициентов чувствительности (т.е. те случаи, когда увеличение продолжительности жизни одного вида ведет к сокращению биомассы другого вида деревьев) отмечается в случае воздействия на *Alnus incana* доминантов и субдоминантов сообщества ($K(B_{Al}, Amax_Q) = -0.88$, $K(B_{Al}, Amax_{Ti}) = -0.83$).

Таблица 2.3.3.3.

Коэффициенты чувствительности биомасс отдельных видов сообщества и суммарной биомассы ($B_{\square}$) к изменению коэффициента роста дерева каждого вида (G)

Обозначения видов как в таблице 2.3.3.2.

G	Fa	Ab	Be	Pin	As	Al.	Car	Fr	Pop	Q	Ti
BFa	8.7	1.60	2.60	0.37	0.89	2.49	1.53	1.39	0.77	0.14	0.27
B _{Ab}	0.87	24.26	2.48	-0.83	-0.46	0.60	0.11	-0.57	0.50	0.53	4.52
B _{Be}	1.45	1.65	7.20	0.60	-0.07	0.47	0.65	0.53	1.92	0.34	-0.16
B _{Pin}	0.78	2.19	6.11	6.44	-0.10	-0.09	0.69	-0.32	2.28	1.19	-0.33
B _{As}	0.22	0.31	-0.47	-0.05	1.24	-0.10	-0.51	0.08	0.06	-0.60	-0.31
B _{Al.}	0.73	0.13	1.40	1.33	-0.11	15.57	-0.13	0.08	1.15	0.59	-0.19
B _{Car}	0.22	0.09	0.73	0.02	0.11	0.27	2.22	0.17	1.41	0.60	0.33
B _{Fr}	0.89	0.73	2.60	0.15	0.03	0.37	1.34	3.62	1.73	0.95	0.10
B _{Pop}	0.31	0.29	1.44	0.10	0.12	0.47	0.26	-0.02	1.89	1.14	-0.02
B _Q	-0.36	-0.51	-0.97	-0.26	-0.36	-0.07	-0.20	-0.19	-0.51	-0.13	-0.09
B _{Ti}	0.01	0.60	-1.19	-0.04	-0.37	-0.23	0.01	-0.58	0.13	-0.93	6.93
B _□	-0.13	-0.17	-0.43	-0.06	-0.04	-0.01	-0.09	-0.02	-0.25	-0.15	0.13

Теперь перейдем к исследованию влияния коэффициента роста отдельных видов деревьев (G) на биомассу всего сообщества и составляющих его видовых популяций (таблица 2.3.3.3.). Как и для максимальной продолжительности жизни, увеличение коэффициента роста данного вида дерева ведет к росту биомассы его популяции (например, $K(BAb, GAb) = 24, 26$), исключение составляет лишь доминантный вид сообщества — дуб, для которого коэффициент чувствительности отрицателен ($K(BQ, GQ) = -0.13$). Объясняется это тем, что дуб как доминирующий в сообществе вид способен в условиях отсутствия вырубki достигать предельного возраста, а ускорение его темпа роста приводит к тому, что в сообществе долгое время существуют особи больших размеров, которые создают неблагоприятные световые и трофические условия для других членов фитоценоза.

На биомассу всего сообщества наибольшее, причем отрицательное, влияние оказывает увеличение темпа роста березы ($K(B\Box, GBe) = -0.43$). Это связано с тем, что в этом случае береза переходит из малочисленных видов в виды-субдоминанты, вытесняя дуб и липу, т.е. виды характерные своей высокой биомассой.

Поскольку механизмы влияния на динамику сообщества коэффициента роста (G) и максимальной продолжительности жизни (Amax) каждого вида существенно различны, поне удивительно, что коэффициенты чувствительности для одной и той же пары видов могут иметь разный знак (например, $K(BAs, AmaxCar) = 0.25$, $K(BAs, GCar) = -0.51$)

Хотя в исследуемой модели растительного сообщества еще много других параметров, но мы ограничимся только двумя рассмотренными выше и перейдем к рассмотрению чувствительности модели к изменению внешних условий.

Таблица 2.3.3.4.

Коэффициенты корреляции между биомассами (правый верхний угол таблицы) и численностями (левый нижний угол таблицы) отдельных видов сообщества

Обозначения видов как в таблице 2.3.3.2

	Fa	Ab	Pic	Be	Pin	Ac	Al	Car	Cas	Fr	Lar	Pop	Q	Ti
Fa	1.0	0.81	-0.05	0.23	-0.23	-0.29	-0.07	-0.25	0.02	-0.13	0.01	-0.19	-0.54	-0.26
Ab	0.59	1.0	-0.01	0.09	-0.13	-0.24	-0.03	-0.18	-0.05	-0.09	0.01	-0.15	-0.43	-0.24
Pic	-0.03	-0.03	1.0	-0.03	0.10	-0.05	-0.07	0.09	-0.02	-0.05	-0.04	0.48	-0.03	-0.01
Be	0.01	0.14	-0.08	1.0	0.01	-0.07	0.21	-0.05	0.17	0.08	0.14	-0.19	-0.24	-0.15
Pin	-0.32	-0.04	0.02	0.11	1.0	-0.12	-0.07	0.43	-0.02	-0.09	-0.20	-0.03	-0.03	0.06
Ac	-0.05	-0.31	0.04	0.04	0.05	1.0	0.14	-0.31	-0.08	0.22	-0.06	0.43	0.39	-0.36
Al	-0.18	-0.20	-0.09	0.12	0.14	0.13	1.0	0.07	-0.05	-0.2	0.04	-0.16	0.14	-0.07
Car	-0.33	-0.26	0.03	0.12	0.44	0.39	0.01	1.0	0.01	-0.24	-0.17	-0.16	0.04	0.07
Cas	-0.07	-0.16	-0.04	-0.01	-0.08	0.03	0.03	-0.03	1.0	0.02	-0.02	-0.05	0.01	0.09
Fr	0.21	0.21	-0.16	-0.02	-0.36	0.06	-0.01	-0.39	-0.02	1.0	0.31	0.39	-0.01	-0.34
Lar	0.34	0.13	-0.07	0.08	-0.18	-0.12	-0.14	-0.30	-0.06	0.14	1.0	-0.12	-0.30	-0.19
Pop	-0.29	-0.22	-0.65	-0.06	0.11	0.01	0.23	0.01	0.02	0.03	-0.12	1.0	0.04	-0.24
Q	-0.64	-0.40	0.02	0.07	0.60	0.08	0.22	0.23	0.11	-0.35	-0.27	0.17	1.0	-0.04
Ti	-0.21	-0.27	0.01	-0.01	0.43	0.01	0.21	0.35	0.07	-0.38	0.05	0.29	0.38	1.0

Для исследования корреляционных связей между популяциями сообщества была использована та же модель, но с 14 видами (добавлены *Picea alba*, *Castanea sativa*, *Larix decidua*). В этом случае доминантным видом становится *Castanea sativa*, что характерно для теплых и влажных климатических условий.

Коэффициент корреляции между двумя видами, входящими в фитоценоз, вычислялся по формуле (Pianka, 1975):

$$R(i, j) = \frac{\sum_{t=1}^{t_{\max}} p(i, t) * p(j, t)}{\sqrt{\sum_{t=0}^{t_{\max}} p(i, t)^2} * \sqrt{\sum_{t=0}^{t_{\max}} p(j, t)^2}} \quad (2.3.3.20.)$$

где $p(i, t)$ — доля биомассы или численности i -ого вида в сообществе в момент времени t , $t_{\max}$ — число лет исследования модели (в данном случае $t_{\max} = 10$).

Данные таблицы 2.3.3.4. свидетельствуют о том, что коэффициенты корреляции между двумя видами, вычисленные на основе биомасс и численностей могут существенно отличаться друг от друга. Например, $RB(As, Car) = -0.31$ и $RN(As, Car) = 0.39$, что связано с существенными различиями в возрастной структуре сравниваемых популяций и периодичностью появления этих малочисленных для исследуемого сообщества видов. Для многочисленных видов с постоянно высокой биомассой коэффициенты корреляции, вычисленные по биомассе и численности, имеют более близкие значения, например $RB(Q, Al) = 0.14$ и $RN(Q, Al) = 0.23$.

ГЛАВА 2.4

МОДЕЛИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Модели экологических систем основаны на использовании балансовых соотношений и во всех случаях представлены системами конечно-разностных уравнений. В большинстве случаев баланс составляется по одному биогенному элементу (азоту или фосфору). Исключение составляет модель экосистемы Ладожского озера, в первом варианте которой учитывались и азот, и фосфор одновременно.

Помимо моделей экосистем, основанных на балансовых соотношениях, в настоящей главе описаны модели, использующие математический аппарат конечный автоматов и нечеткой логики (оз. Дальнее, оз. Байкал). Подобные модели применялись в тех случаях, когда информационные связи, не выраженные в потоках вещества и энергии, играют существенную роль в динамике экосистемы. Другим поводом к созданию моделей экосистем с применением шкалированных или лингвистических переменных является недостаточная изученность объекта моделирования. Естественно, что такие модели не могут заменить моделей, основанных на балансовых соотношениях, но очень полезны для качественной оценки поведения экосистем при изменяющихся внешних воздействиях.

2.4.1. Модели озерных экосистем

2.4.1.1. Обобщенная точечная модель озерной экосистемы

Экологическая система озера является классическим объектом экологических и модельных исследований. Существенным импульсом интенсификации этих работ было выполнение Международной Биологической программы (IBP) в 1960-х годах. Для многих озер мира в это время были сделаны попытки сведения энергетических и материальных балансов, которые легли в основу построения моделей экосистем этих озер. Для выяснения сущности таких моделей целесообразно начать с абстрактного примера точечной экосистемы озера (Меншуткин, 1970; Klekowski, Menshutkin, 2002).

Блок-схема модели представлена на рис. 2.4.1.1.1. Модель является точечной, т.е. в ней игнорируются вертикальные и горизонтальные неоднородности в распределении компонент экосистемы. В природе такое бывает только в случае хорошо перемешиваемых водоемов небольших размеров без ярко выраженной литоральной зоны. В качестве живых элементов экосистемы выбраны: фитопланктон (продуцент), зоопланктон и рыбы (консументы) и бактериопланктон (редуцент). В качестве неживых элементов в модели фигурируют — мертвое органическое вещество (детрит) и неорганический фосфор (биоген) растворенный в воде. Таким образом, в предлагаемой модели рассматривается только пелагическая часть экологической системы и полностью игнорируется роль бентоса и взаимодействие между донными отложениями и водной массой водоема. Состояние экосистемы в данный момент времени определяется биомассами фитопланктона (BPhyto), зоопланктона (BZoo), рыб (BFish), бактериопланктона (BBact) и массой мертвого органического вещества (Detritus), выраженных в граммах углерода на квадратный метр поверхности озера, а для биогена (Phosphorus) в граммах фосфора на квадратный метр. Временной шаг модели принят равным 15 суткам, так что годовой цикл разбивается на 24 временных интервала. Основу модели составляют балансовые соотношения:

$$\begin{aligned}
 & \text{BPhyto} = \text{BPhyto} + \text{PPhyto} - \text{CPhytoZoo} - \text{Mphyto} & (2.4.1.1.1.) \\
 & \text{BZoo} = \text{BZoo} + \text{U} \times (\text{CPhytoZoo} + \text{CBactZoo}) - \text{CZooFish} - \\
 & - \text{MZoo} - \text{RZoo} \\
 & \text{BFish} = \text{BFish} + \text{U} \times \text{CZooFish} - \text{MFhis} - \text{Yeld} - \text{RFish} \\
 & \text{BBact} = \text{BBact} + \text{PBact} - \text{CBactZoo} - \text{RBact} \\
 & \text{Detritus} = \text{Detritus} - \text{PBact} + \\
 & + (1 - \text{U}) \times (\text{CPhytoZoo} + \text{CBactZoo} + \text{CZooFish}) \\
 & + \text{MPhyto} + \text{MZoo} + \text{MFish} + \text{MBact} - \text{Sed} \\
 & \text{Phosphorus} = \text{Phosphorus} - \text{kCP} \times \text{PPhyt} + \\
 & + \text{kCP} \times (\text{RZoo} + \text{RFish} + \text{RBact}) + \text{Pload}
 \end{aligned}$$

где: **BPhyto** — биомасса фитопланктона,
BZoo — биомасса зоопланктона,

BFish — биомасса рыб,
BBact — биомасса бактерий,
Detritus — масса детрита или мертвого органического вещества взвешенного в воде,
Phosphorus — содержание в воде растворенного неорганического фосфора,
PPhyto — продукция фитопланктона за временной шаг,
PBact — продукция бактерий,
CPhytoZoo — поедание зоопланктоном фитопланктона за временной шаг,
CBactZoo — поедание зоопланктоном бактерий за временной шаг,
CZooFish — поедание рыбами зоопланктона за временной шаг,
MPhyto — гибель фитопланктона в результате естественной смертности,
MZoo — гибель зоопланктона в результате естественной смертности,
MFish — гибель рыб в результате естественной смертности,
MBact — гибель бактерий в результате естественной смертности,
RPhyto — траты на обмен фитопланктона,
RZoo — траты на обмен зоопланктона,
RFish — траты на обмен рыб,
RBact — траты на обмен бактерий,
U — коэффициент усвоения пищи,
kCP — соотношение углерода и фосфора в органическом веществе,
Sed — седиментация, переход детрита в донные отложения,
Pload — фосфорная нагрузка — количество минерального фосфора, поступающего в водоем в расчете на квадратный метр поверхности за временной шаг,
Yeld — вылов рыбы.

Та часть моделирующего алгоритма, которая предшествует балансовому соотношению, приведенному выше, посвящена вычислению отдельных членов, входящих в это соотношение.

Продукция фитопланктона вычисляется как:

$$\begin{aligned}
 PPhyt = & \min(\alpha \times L(t) \times (Phosphorus / H) / \\
 & (\beta + (Phosphorus / H)) \times \\
 & (\min(H, H_{photo}) / H) \times Phosphorus \times kCP
 \end{aligned} \quad (2.4.1.1.2.)$$

где: **L(t)** — фотосинтетически активная часть солнечной радиации в момент **t**,
alpha и **beta** — коэффициенты,
H — глубина водоема,
Hphoto — максимальная глубина, на которой еще происходит процесс фотосинтеза.

В отличие от модели продукции фитопланктона, рассмотренной в разделе 2.2.6, при определении первичной продукции угнетение фотосинтеза при высоких освещенностях в данном случае не учитывается. Зависимость интенсивности фотосинтеза от концентрации минерального фосфора определяется членом, который имеет форму зависимости Михаелиса-Ментен. При высоких концентрациях фосфора этот член стремится к единице, а при низких к нулю. Величина первичной продукции лимитируется наличием запасов биогена в слое фотосинтеза. Иными словами при прочих благоприятных условиях за один временной шаг фитопланктон может использовать только тот фосфор, который находится выше глубины **Hphoto**.

Траты на обмен для живых элементов экологической системы определяются как:

$$RZoo = kRZoo \times kTemResp(Tem(t)) \times BZoo \quad (2.4.1.1.3.)$$

$$RFish = kRFish \times kTemResp(Tem(t)) \times BFish$$

$$RBact = kRBact \times kTemResp(Tem(t)) \times BBact$$

где: **kRZoo**, **BFish**, **BBact** — коэффициенты специфичные для каждого элемента,
kTemResp(Tem(t)) — температурная поправка, вычисляемая (исключительно ради отличия от формулы, примененной в разделе 4.2.) по формуле Аррениуса:

$$kTemResp(Tem(t)) = \exp(kArrenius \times (Tem(t) - 20) / (273 + Tem(t))) \quad (2.4.1.1.4)$$

где: коэффициент **kArrenius** = 20.5

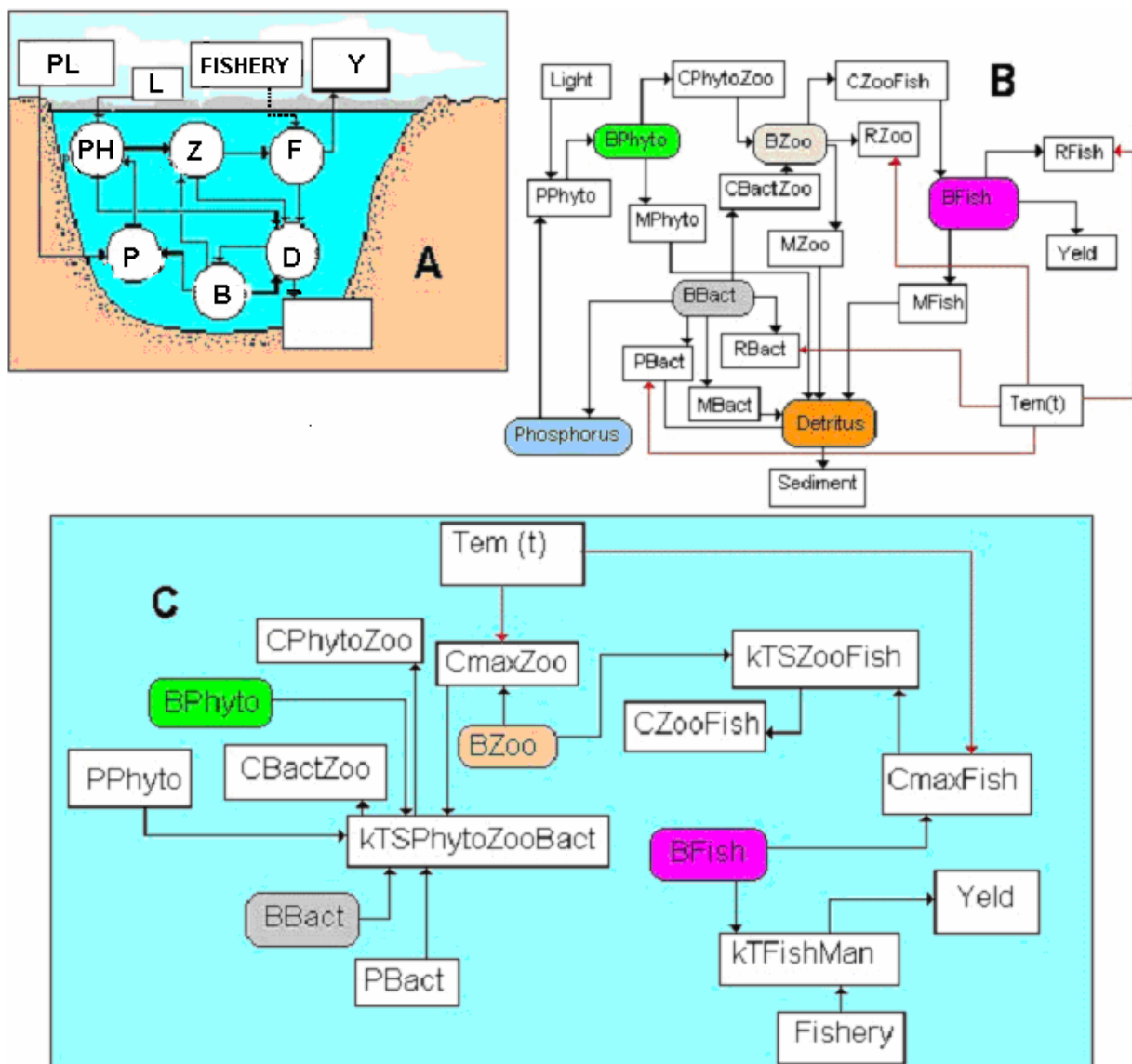


Рис. 2.4.1.1.1. Блок-схема модели экологической системы озера:

A — общая схема экосистемы (PL — фосфорная нагрузка, L — свет, FISHERY — промысел рыбы, Y — вылов рыбы, PH — фитопланктон, Z — зоопланктон, F — рыба, D — детрит, B — бактерии, S — седиментация); B — подробная схема с указанием идентификаторов переменных; C — подробная схема части модели — взаимодействия фитопланктона и зоопланктона

Пищевые потребности консументов определяются по соотношениям:

$$C_{\max \text{Zoo}} = k_1 C_{\max \text{Zoo}} \times k_{\text{TC}}(\text{Tem}(t)) \times \exp(-k_2 C_{\max \text{Zoo}} \times B_{\text{Zoo}}) \quad (2.4.1.1.5.)$$

$$C_{\max \text{Fish}} = k_1 C_{\max \text{Fish}} \times k_{\text{TC}}(\text{Tem}(t)) \times \exp(-k_2 C_{\max \text{Fish}} \times B_{\text{Fish}})$$

где $k_{\text{TC}}(\text{Tem}(t))$ — функция интенсивности питания в зависимости от температуры.

$$k_{\text{TC}}(\text{Tem}(t)) = \exp(-k_{\text{TemCons}} \times \text{Abs}(\text{Tem}(t) - \text{Temopt})) \quad (2.4.1.1.6.)$$

Temopt — оптимальная температура обитания, принятая в данном примере равной 15° .

$$K_{\text{TemCons}} = 0.172$$

Коэффициенты напряженности трофических отношений между элементами экологической системы вычисляются по соотношениям:

$$k_{\text{TSPhytoBactZoo}} = C_{\max \text{Zoo}} / (B_{\text{effPhyto}} + B_{\text{effBact}}) \quad (2.4.1.1.7.)$$

$$k_{\text{TSZooFish}} = C_{\max \text{Fish}} / B_{\text{effZoo}}$$

$$k_{\text{TSMenFish}} = \text{Fishery} / B_{\text{effFish}}$$

В этих соотношениях фигурируют эффективные биомассы, что связано с крупной величиной временного шага модели (15 суток). За это время продукция фитопланктона и бактерий может су-

щественно превысить их биомассу, поэтому в трофических расчетах приходится учитывать не только наличную биомассу на начало данного временного шага, но и прибыль биомассы за счет продуцирования и убыль за счет отмирания и трат на обмен. Иными словами, в модели процессы продуцирования, отмирания и дыхания, на самом деле происходящие одновременно, искусственно разделяются во времени.

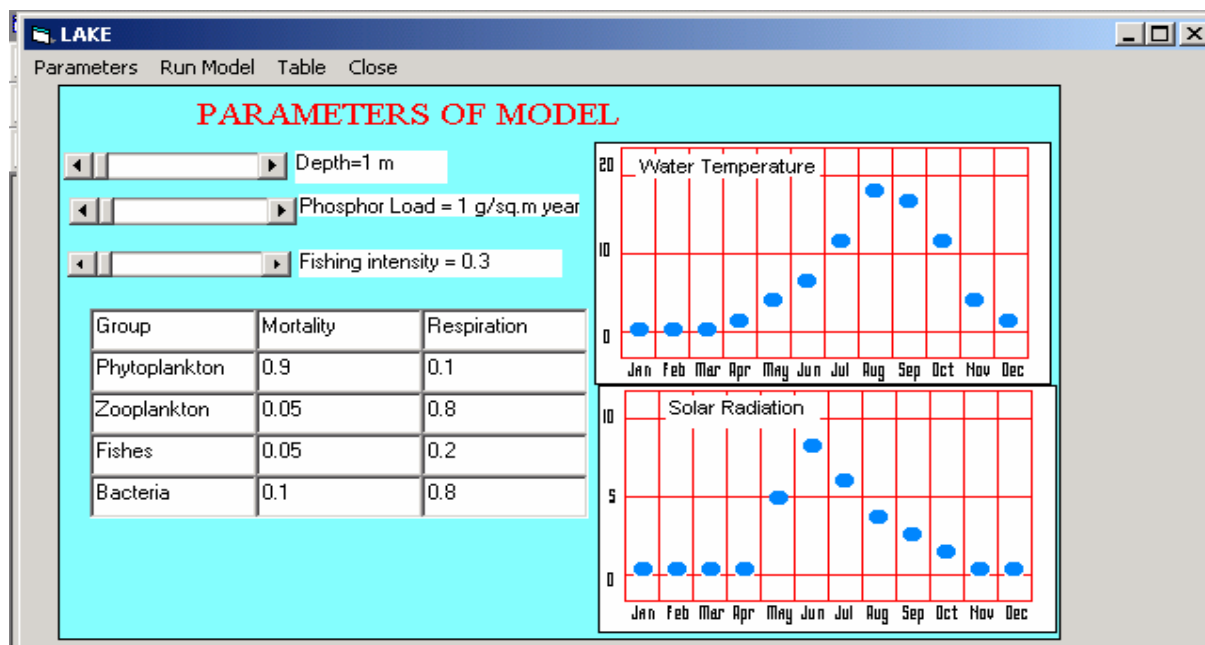


Рис. 2.4.1.1.2. Окно настройки параметров модели экологической системы озера

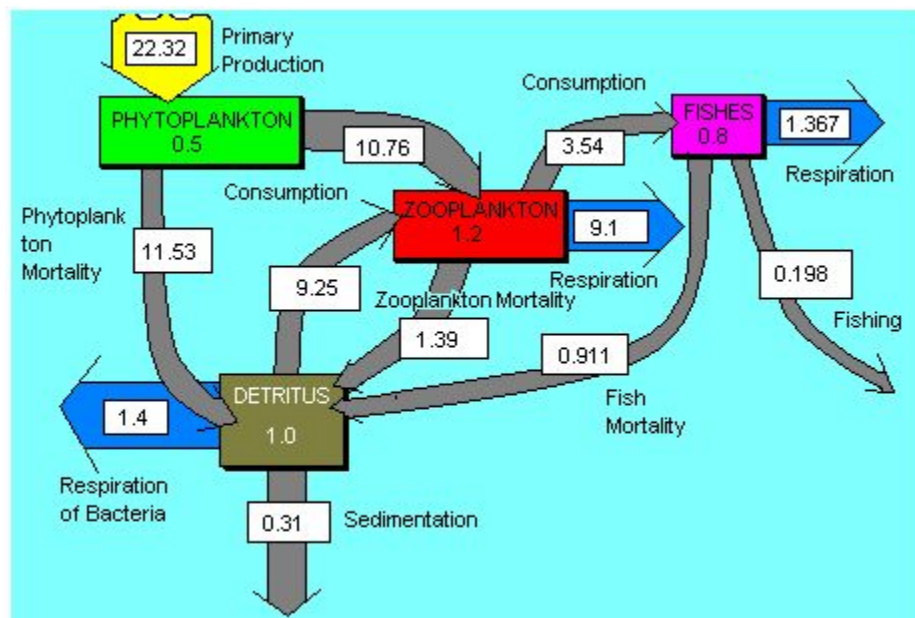


Рис. 2.4.1.1.3. Окно отображения потоков вещества в озерной экологической системе

В настоящей модели процесс рыболовства рассматривается с тех же позиций, что и трофическое взаимодействие между другими элементами экосистемы. Роль пищевых потребностей хищника в этом случае играет интенсивность рыболовства (**Fishery**).

$$\text{BeffPhyt} = \text{BPhyt} + \text{PPhyt} - \text{Mphyt}$$

(2.4.1.1.8.)

BeffZoo = BZoo — MZoo — RZoo
BeffFish = BFish — MPhyt — RFish
BeffBact = BBact + PBact — MPhyt -RBact

Отмирание в результате естественной смертности определяется как доля наличной биомассы элемента экологической системы:

MPhyt = kMPhyt × BPhyt (2.4.1.1.9.)

MZoo = kMZoo × BZoo

MFish = kMFish × BFish

MBact = kMBact × BBact

Результирующие рационы, которые входят в балансовое соотношение модели, вычисляются как:

CPhytZoo = BeffPhyt × exp(— kTSPhytBactZoo) (2.4.1.1.10.)

CbactZoo = BeffBact × exp(— kTSPhytBactZoo)

CZooFish = BeffZoo × exp(— kTSZooFish)

Вылов рыбы определяется как:

Yeld = BeffFish × exp(— kTSMenFish) (2.4.1.1.11.)

Модель оформлена в виде процедуры, которая имеет следующий вид:

Sub MODEL_LAKE () (2.4.1.1.12.)

Dim i As Integer

Dim Sa As Single

Dim Q(4), K(4), B1(4), CC(4) As Single

Dim MORT, W1, W2 As Single

Dim R2, R3, PMAX, P1, P4, HPH As Single

Dim CONS, RESP As Single

If T = 1 Then

BBEG = B(1) + B(2) + B(3) + B(4) + D

End If

MORT = 0

W1 = Exp(20.5 × (T1(T) — 20) / (273 + T1(T)))

W2 = Exp(-0.172 × Abs(T1(T) — 15))

For i = 1 To 4

Q(i) = Q1(i) × W1 × B(i) Траты на обмен

MM(i) = M1(i) × B(i) Естественная смертность

MORT = MORT + MM(i)

K(i) = 0

Next i

R2 = 8 × W2 × B(2) × Exp(-0.11 × B(2))

R3 = 1 × W2 × B(3) × Exp(-0.2 × B(3))

PMAX = 15 × Z(T)

P1 = PMAX × (N / H) / (0.01 + (N / H))

If H > 20 Then

HPH = 20

Else

HPH = H

End If

' HPH — Глубина фотического слоя

If P1 > (HPH / H) × N / E1 Then

P1 = (HPH / H) × N / E1

End If

' Первичная продукция вг C / 15 day

P4 = 0.5 × D

If P4 > 10 × W1 Then

P4 = 10 × W1

End If

' Продукция бактериопланктона

$$B1(1) = B(1) + P1$$

$$B1(4) = B(4) + P4$$

For i = 1 To 4

$$B1(i) = B(i) - MM(i) - Q(i)$$

If B1(i) < 0 Then

$$Q(i) = B(i) - MM(i)$$

$$B1(i) = 0$$

End If

Next i

If B1(1) + B1(4) > 0 Then

$$K(1) = R2 / (B1(1) + B1(4))$$

End If

If B1(2) > 0 Then

$$K(2) = R3 / B1(2)$$

End If

If B1(3) > 0 Then

$$K(3) = F$$

End If

$$K(4) = K(1)$$

$$CONS = 0; RESP = 0$$

For i = 1 To 4

$$RESP = RESP + Q(i) \times E1$$

$$CC(i) = B1(i) \times (1 - \text{Exp}(-K(i)))$$

If i < 3 Then

$$CONS = CONS + CC(i)$$

End If

Next i

If D / H > 5 Then

$$Sa = 1$$

Else

$$Sa = S$$

End If

$$B(1) = B(1) + P1 - CC(1) - MM(1)$$

$$B(2) = B(2) - CC(2) + U \times (CC(1) + CC(4)) - MM(2) - Q(2)$$

$$B(3) = B(3) - CC(3) + U \times CC(2) - MM(3) - Q(3)$$

$$B(4) = B(4) + P4 - CC(4) - MM(4) - Q(4)$$

$$D = D \times (1 - Sa) + (1 - U) \times (CC(1) + CC(2) + CC(4)) + (MM(1) + MM(2) + MM(3) + MM(4))$$

— P4

$$N = N + RESP - E1 \times P1 + N1$$

' Баланс экосистемы

$$PROD = PROD + P1$$

$$SOL = SOL + Z(T) \times 15$$

$$CZPH = CZPH + CC(1)$$

$$CZDET = CZDET + CC(4)$$

$$CF = CF + CC(2)$$

$$RESZOO = RESZOO + Q(2)$$

$$RESF = RESF + Q(3)$$

$$RESD = RESD + Q(4)$$

$$MPH = MPH + MM(1)$$

$$MZOO = MZOO + MM(2)$$

$$MF = MF + MM(3)$$

$$SED = SED + Sa \times D$$

```

YF = YF + CC(3)
BPHYTOA = BPHYTOA + B(1)
BZOOA = BZOOA + B(2)
BFISHA = BFISHA + B(3)
BBACTA = BBACTA + B(4)
NA = NA + N
BDETA = BDETA + D
PZOO = PZOO + U × (CC(1) + CC(4)) — Q(2)
PFISH = PFISH + U × CC(2) — Q(3)
PBACT = PBACT + P4 — Q(4)
If T = 24 Then
  BEND = B(1) + B(2) + B(3) + B(4) + D
End If
End Sub

```

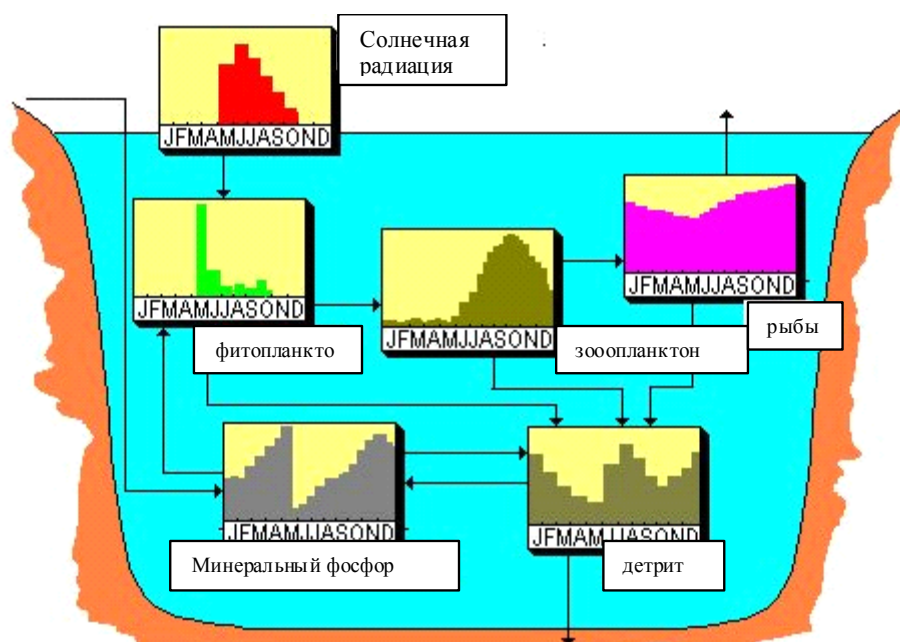


Рис. 2.4.1.1.4. Интерфейс программ LAKE с диаграммами сезонной динамики элементов экологической системы

В таблицах 2.4.1.1.1. и 2.4.1.1.2. представлены некоторые результаты исследования предлагаемой модели. Поскольку процессам эвтрофирования водоемов посвящено очень много модельных исследований, то мы воздержимся от подробного обсуждения приведенных результатов, а обратим внимание читателя на то, что, рассматривая модель, при кажущейся сложности, достаточно примитивна. Например, в ней не рассматривается вертикальная стратификация водоема и горизонтальные неоднородности. Достаточно сказать, что литоральная часть озера существенно отличается по своим характеристикам от экологической системы открытых плесов даже относительно неглубокого озера. При моделировании экологической системы конкретного водоема точечная модель, рассматриваемая в настоящем разделе, может служить только начальным пунктом модельных исследований, которую неизбежно придется совершенствовать и расширять.

Таблица 2.4.1.1.1.

Зависимость продукционных характеристик озерной экологической системы от глубины озера и фосфорной нагрузки

ВАРИАНТ	1	2	3	4	5	6
Глубина(м)	1	50	1	50	1	50
Фосфорная нагрузка ($\text{г м}^{-2} \text{год}^{-1}$)	0.1	0.1	1.0	1.0	5.0	5.0
Концентрация минерального фосфора (мг м^{-3})	0.9	0.5	0.29	0.013	1.65	0.08
Концентрация детрита (гС м^{-3})	0.42	1.15	4.9	3.18	22.3	1.87
Биомасса фитопланктона (гС м^{-2})	0.1	1.9	4.7	6.3	24.0	22.4
Продукция фитопланктона ($\text{гС м}^{-2} \text{год}^{-1}$)	5.5	81.8	153	2	623	576
Биомасса зоопланктона (гС м^{-2})	0.3	7.4	4.7	8.4	7.5	9.9
Продукция зоопланктона ($\text{гС м}^{-2} \text{год}^{-1}$)	1.9	17.1	13.0	18.0	17.4	15.0
Биомасса рыб (гС м^{-2})	0.3	1.7	1.6	1.8	1.8	0.5
Продукция рыб ($\text{гС м}^{-2} \text{год}^{-1}$)	0.5	2.6	2.3	2.3	2.6	1.34
Биомасса бактерий(гС м^{-2})	0.1	2.3	0.8	3.0	2.4	4.1
Продукция бактерий($\text{гС м}^{-2} \text{год}^{-1}$)	4.1	74.3	24.7	67.0	38.4	56.3
Рацион зоопланктона за счет фитопланктона ($\text{гС м}^{-2} \text{год}^{-1}$)	2.9	40.6	53.1	65.0	87.7	93.7
Рацион зоопланктона за счет детрита и бактерий($\text{гС м}^{-2} \text{год}^{-1}$)	3.8	68.8	22.8	60.6	32.2	46.4
Седиментация ($\text{гС м}^{-2} \text{год}^{-1}$)	1.01	2.7	36.3	7.63	478.1	277.3
Вылов рыбы ($\text{кг га}^{-1} \text{год}^{-1}$)	8.7	45.5	41.4	46.2	46.0	13.1

Таблица 2.4.1.1.2.

Зависимость продукционных характеристик озерной экологической системы от радиационных и температурных условий

(вариант 1 — основной $H=1$ м, $P_{load}=1$ $\text{г м}^{-2} \text{год}^{-1}$; вариант 2 — повышенная температура воды; вариант 3 — пониженная температура воды; 4 — повышенная солнечная радиация; 5 — пониженная солнечная радиация; вариант 6 — незамерзающий водоем).

ВАРИАНТ	1	2	3	4	5	6
Концентрация минерального фосфора (мг м^{-3})	0.29	0.28	0.23	0.08	13.8	0.08
Концентрация детрита (гС м^{-3})	4.9	4.9	4.9	5.8	2.4	5.6
Биомасса фитопланктона (гС м^{-2})	4.7	4.7	5.3	4.8	4.9	4.5
Продукция фитопланктона($\text{гС м}^{-2} \text{год}^{-1}$)	153	172	131	188	70	205
Р/В фитопланктона(год^{-1})	33	36	24	39	14.3	46
Биомасса зоопланктона (гС м^{-2})	4.7	4.8	3.4	8.3	2.5	9.4
Продукция зоопланктона ($\text{гС м}^{-2} \text{год}^{-1}$)	13.0	15.8	4.1	18.2	9.8	9.4
Р/ В	2.8	3.3	1.2	2.2	3.9	2.5
Биомасса рыб(гС м^{-2})	1.6	1.9	0.0	1.7	1.8	2.4
Продукция рыб ($\text{гС м}^{-2} \text{год}^{-1}$)	2.3	2.7	0.0	2.5	1.9	3.4
Р/В	1.47	1.45	-	1.47	1.05	1.46
Биомасса бактерий(гС м^{-2})	0.8	0.6	1.6	2.8	0.7	2.0
Продукция бактерий($\text{гС м}^{-2} \text{год}^{-1}$)	24.7	11.1	19.6	41.1	22.3	46.1
Р/В	32.7	56.2	12.2			22.7
Рацион зоопланктона за счет фитопланктона ($\text{гС м}^{-2} \text{год}^{-1}$)	53.1	70	15	83	28	107
Рацион зоопланктона за счет детрита и бактерий($\text{гС м}^{-2} \text{год}^{-1}$)	22.8	29	16	34	20	41
Седиментация ($\text{гС м}^{-2} \text{год}^{-1}$)	36.3	35.1	36.0	50.1	13.3	44.5
Вылов рыбы ($\text{кг га}^{-1} \text{год}^{-1}$)	41.4	47.5	0.0	45.2	36.5	60.7

Естественным развитием точечной модели экологической системы озера является двухслойная модель с выделением эпи- и гипolimниона. Такая модель подробно описана и исследована в специальной монографии (Меншуткин, 1993) и здесь ограничимся только приведением блок-схемы этой модели (рис. 2.1.4.1.5.).

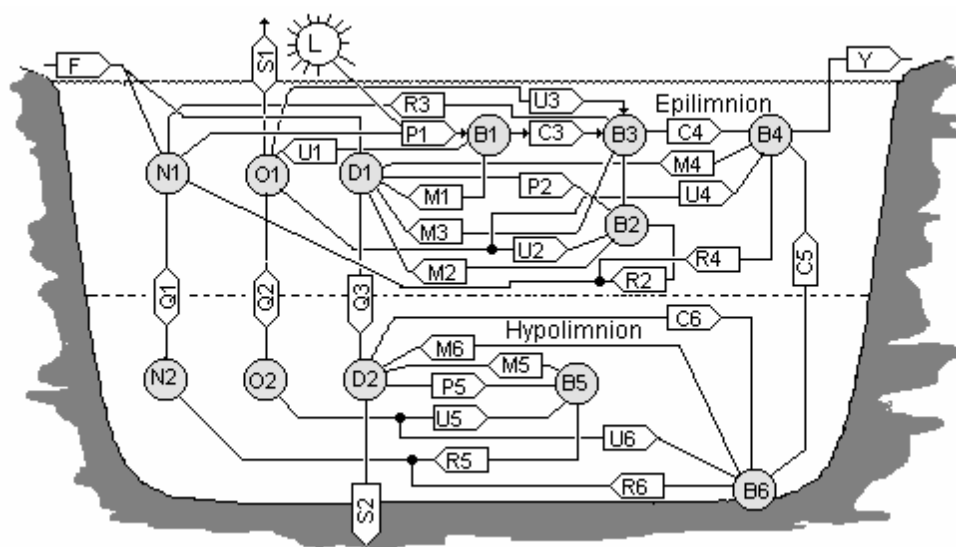


Рис. 2.4.1.1.5. Блок-схема двухслойной модели озерной экосистемы:

L — солнечная радиация, F — поступление фосфора, B1 — биомасса фитопланктона, B2 — биомасса бактериопланктона в эпилимнионе, B3 — биомасса зоопланктона, B4 — биомасса рыб, B5 — биомасса бактериопланктона в гиполимнионе, B6 — биомасса бентоса, N1 — концентрация неорганического фосфора в эпилимнионе, N2 — концентрация неорганического фосфора в гиполимнионе, D1 — концентрация детрита в эпилимнионе, D2 — концентрация детрита в гиполимнионе, O1 — концентрация кислорода в эпилимнионе, O2 — концентрация кислорода в гиполимнионе, Q1 — перенос неорганического фосфора между эпилимнионом и гиполимнионом, Q2 — перенос растворенного в воде кислорода между эпилимнионом и гиполимнионом, Q3 — опускание детрита, S1 — обмен кислородом на границе вода-атмосфера, S2 — седиментация, M1, M2, M3, M4, M5 и M6 — отмирание, U1 — выделение кислорода в процессе фотосинтеза, U2 и U5 — потребление кислорода бактериопланктоном, U3 — потребление кислорода зоопланктоном, U6 — потребление кислорода бентосом, P1 — первичная продукция, P2 — продукция бактериопланктона в эпилимнионе, P5 — продукция бактериопланктона в гиполимнионе, R2 и R5 — регенерация фосфора бактериопланктоном, R3 — регенерация фосфора зоопланктоном, R4 — регенерация фосфора рыбами, R6 — регенерация фосфора бентосом, C3 — питание зоопланктона, C4, C5 — питание рыб зоопланктоном и бентосом, C6 — питание бентоса, Y — вылов рыбы

2.4.1.2. Модели экосистемы озера Дальнего (Камчатка)

Озеро Дальнее расположено у юго-восточных берегов Камчатского полуострова в бассейне р. Паратунки, впадающей в Авачинскую губу (рис. 2.4.1.2.1.). Длина озера 2,51 км, ширина 0,54 км, площадь 1,36 км², площадь водосбора 11,3 км², средняя глубина 31,5 м, максимальная глубина 60 м. Это озеро, примечательно тем, что на нем, начиная с 1937 года, ведутся непрерывные круглогодичные наблюдения не только над метеорологическим режимом, но и над гидрологическим, гидрохимией и гидробиологией озера, включая подсчет прохода производителей нерки на нерест и ската молоди (Крогиус, Крохин, Меншуткин, 1987). Кроме этого на озере велись многолетние наблюдения над динамикой популяций зоопланктона (Куренков, 2005). Все это создало очень хорошую базу для построения моделей сообщества рыб (Крогиус, Крохин, Меншуткин, 1969), фитопланктона (Меншуткин, Приходько, 1971), зоопланктона (Приходько, 1971, 1973, 1974) и целиком всей экологической системы озера (Крогиус, Крохин, Куренков, Меншуткин, 1969; Меншуткин, Умнов, 1971).

Прежде чем приступить к описанию моделей экосистемы озера Дальнего, целесообразно хотя бы очень кратко описать тот громадный фактический материал, который лег в основу этих моделей. База данных по озеру Дальнему включала в себя сведения о метеорологических наблюдениях, проводимых на берегу озера у истока реки Дальней три раза в сутки начиная с лета 1937 года, гидрологических и гидрохимических наблюдений на глубинах от 0 до 55 м, проводимых через каждые 15 суток (в период ледостава ежемесячно) в центральной части озера. В базу данных были включены подробные наблюдения над зоопланктоном (1967-1975 годы) и ихтиофауной озера. На

рис. 2.4.1.2.2. в качестве примера приведены диаграммы концентрации растворенного кислорода в 1939-44 годах. В базе данных имеются такие диаграммы за все время наблюдения и не только по кислороду, но и по температуре, неорганическому фосфору и кремнию. Наличие таких данных позволило вычислить тепловые балансы озера за каждый год, коэффициенты вертикальной турбулентной диффузии и оценить первичную продукцию фитопланктона по потреблению кислорода и кремния (Крогиус и др., 1987).

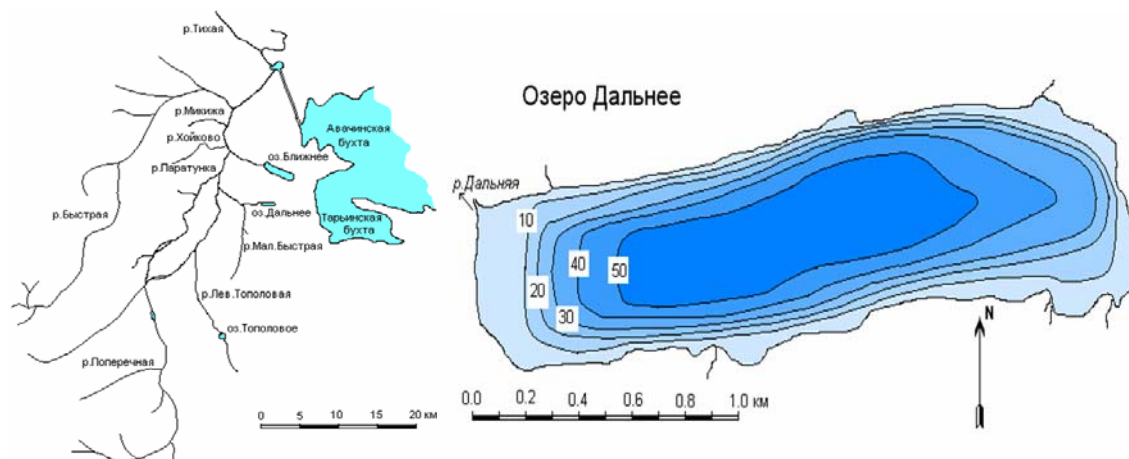


Рис. 2.4.1.2.1. Схема бассейна реки Паратунки и озера Дальнего

Для наглядного представления динамики экосистемы во времени была использована фазовая диаграмма (рис. 2.4.1.2.3.), при построении которой были использованы 11 ежегодных характеристик экосистемы. Заметим, что аналогичная диаграмма использовалась для отображения динамики мегаполиса (рис. 1.1.1.6.). По траектории экосистемы можно заключить, что она не находится в стационарном состоянии и испытывает довольно сложные периодические колебания. Для того чтобы разобраться в этих колебаниях были вычислены функции спектральной плотности (рис. 2.4.1.2.4.). Одна из доминирующих периодических составляющих имеет период 4 года. Такая периодичность хорошо прослеживается для популяции красной (А, D), стока реки Дальней (В). На отдельной модели популяции красной (раздел 2.6.1., рис. 2.6.1.14.) были получены колебания именно такой периодичности. Однако в экосистеме прослеживаются и более коротко периодичные колебания, характерные для первичной продукции фитопланктона (Q) и биомассы циклопов (O). С другой стороны некоторые компоненты экосистемы характерны своими колебаниями с длинными периодами. К таким характеристикам относятся концентрация растворенного в воде кремния (F) и метеорологические факторы в виде балла облачности и скорости ветра (J, K). Многие характеристики имеют по две доминирующей частоты колебаний, а некоторые, например уровень воды в озере (H) приближаются к белому шуму.

Располагая длинными временными рядами по термике и гидрохимическому режиму озера можно подойти к выделению водных масс при помощи формальных процедур классификации. На рис. 2.4.1.2.5. представлена такая классификация, основанная на сопоставлении данных по температуре воды, содержанию в ней растворенного кислорода и кремния. От использования данных по фосфору пришлось отказаться, так как общее содержание фосфора в озере имело устойчивый тренд в сторону уменьшения концентрации в связи с сокращением нерестующих производителей нерки, которые при отмирании являлись основным источником пополнения запасов фосфора в озере. Заметим, что при использовании только одной температуры, или только одного кислорода для выделения водных масс, их границы получаются менее определенными.

Статистический анализ многолетних данных по озеру Дальнему явился подготовительным этапом при построении моделей экосистемы этого озера. С другой стороны наличие достаточно обширной базы данных представляло материал для идентификации модельных построений.

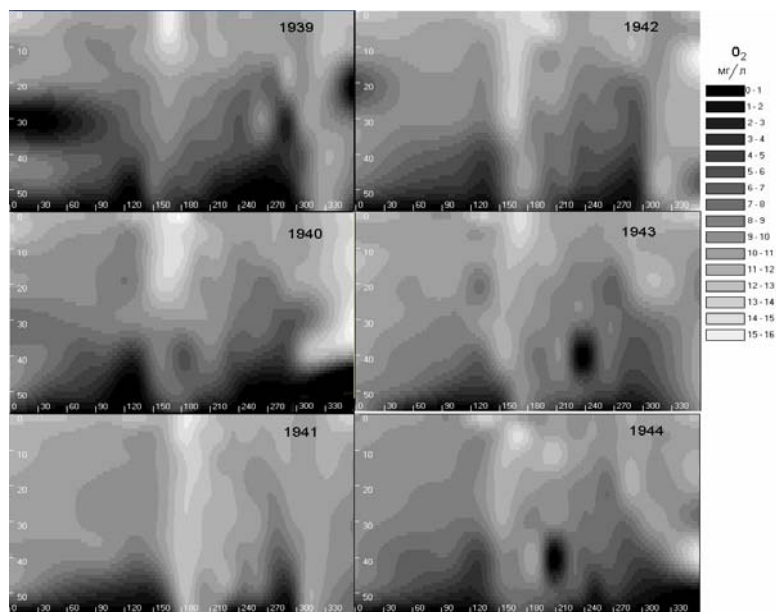


Рис. 2.4.1.2.2. Диаграммы концентрации содержания растворенного кислорода в озере Дальнем

Такие диаграммы были построены для каждого года и не только для кислорода, но и для температуры, концентрации растворенного неорганического фосфора и кремния

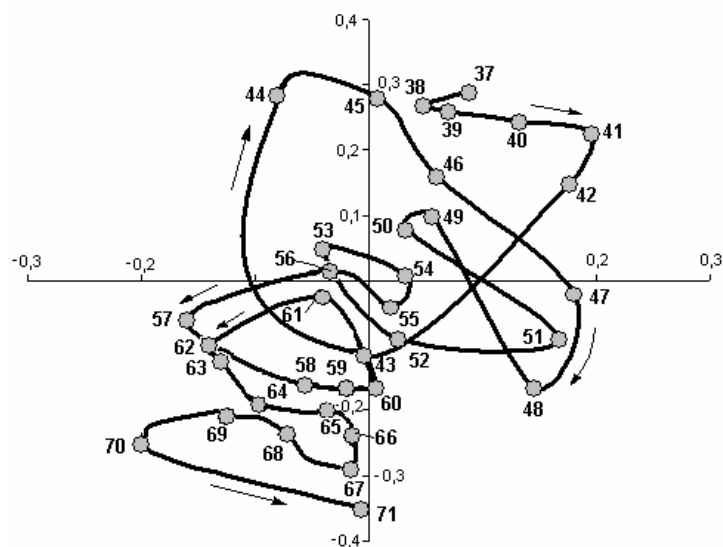


Рис. 2.4.1.2.3. Фазовая диаграмма динамики экосистемы оз. Дальнего с 1937 по 1971 годы:

Диаграмма построена по 11 нормированным характеристикам системы (уровень озера, дата вскрытия ото льда, дата замерзания, средняя температура воды в эпилимнионе, концентрация неорганического фосфора, концентрация кремния, первичная продукция фитопланктона, годовая величина деструкции, биомасса зоопланктона, проход производителей красной на нерест, скат молоди красной в море)

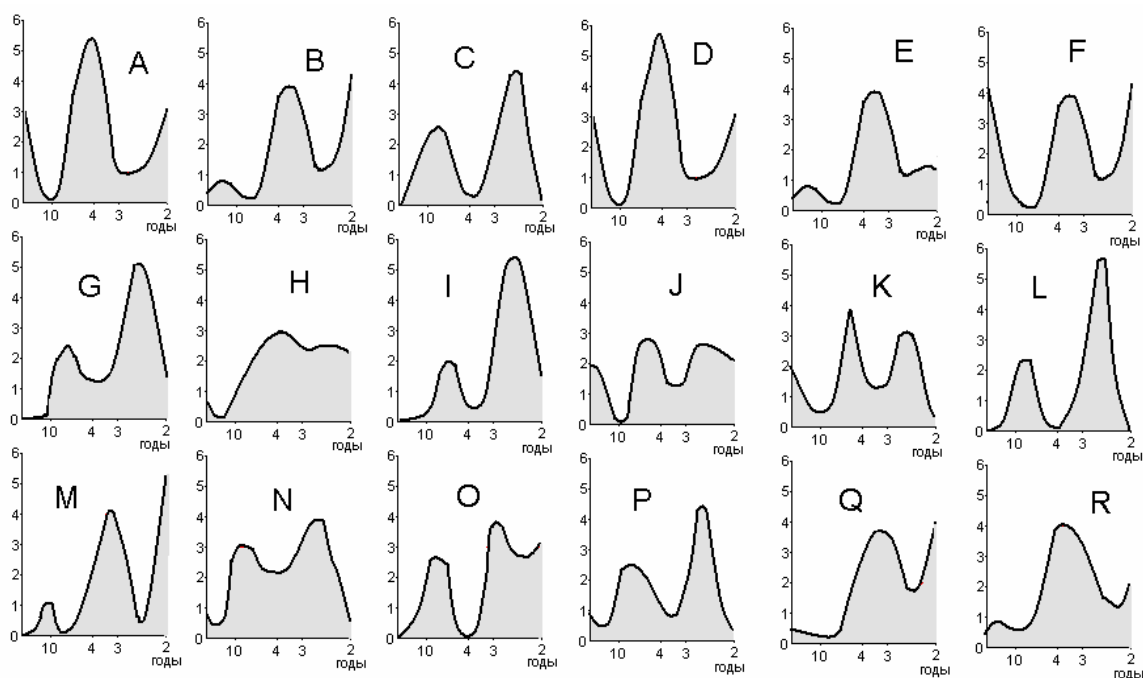


Рис. 2.4.1.2.4. Спектральные плотности временных рядов характеристик экосистемы оз. Дальнего:

А — проход производителей красной на нерест, В — годовой сток р. Дальней, С — средняя биомасса зоопланктона, D — скат молоди красной, Е — среднегодовая концентрация минерального фосфор, F — среднегодовая концентрация растворенного в воде кремния, G — температура воды в июне на глубине 20 м, Н — среднегодовой уровень воды в озере, I — прозрачность воды по диску Секки в июне, J — скорость ветра в июне, K — температура воздуха в июле, L — средний балл облачности за год, M — дата замерзания озера, N — дата вскрытия озера ото льда, O — биомасса циклопов, P — биомасса дафний, Q — первичная продукция фитопланктона, R — тепловой поток через поверхность озера

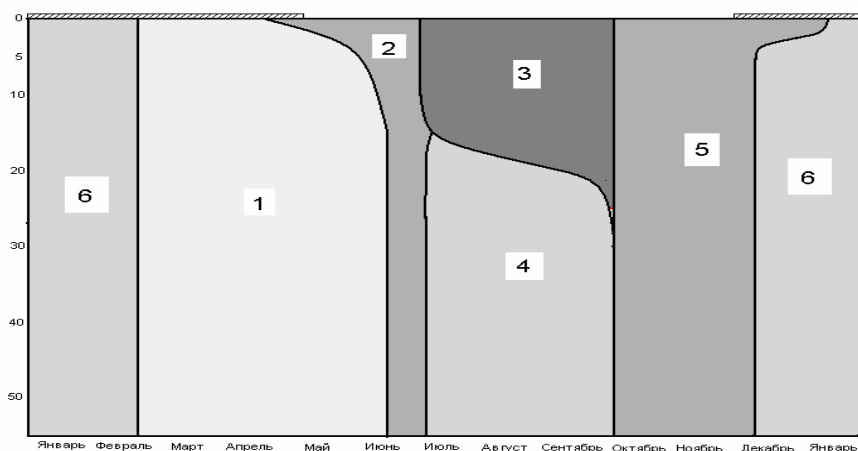


Рис. 2.4.1.2.5. Водные массы в оз. Дальнем, выделенные при помощи кластерного анализа по нормированным значениям температуры, содержания растворенного кислорода и кремния по ежемесячным данным на каждом горизонте за период 1937—1976 годов:

1 — зимняя подледная водная масса, 2 — водная масса весенняя циркуляции, 3 — эпилимнион, 4 — гипolimнion, 5 — осенняя гомотермия, 6 — водная масса начала зимы

Перейдем к рассмотрению моделей экологической системы озера Дальнего (Камчатка). Модель разрабатывалась в трех вариантах — автоматном (Меншуткин, 1993), функциональном (Крогиус, Крохин, Меншуткин, 1969) и энергетическом (Меншуткин, Умнов, 1971). В основу создания автоматной модели были положены данные наблюдений с 1937 по 1977 годы. Модель представляла собой композицию из 7 автоматов: СА — полнота весеннего перемешивания, СН — полнота осеннего перемешивания, РР — первичная продукция, Z — биомасса зоопланктона, PHOS — концентрации неорганического фосфора, Е — численность нерестующей красной В — биомасса молоди красной.

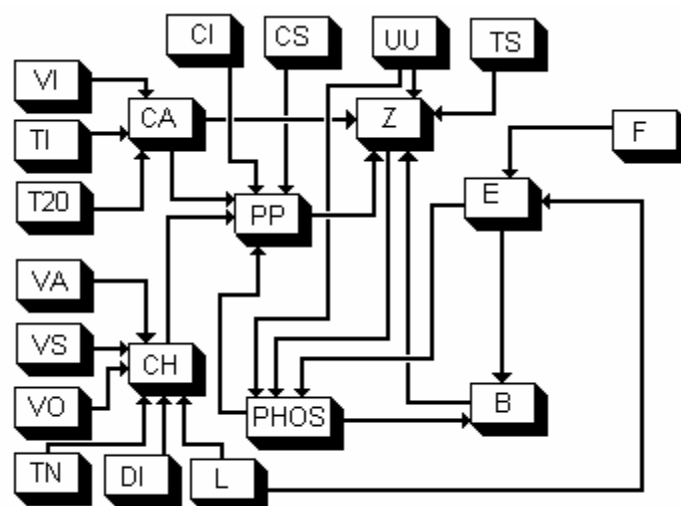


Рис. 2.4.1.2.6. Композиция автоматов, имитирующих динамику экологической системы озера Дальнего:

CA — полнота весеннего перемешивания, CH — полнота осеннего перемешивания, PP — первичная продукция, Z — биомасса зоопланктона, PHOS — концентрации неорганического фосфора, E — численность нерестующей красной B — биомасса молоди красной. Входные переменные: VI — средняя скорость ветра в июне, TI — средняя температура воздуха в июне, T20 — температура воды в феврале на глубине 20 м, VA — средняя скорость ветра в августе, VS — средняя скорость ветра в сентябре, VO — средняя скорость ветра в октябре, TN — средняя температура воздуха в ноябре, DI — дата начала ледостава, L — уровень озера, CI — средний балл облачности в июле, CS — средний балл облачности в июле, UU — интенсивность стока в озеро, TS — среднегодовая температура воды в эпилимнионе, F — интенсивность промысла нерки

Состояния автоматов CA и CH определялись на двухэлементных множествах, т.е. присутствия или отсутствия полного весеннего или осеннего перемешивания в данном году. Автомат, описывающий концентрацию фосфора, имел 5 состояний от концентрации ниже 3 мкг л^{-1} до выше 6 мкг л^{-1} . Первичная продукция и биомасса зоопланктона оценивались по трехбалльной шкале. Для численности нерестующей нерки пришлось выделить 7 градаций из-за варьирования этой величины в очень широких пределах. Биомасса молоди лососей в озере оценивалась по шести бальной шкале.

В виду громоздкости матриц перехода, функции переходов автоматов задавались в виде деревьев логических возможностей. Напомним, что деревом называется такой ориентированный граф, который не содержит циклов и имеет одну особую вершину («корень или основание дерева»), которая не имеет заходящих в нее дуг и из которой достижимы все остальные вершины графа.

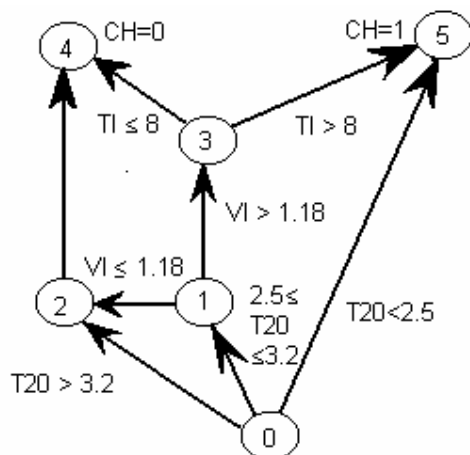


Рис.2.4.1.2.7. Дерево логических возможностей для определения полноты весеннего перемешивания в озере Дальнем:

VI — средняя скорость ветра в июне, TI — средняя температура воздуха в июне, T20 — температура воды в феврале на глубине 20 м

На рис. 2.4.1.2.7. представлено дерево логических возможностей для автомата полноты весеннего перемешивания озера.

Перемещение по дереву логических возможностей начинается в основании (вершины 0 на рис. 2.4.1.2.7.). Если температура воды в феврале на глубине 20 м была ниже 2.5° , то сразу можно было сделать заключение о том, что циркуляция этой весной будет полной ($CA=1$). Связано это с тем, что при малом теплозапасе озера вертикальная устойчивость водной массы снижается, и даже при слабом ветре, после вскрытия озера ото льда, наступает полная циркуляция с подъемом запасов биогенов из придонных в поверхностные слои озера.

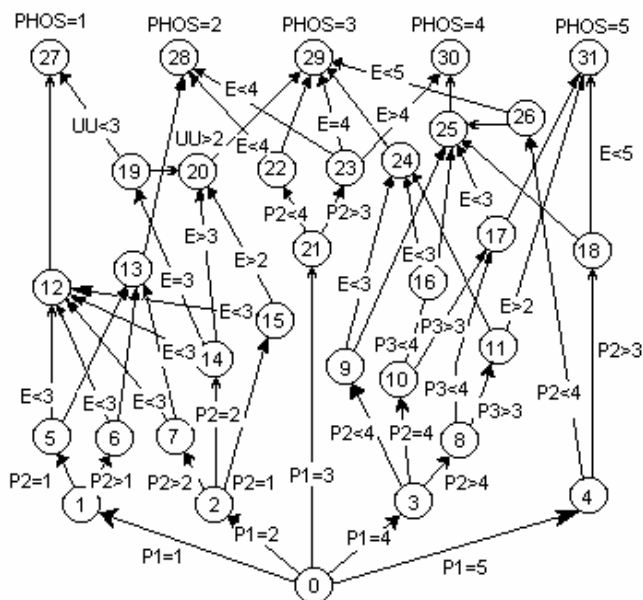
Если температура воды в феврале на глубине 20 м была заключена в пределах от 2.5° до 3.2° , то следовало еще выяснить ветровые условия в июне (вершина 1). Если средняя скорость ветра была ниже 1.18 м сек^{-1} , то циркуляция оказывалась неполной ($CA=0$), в противном случае все определялось температурой воздуха в июне (вершина 3). Если средняя температура воздуха в июне превышала 8° , т.е. прогрев верхних слоев озера при обратной температурной стратификации проходил быстро, то перемешивание было полным ($CA=1$). Если же весна (лед сходит на озере Дальнем в последних числах мая) была холодной, то наступление гомотермии затягивалось и перемешивание не было полным ($CA=0$). Рассмотренная функциональная зависимость оправдывалась все 40 лет наблюдения на озере.

Аналогичным образом построено дерево логических возможностей для определения полноты осеннего перемешивания. В этом случае в качестве входных сигналов фигурируют средние скорости ветра в июле, сентябре и ноябре, а так же температуры воздуха в эти месяцы и средний уровень озера в летний период текущего года.

На рис. 2.4.1.2.8. представлено дерево логических возможностей для автомата, определяющего концентрацию минерального фосфора в озере. В этом случае приходится учитывать запасы фосфора не только прошлого, но и позапрошлого года. Существенную роль в пополнении запасов фосфора в озере играет величина прохода нерки на нерест — дело в том, что продукты разложения трупов умерших после нереста производителей играют существенную роль в фосфорном балансе озера. Влияние стока с водосбора (UU) играет роль только при очень низких концентрациях фосфора.

Рис. 2.4.1.2.8. Дерево логических возможностей для концентрации минерального фосфора в озере Дальнем:

PHOS — концентрация фосфора в текущем году, P1 — концентрация фосфора в прошлом году, P2 — концентрация фосфора 2 года назад, P3 — концентрация фосфора 3 года назад, E — проход производителей красной в прошлом году, UU — интенсивность стока в озеро в прошлом году



На рис. 2.4.1.2.9. представлено дерево логических возможностей для автомата первичной продукции. Помимо запасов фосфора и полноты весеннего и осеннего перемешивания, на величину первичной продукции оказывают средние баллы облачности в июле и сентябре. Конечно, влияние это не непосредственное, а через ослабление интенсивности солнечной радиации, достигающей поверхности воды. Поскольку регулярных актинометрических наблюдений на озере Дальнем не велось, то приходится использовать в модели косвенные связи.

Деревья логических возможностей для определения прохода производителей нерки на нерест, биомассы зоопланктона и молоди рыб принципиально выполнены по такой же схеме, как и уже рассмотренные и, поэтому не приводятся.

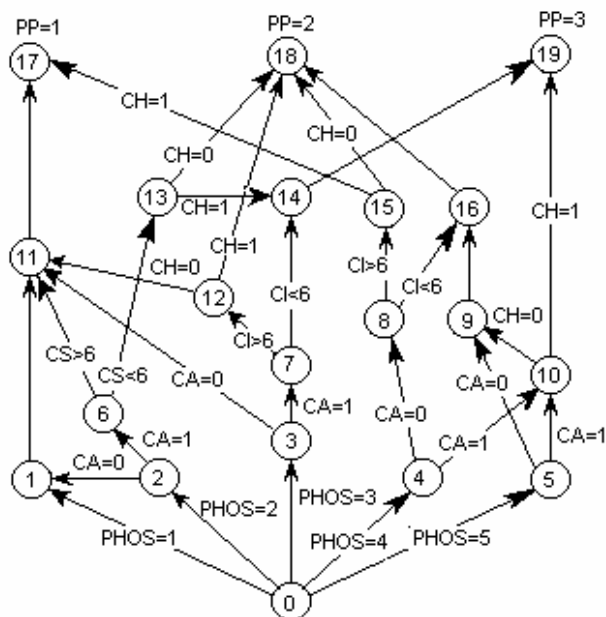


Рис. 2.4.1.2.9. Дерево логических возможностей для определения первичной продукции в озере Дальнем:

PHOS — концентрация фосфора в прошлом году, CA — полнота весеннего перемешивания в текущем году, CH — полнота осеннего перемешивания в прошлом году, CI — средний балл облачности в июле в текущем году, CS — средний балл облачности в сентябре в текущем году

Поскольку наблюдения на озере Дальнем были прекращены, то для прогностических целей рассматриваемая модель не могла быть использована. Однако при помощи этой модели были установлены существенные переменные системы и так называемые «предикторы» (Розенберг и др., 1994) которые определяют будущее системы. Одним из таких предикторов оказалась температура воды в феврале на глубине 20 м. Интересно, что температуры воды в подледных или придонных слоях озера таким свойством не обладают. Не менее существенным было обнаружение двухлетней «памяти» системы по запасам фосфора. Такие связи, как влияние величины нерестового стада нерки на запасы фосфора в озере или сложная периодичность в динамике численности популяции нерки были известны до создания модели и легли в ее основу.

Рассмотренный опыт создания модели с использованием техники конечных автоматов и экспертных систем призван показать не только приложимость технологии синтеза конечных автоматов к моделям водных экологических систем, но и важность длинных рядов наблюдений, без которых такой синтез невозможен.

Обратимся теперь к функциональной модели, блок-схема которой приведена на рис. 2.4.1.10. Модель эта построена на основании использования нечеткой логики и по своей конструкции аналогична модели, рассмотренной в разделе 2.1.4.

Температура воды в озере в подледный период (t) зависит как от притока тепла в озеро осенью (ta), так и от продолжительности периода осенней гомотермии, интенсивности перемешивания воды перед ледоставом ($tc3$). Дело в том, что перед ледоставом озеро охлаждается в разные годы неодинаково — на этот процесс существенно влияют метеорологические условия в ноябре. В случае тихой и морозной погоды полная осенняя циркуляция заканчивается быстро, и сильно охладиться успевают только верхние слои озера. Если погодные условия характеризуются частыми и сильными ветрами (wa), сопровождающимися относительно высокой температурой воздуха (ta), то полная осенняя циркуляция ($tc3$) длится долго, ледостав загваздывает и вся водная масса охлаждается до 3° и ниже. В течение зимы температура воды (e) изменяется незначительно, так как роль тепла, аккумулированного донными отложениями в тепловом балансе оз. Дальнего, невелика. Поэтому температура водной массы перед вскрытием озера, по существу, предопределена степенью ее охлаждения перед ледоставом.

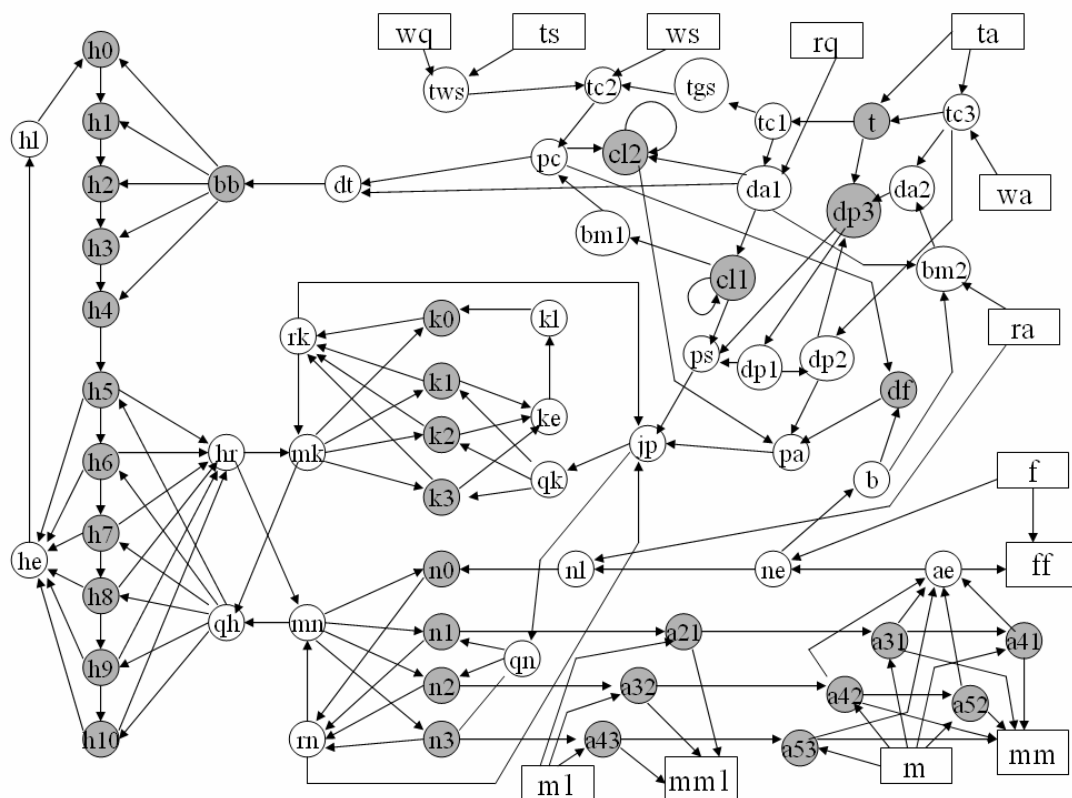


Рис. 2.4.1.2.10. Блок-схема модели экологической системы озера Дальнего (Камчатка):

Входы: we — ветровые условия весной, was — летом, way — осенью, its — температура воздуха летом, at — температура воздуха осенью, rq — осадки весной, ra — осадки осенью, f — прибрежный промысел красной, m — морской промысел неполовозрелой красной, m1 — морской промысел половозрелой красной. Выходы: mm — вылов половозрелой красной в море, mm1 — вылов неполовозрелой красной в море, ff — вылов красной прибрежным промыслом и в реках. Переменные: t — температура воды в подледный период, tws — в эпилимнионе, tgs — в гипolimнионе, tc1 — продолжительность весенней циркуляции, tc2 — скорость погружения слоя скачка, tc3 — интенсивность осенней циркуляции, da1 — развитие диатомовых водорослей весной, da2 — развитие диатомовых водорослей осенью, pc — развитие протококковых водорослей, pa — кормовая база планктофагов осенью, ps — кормовая база планктофагов весной, b — развитие бактериопланктона, dt — интенсивность образования детрита, cl1 — развитие летней популяции циклопов, cl2 — развитие осенней популяции циклопов, dp1 — развитие диапомусов весной, dp2 — развитие диапомусов летом, dp3 — развитие диапомусов осенью, df — развитие дафний, bm1 — регенерация биогенов летом, bm2 — регенерация биогенов осенью, jr — обеспечение кормом рыб-планктофагов, n0-n3 — обилие возрастных групп молоди красной, a21-a53 — обилие возрастных групп красной в море, k0-k3 — обилие возрастных групп колюшки, h0-h10 — обилие возрастных групп гольца, ae — половозрелая красная, ne — проход красной на нерест, n1 — обилие икры красной, qn — кормовые условия молоди красной, m — обилие молоди красной, mn — смертность молоди красной, qh — кормовые условия хищных гольцов, k1 — обилие икры колюшки, ke — нерестовое стадо колюшки, qk — кормовые условия колюшки, rk — обилие колюшки, mk — смертность колюшки, h1 — обилие икры гольцов, he — нерестовое стадо гольцов, bb — развитие бентоса, hr — обилие хищных гольцов, qh — кормовые условия хищных гольцов

Продолжительность весеннего перемешивания водных масс (tc1) в основном зависит от температуры воды в подледный период (t). Прогрев озера начинается еще подо льдом, после таяния снегового покрова. Возникающие при этом конвективные токи обычно выравнивают температуру воды по всей глубине озера к моменту его вскрытия. После разрушения льда, интенсивное ветровое перемешивание создает весеннюю циркуляцию, которая далеко не всегда бывает полной. Если придонная температура в подледный период близка к температуре наибольшей плотности воды, то глубины свыше 30—40 м весенней циркуляцией не охватываются. Со степенью охлаждения озера связана и продолжительность весенней циркуляции: чем ниже начальная температура, тем дольше циркуляция.

Полная циркуляция в оз. Дальнем заканчивается после прогрева всей водной массы до 3,9°—4,1°. В этот момент на больших глубинах возникает в зачаточном виде слой температурного скачка, глубина залегания которого быстро уменьшается (Крохин, 1960). После этого наступает период,

характеризующийся более или менее стабильным положением термоклина по глубине и образование эпи- и гипolimниона.

В зависимости от погодных условий (ветровых — wq и термических — ts) мощность термических зон бывает неодинаковой. При относительно тихой и теплой погоде мощность эпилимниона меньше (около 5 м), чем при холодной и ветряной (около 10 м). Соответственно изменяется и температура воды в этом слое (tws), которая в оз. Дальнем в период максимального прогрева составляет 15—18°. Температура воды в гипolimнионе (tgs) определяется в основном продолжительностью весенней циркуляции.

К концу эквитермального периода (последняя декада августа — начало сентября) понижаются температурные градиенты в термокline, и возрастает амплитуда внутренних волн — термоклин начинает погружаться. Скорость его погружения ($tc2$) составляет около 30 см сут⁻¹. Когда температура эпилимниона понижается до 7—8°, скорость погружения резко возрастает до 140—160 см сут⁻¹, что быстро приводит к гомотермии и полной осенней циркуляции. Колебания скорости погружения термоклина в различные годы связаны с метеорологическими условиями (ws , ts): чем холоднее и ветренее погода осенью, тем скорее погружается термоклин.

Осенняя циркуляция наступает на оз. Дальнем в начале ноября и всегда бывает полной. Ее продолжительность ($tc3$) зависит от ветровых (wa) и термических (ta) условий.

В течение зимы биогенные элементы (азот, фосфор, кремний) переходят из донных отложений в водную массу озера и весной во время полной весенней циркуляции равномерно распределяются по всей глубине. Однако при неполной весенней циркуляции основные запасы биогенов, сосредоточенные глубже 30—40 м, не доступны для фитопланктона. В модели экосистемы этой зависимости соответствует связь между элементами $tc1$ и dal (диатомовыми водорослями).

В эквитермальный период, при сформировавшейся устойчивой прямой термической стратификации, фитопланктон может использовать только те запасы питательных веществ, которые имеются в эпилимнионе. Следовательно, глубокое положение слоя скачка благоприятствует развитию летнего фитопланктона, что учтено при построении модели.

С возникновением частичной осенней циркуляции и постепенном погружении слоя скачка из верхних слоев гипolimниона в эпилимнион начинают поступать новые запасы биогенов. В модели принято, что чем выше скорость погружения термоклина ($tc2$), тем быстрее они поступают, что благоприятно для развития водорослей (связь $tc2$ и pc — протококковыми водорослями).

При полной осенней циркуляции биогены снова равномерно распределяются по глубине озера, поэтому в осенние месяцы на развитие диатомовых существенно влияет продолжительность осенней циркуляции ($tc3$). Кроме сказанного развитию фитопланктона содействует сток в озеро, который пополняет биогенные ресурсы, внося эти вещества с водосборной поверхности. Сток в озеро связан с количеством осадков, выпадающих в осеннее (ga) и весеннее (gq) время.

В оз. Дальнем имеется еще один специфический источник биогенов — это внос их в виде трупов отнерестовавших производителей красной — *Oncorhynchus nerka* Walb. (nc). Режим биогенных элементов тесно связан с развитием и деятельностью бактерий в водоеме (b). Кроме того, необходимо учитывать поступление биогенов при отмирании фито- и зоопланктона ($bm1$ и $bm2$).

Фитопланктон оз. Дальнего состоит из диатомовых ($ad1$, $ad2$) и протококковых (pc) водорослей. Роль сине-зеленых водорослей незначительна и в модели не учитывалась.

Максимум численности диатомовых водорослей отмечен в июне и ноябре, а протококковых в сентябре — октябре, что совпадает с периодом частичной осенней циркуляции.

Зоопланктон оз. Дальнего представлен циклопами (*Cyclops scutifer* Sars.), диаптомусами (*Neutrodiaptomus angustilobus* Sars.) и дафниями (*Daphnia longiremis* Sars.).

Для одной части популяции циклопов ($cl1$) характерен максимум биомассы в начале лета (июнь — июль), а для другой ($cl2$) — в конце осени (сентябрь — ноябрь) (Куренков, 2005). Группа весенних циклопов питается в основном за счет диатомовых водорослей (dal). В рационе же осенних циклопов существенную роль начинают играть протококковые водоросли (pc). Хищничество циклопов заметной роли в экосистеме оз. Дальнего, по-видимому, не играет, поэтому в модели оно не учитывалось.

В весеннее время диаптомусы ($dp1$) питаются преимущественно диатомовыми водорослями (dal), летом и осенью ($dp2$) протококковыми (pc). В осеннее зимний период ($da3$) основу кормовой базы диаптомусов составляют диатомовые, развивающиеся осенью ($da2$).

Наиболее высока численность дафний (df) осенью. В их питании преобладают бактерии (b) и протококковые водоросли (pc).

Бентос играет в экологической системе озера заметно меньшую роль, чем планктон. В данной модели бентос (bb) фигурирует только как кормовая база гольцов младших возрастных групп. Интенсивность его развития довольно условно связывалась с количеством детрита (dt), падающего на дно озера.

Основными представителями ихтиофауны озера являются красная, трехиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus* L.) и озерный голец (*Salvelinus malma* Walb.).

Красная, размножающаяся в оз. Дальнем, подробная модель которой представлена в разделе 2.6.1., обычно живет в море два-три года. Молодь ее обитает в озере и может скатываться в море в возрасте одного (n1), двух (n2) и трех (n3) лет. Первые образуют в море возрастные группы 21+ (a21), 31+ (a31) и 41+ (a41), вторые группы 32+ (a32), 42+ (a42) и 52+ (a52), и, наконец, в трехлетнем возрасте группы 43+ (a43) и 53+ (a53). Нерестовое стадо красной (ae) состоит, главным образом, из рыб возраста 31+, 41+, 42+, 52+, 53+. В морской период жизни красная подвергается воздействию промысла, облавливающего как половозрелых (m), так и неполовозрелых (m1) рыб. Соответствующие величины выловов (mm, mm1) рассматриваются как выходы системы. Рыбы, идущие на нерест в озеро, облавливаются прибрежным промыслом (f), причем вылов (ff) также представляет собой выход системы.

Оставшаяся после воздействия прибрежного промысла рыба (ne) проходит на нерест в озеро, причем погибшие после нереста производители существенно влияют на режим биогенов и развитие бактериопланктона. Выживание икринок красной (nl) зависит от количества выметанных икринок, а также от уровня грунтовых вод, причем последнее обстоятельство связано с количеством осадков, выпадающих во второй половине года (ra). Из выживших икринок развиваются мальки, формируя возрастную группы сеголетков (n0).

Темп роста молоди красной определяется кормовыми условиями (qn), а суммарный рацион молоди (rn) существенно влияет на напряженность пищевых отношений между рыбами-планктофагами и зоопланктоном.

Популяция колюшки представлена четырьмя возрастными группами (k0, k1, k2, k3), причем в размножении участвуют рыбы трех старших возрастных групп, образуя нерестовое стадо (ke). Развивающаяся икра колюшки (kl) дает начало возрастной группе (k0) на следующий год. Суммарный рацион питания колюшки (rk) складывается из пищевых потребностей рыб всех возрастных групп и оказывает влияние на обеспеченность кормом всех планктофагов (jp). Кормовые условия (qk) в значительной степени определяют темп роста и плодовитость колюшек.

Кормовая база рыб-планктофагов в весенний период (ps) определяется биомассой и продукционными способностями весенних циклопов (cl1) и диапомусов (dp1). В летне-осенний период эта величина (pa) зависит от развития осенних циклопов (cl2), диапомусов (dp2) и дафний (df).

Популяция гольца в оз. Дальнем состоит из одиннадцати возрастных групп, причем особи младших возрастов (h0, h1, h2, h3, h4) питаются бентосом (bb), а старшие (h5, h6, h7, h8, h9, h10, h11) являются хищниками по отношению к колюшке и молоди красной. Суммарный рацион хищных гольцов (hr) определяет смертность колюшек (mk) и молоди красной (mn).

При расчете биомассы колюшек и молоди красной, погибших в результате хищничества, существенна суммарная биомасса жертв, которая связана отношением пропорциональности с пищевым рационом этих рыб (rn, rk).

Обеспеченность пищей гольцов, ведущих хищный образ жизни (qh), сказывается на темпе их роста и плодовитости самок в нерестовом стаде (he). Выжившие икринки гольцов (hl) дают начало первой возрастной группе этой популяции.

Энергетическая модель экологической системы оз. Дальнего (Меншуткин, Умнов, 1971) построена по принципам, изложенным в разделе 2.4.1.1. Основой для этой модели служила работа Е. М. Крохина (1969), в которой приводится схема потоков энергии в оз. Дальнем (рис. 2.4.1.2.11.). По существу, вся работа по созданию модели сводилась к подбору коэффициентов, которые бы обеспечили наилучшее согласие модельных и натурных данных (табл. 2.4.1.2.1.). Вся ценность проделанной работы заключалась именно в величинах этих коэффициентов, которые использовались в более подробных моделях сообщества рыб, зоопланктона и фитопланктона оз. Дальнего.

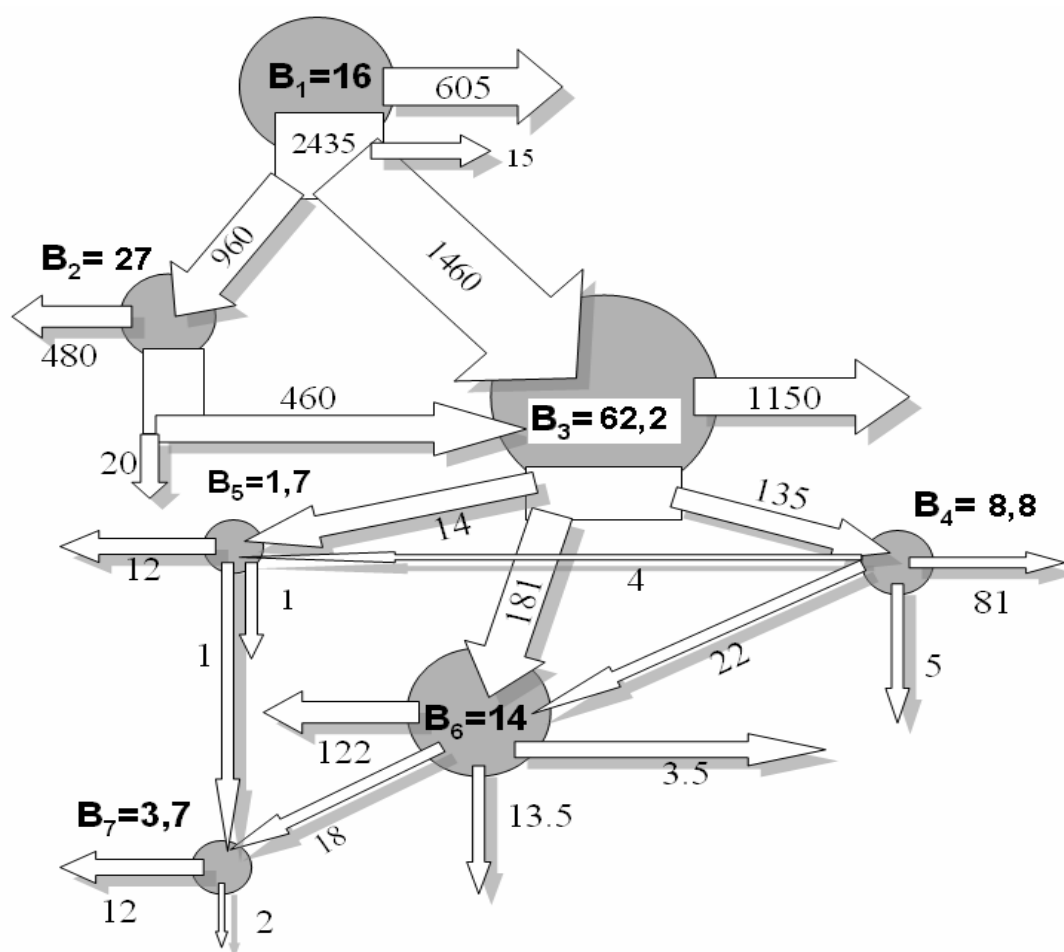


Рис. 2.4.1.2.11. Поток энергии в экологической системе оз. Дальнего (Крохин, 1969):

Потоки выражены в $\text{ккал м}^{-2} \text{год}^{-1}$, а биомассы в ккал м^{-2} . B_1 — биомасса фитопланктона, B_2 — биомасса бактериопланктона, B_3 — биомасса нехищного зоопланктона, B_4 — биомасса хищного зоопланктона, B_5 — биомасса молоди красной, B_6 — биомасса колюшки, B_7 — биомасса голец

Таблица 2.4.1.2.1.

Биомассы и продукции основных элементов экосистемы оз. Дальнего

		Биомасса (В), ккал м^{-2}		Продукция (Р), $\text{ккал м}^{-2} \text{год}^{-1}$		Р/В, год^{-1}	
		озеро	модель	озеро	модель	озеро	модель
1	Фитопланктон	16	15,8	2535	24	157	152
2	Бактериопланктон	27	21,6	820	603	30	27,9
3	Фильтраторы	62,2	75,1	570	465	9,2	28
4	Хищный зоопланктон	8,8	6,9	53	42	6,0	6,1
5	Колюшка	1,7	1,9	2	2,1	1,3	1,1
6	Молодь красной	14,3	16,6	41	41	2,2	2,5
7	Гонец	3,7	4,7	3	3,8	0,8	0,8

Сравнивая все три варианта модели экосистемы оз. Дальнего, следует отметить, что наилучшими прогностическими свойствами обладала функциональная модель, а наихудшими — энергетическая. Дело в том, что в функциональной модели наиболее широко использовался личный опыт и интуиция таких знатоков озера как Е. М. Крохин, Ф. В. Крогиус и И. М. Куренков. По своему существу, эта модель приближалась к экспертной системе. Автоматная модель основывалась исключительно на базе данных по оз. Дальнему и не использовала никаких экспертных оценок. Кроме того, при введении шкалирования данные существенно огрублялись. Достоинство автоматной модели в ее обозримости и возможности объяснения каждого шага модели. Эта модель, по существу, работает по методу прецедентов и на каждом шаге модели, можно установить, какой именно прецедент из базы данных использован, и критически оценить это решение.

Энергетическая модель основана на использовании общих закономерностей продукционной гидробиологии. В этом, конечно, ее большое достоинство, так как при ее построении использован богатый опыт школы Г. Г. Винберга по построению энергетических балансов озера Дривяты, Нарочанских озер в Белоруссии, озер Кривого и Круглого, а также озера Зеленецкого на Кольском полуострове. Но за общими закономерностями потерялась специфика озера Дальнего, как нерестового водоема нерки, и специфика климатических условий Камчатки.

2.4.1.3. Модели экосистемы Ладожского озера

К настоящему времени разработана целая серия моделей экосистемы Ладожского озера (Астраханцев и др., 2003), причем все созданные модели были ориентированы на то, чтобы получить результаты, которые бы как можно лучше соответствовали результатам наблюдений на озере. Действительно, достижение максимального соответствия между моделью и оригиналом — это магистральной путь развития экологического моделирования. Однако, не менее важным аспектом применения в экологии метода имитационного моделирования является выяснение свойств моделируемой системы, ее реакций на изменение внешней среды, внутренние связи системы, которые при обилии нелинейностей и обратных связей далеко не очевидны исходя из конструкции моделирующего алгоритма.

В данном разделе делается попытка, основываясь на упрощенном варианте модели экосистемы Ладоги выяснить свойства этой системы в различных состояниях. Такое исследование существенно не только для понимания происходящих в озере процессов, но и для оценки объема и точности тех эмпирических данных, на основании которых создается модель. Обычная практика использования в модели зависимостей и коэффициентов взятых «из литературы», конечно необходима, но опасна неопределенностью применяемых формул и числовых величин. Поэтому сведения о влиянии того или иного коэффициента на поведение всей системы в целом важны для оценки необходимой точности эмпирических зависимостей, положенных в основу модели.

В настоящем исследовании использовались результаты исследования гидрологической и термической части основной модели (Астраханцев и др., 2003) с уменьшенным числом ячеек (рис. 2.4.1.6.), которые были представлены в виде численных значений перетоков между ячейками на каждые сутки при осредненных внешних воздействиях. Новым элементом модели является введение блока рыб. Для сообщества рыб Ладожского озера разработана специальная модель (Меншуткин, 1998), включающая в себя 11 субмоделей видовых популяций рыб с выделением возрастной и трофической структуры каждой популяции. Такая детализация для исследования свойств всей экологической системы представляется излишней, поэтому состояние сообщества рыб описывается только одной переменной — биомассой сообщества рыб (F), выраженной в кг га^{-1} .

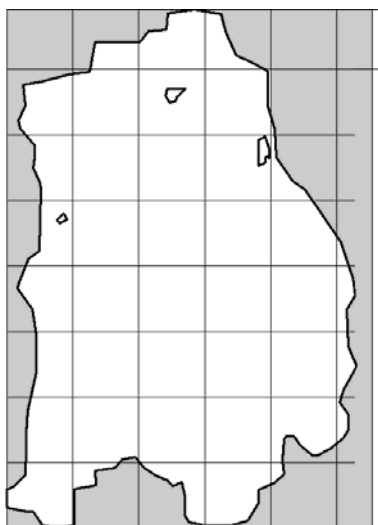


Рис. 2.4.1.3.1. Схема модели Ладожского озера с укрупненной сеткой
По вертикали границы ячеек составляли 9,5, 28, 182,5 м от поверхности воды

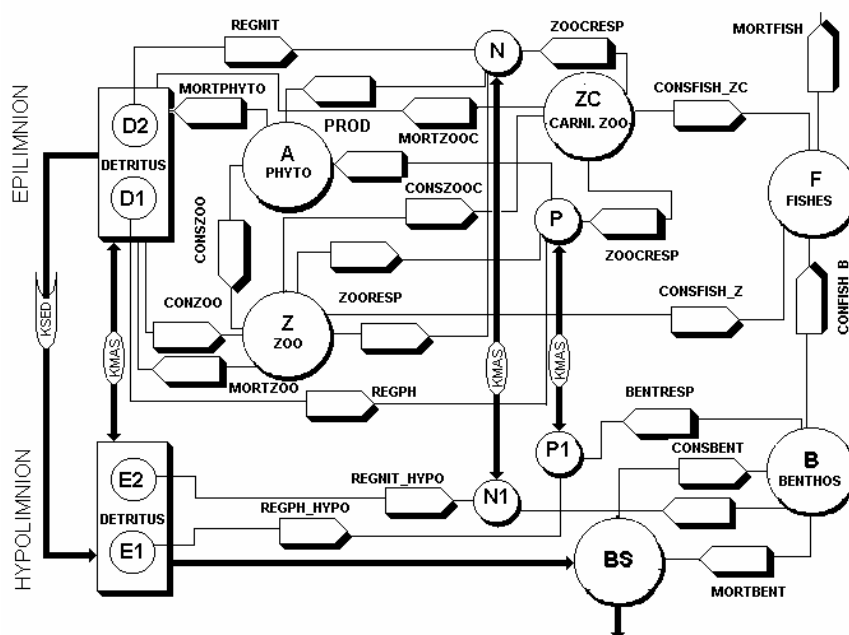


Рис. 2.4.1.7. Блок-схема ячейки модели экосистемы Ладожского озера:

A — биомасса фитопланктона, Z — биомасса нехищного зоопланктона, ZC — биомасса хищного зоопланктона, P — концентрация неорганического фосфора в эпилимнии, N — концентрация неорганического азота в эпилимнии, P1 — концентрация неорганического фосфора в гипolimнии, N1 — концентрация неорганического азота в гипolimнии, BS — часть детрита донных отложений как кормовая база бентоса, B — биомасса бентоса, F — биомасса рыб, D1 — фосфор в детрите эпилимнии, D2 — азот в детрите эпилимнии, E1 — фосфор в детрите гипolimнии, E2 — азот в детрите гипolimнии, PROD — первичная продукция фитопланктона, MORTPHYTO — отмирание фитопланктона, MORTZOO — отмирание нехищного зоопланктона, MORTZOO (отмирание хищного зоопланктона, MORTBENT — отмирание бентоса, MORTFISH — смертность рыб, ZOOCRESP — дыхание хищного зоопланктона, BENTRESP — дыхание бентоса, CONZOO — питание нехищного зоопланктона, CONZOO — питание хищного зоопланктона, CONFISH_Z — питание рыб за счет нехищного зоопланктона, CONFISH_ZC — питание рыб за счет хищного зоопланктона, CONFISH_B — питание рыб за счет бентоса, REGPH_HYPO — регенерация фосфора в гипolimнии, REGNIT_HYPO — регенерация азота в эпилимнии

На основе уже разработанной и исследованной детерминированной модели экологической системы Ладожского озера создана модель с шумящими параметрами. Показано, что при коэффициенте вариации всех исходных параметров не более 0.4 модель обладает свойствами помехоустойчивости и саморегуляции — вариабельность основных интегральных характеристик экосистемы (первичная продукция, средние биомассы и т.п.) ниже, чем вариабельность шумящих параметров. Дальнейшее увеличение дисперсии параметров может привести к срыву модели из-за несовершенства описания поведения гидробионтов в экстремальных ситуациях. Если функции распределения всех параметров приняты нормальными, то функции распределения переменных могут иметь самую разнообразную форму от равномерной до экспоненциальной в силу существенной нелинейности модели.

Все, разработанные к настоящему времени модели экологической системы Ладожского озера (Руховец и др., 2000), основаны на предположении о том, что все параметры в уравнениях, описывающих динамику экосистемы, являются постоянными величинами. Однако, подавляющее большинство функциональных связей, использованных в этих уравнениях, — это эмпирические зависимости, полученные в результате лабораторных или полевых экспериментов. Например, зависимости скорости развития ладожского фитопланктона от концентраций неорганического фосфора и азота в воде, основаны на экспериментальных данных Н. А. Петровой (Петрова и др., 1992), которые, как и другие данные этого типа, характеризуются очень большим разбросом эксперименталь-

ных точек. Аналогично обстоит дело и зависимостями трат на обмен от массы тела гидробионтов и температуры воды (Винберг, 1966) или рационами питания зоопланктона (Сущеня, 1972). Доверительные интервалы и оценки погрешностей коэффициентов в эмпирических формулах для трат на обмен или рационов приводятся далеко не всегда и относятся обычно к лабораторным экспериментам, проведенным в стабильных условиях, достаточно далеких от условий в реальном водоеме.

В модели экосистемы Ладожского озера есть целая группа параметров, которая вообще не имеет прямых экспериментальных источников. Например, коэффициенты смертности фито- и зоопланктона. Как правило, эти параметры подбирались в процессе калибровки модели. Оценить степень достоверности величин этих параметров достаточно трудно, поскольку при калибровке подбирался не один, а сразу несколько параметров и никакой уверенности в единственности и оптимальности принятых величин нет.

Исходя из приведенных выше соображений, целесообразно полагать параметры системы уравнений, описывающей поведение экологической системы Ладожского озера, не постоянными, а случайными величинами. Подобные системы называются системами с шумящими параметрами, которые применяются при исследовании электронных и радиотехнических устройств (Пугачев, 1960; Левин, 1972). Экологическое приложение систем подобного типа, по существу, еще только начинается (Morrison, 1991; Brown, Kulasiri, 1996), хотя с методологической точки зрения стохастическая природа экологических систем не вызывает сомнений (Флейшман, 1995).

Предполагалось, что каждый параметр системы представляет собой случайную величину с нормальным распределением. В качестве параметров нормального распределения выбраны не средняя и дисперсия, как это делается обычно, а средняя и коэффициент вариации (отношение стандартного отклонения к среднему), что удобнее при представлении величин разной размерности.

Определение функций распределения переменных модели производилось при помощи стандартной процедуры метода Монте-Карло, причем в качестве начального состояния выбиралось равновесное состояние модели, полученное при средних значениях параметров. Все исследования проводились при 100 реализациях, поскольку экспериментально было установлено, что дальнейшее увеличение числа реализаций практически не изменяет форму функций распределения, и значения средней и дисперсии переменных, определяющих состояние модели.

Оценить статистические характеристики каждого из 74 параметров модели не так просто. В экспериментах по определению интенсивности трат на обмен коэффициент вариации изменяется от 0.2 до 0.8, причем для рыб (Винберг, 1956) известны коэффициенты только для состояния покоя, а для движущейся рыбы данные предлагается умножить на поправочный коэффициент изменяющейся от 1.5 до 3. Многочисленные работы, выполненные после сводки Г. Г. Винберга, не внесли существенного уточнения этих коэффициентов, а скорее наоборот показали их высокую вариабельность.

По данным обстоятельной сводки (Jorgensen, Johnsen, 1989) коэффициенты, описывающие процесс фотосинтеза у пресноводного фитопланктона, имеют коэффициенты вариации, достигающие единицы. Точность определения скорости седиментации и коэффициента вертикального турбулентной диффузии так же не велика — коэффициенты вариации этих величин никак не ниже 0.5 (Филатов, 1983). Исходя из сказанного, представляется целесообразным не задавать коэффициент вариации для каждого параметра в отдельности, а разбить их на группы, внутри которых принять одинаковые коэффициенты вариации. Таких групп было выделено три: параметры, относящиеся к биологическим процессам в экосистеме (коэффициент вариации C_b), параметры, относящиеся к вертикальному переносу в экосистеме (коэффициент вариации C_v) и параметры, связанные с течениями в озере экосистеме (коэффициент вариации C_c).

В качестве базового значения коэффициента вариации было принято значение 0.4 для всех трех групп параметров. Эта величина соответствует умеренно оптимистической оценке точности лимнологических исследований крупных озер. Для олиготрофного состояния Ладожского озера данные об интегральных характеристиках за один год функционирования модели из одного и того же начального состояния приведены в таблице 2.4.1. Вариабельность этих интегральных величин оказалась существенно ниже вариабельности параметров. Например, для суммарной первичной продукции фитопланктона для всего озера коэффициент вариации составлял всего 0.04, что свидетельствует о высокой степени саморегуляции и помехоустойчивости всей системы. Максимальный коэффициент вариации у суммарной биомассы бентоса (0.48), который близок и даже несколько превосходит вариацию исходных параметров. Характерно, что вариабельность концентраций неорганического фосфора в эпилимнионе (0.05) выше, чем для неорганического азота (0.02).

Обращает на себя внимание тот факт, что асимметрия всех величин положительная, за исключением биомасс бентоса и рыб. Эксцессы всех величин (опять же кроме биомассы бентоса) отрицательны, т.е. функции их распределения более пологи и размыты, чем у нормального распределения.

На уровне временных зависимостей переменных системы в течение вегетационного периода отмечается большая вариабельность, чем для интегральных характеристик системы. На рис. 2.4.1.1.8. представлена единичная траектория динамики биомассы нехищного зоопланктона и область, занимаемая всеми 100 реализациями случайного процесса. Максимумы и минимумы величины биомассы зоопланктона могут приходиться на различные моменты времени, более того отмечались реализации с несколькими локальными максимумами. Это свидетельствует о том, что результатам, полученным на модели с постоянными параметрами можно доверять только в отношении общих тенденций, а локальные максимумы и минимумы могут быть просто артефактом неточности параметров, во всяком случае, для данного конкретного случая динамики нехищного зоопланктона.

Сезонная динамика биомассы бентоса (рис. 2.4.1.1.9.) в общих чертах сходна с динамикой зоопланктона, только относительный разброс биомасс бентоса больше, чем у зоопланктона. Ограничимся только этими примерами, хотя в процессе исследования были получены аналогичные графики для всех переменных модели.

Перейдем к рассмотрению функций распределения переменных для индивидуальных ячеек модели. Для экономии машинного времени рассматривались только распределения на 5 число каждого месяца, что вполне достаточно для выяснения общей картины динамики модели. В форме функций распределения наблюдается большое разнообразие. Например, в глубоководном районе северной Ладоги 5 мая распределение биомассы фитопланктона имеет ярко выраженную отрицательную асимметрию (рис. 2.4.1.10A.), а для того же числа, но в мелководном районе южной Ладоги эта же функция имеет небольшую положительную асимметрию и отрицательный эксцесс. В июне в северных районах Ладоги асимметрия функций распределения биомассы фитопланктона меняет свой знак и становится положительной (рис. 2.4.1.10C.). В осенние месяцы снова по всей северной Ладоге доминируют функции распределения биомассы фитопланктона с отрицательной асимметрией (рис. 2.4.1.10D.). В это же время в южной Ладоге (в частности в Шлиссельбургской губе) функции распределения биомасс фитопланктона приближаются к нормальному распределению (рис. 2.4.1.10E.)

Функции распределения биомассы зоопланктонных фильтраторов по всему озеру и во все сезоны имеют положительную асимметрию и близки по форме к распределению Пуассона или экспоненциальному (рис. 2.4.1.10F.). Для хищного зоопланктона возможны даже случаи бимодальных распределений (рис. 2.4.1.10G.).

Функции распределения биомассы бентоса в глубоководной части Ладоги характерны очень большой относительной дисперсией и часто напоминают функции равномерного распределения (рис. 2.4.1.10H.). Однако в мелководной части озера, где абсолютное значение биомасс бентоса выше, чем в глубоководной части, функции распределения имеют ярко выраженный экспоненциальный характер (рис. 2.4.1.10I.).

Функции распределения абиотических компонентов экосистемы Ладоги отличаются от функций распределения биотических компонент. Для функций распределения концентраций неорганического фосфора и азота как в эпилимнионе, так и в гипolimнионе характерны функции близкие к нормальному распределению (рис. 2.4.1.10J.).

Функции распределения концентраций мертвого органического вещества по своему характеру ближе к распределению биотических компонент системы. Так в северной части озера встречаются экспоненциальные распределения с сильной положительной асимметрией (рис. 2.4.1.10K.), а в южной части озера доминируют распределения близкие к нормальным или равномерным (рис. 2.4.1.10L.).

Функции распределения, приведенные на рис. 2.4.1.10. относятся к олиготрофному состоянию Ладожского озера при фосфорной нагрузке 40 т/год. Для мезотрофного состояния экосистемы при фосфорной нагрузке 100 т/год интегральные характеристики экосистемы приведены в таблице 2.4.1.6. По сравнению с олиготрофным состоянием вариабельность первичной продукции увеличивается (коэффициент вариации 0.07), а вариабельность биомассы бентоса снижается (0.12 вместо 0.48 в олиготрофном состоянии). Асимметрия распределения биомассы рыб продолжает оставаться отрицательной, в то время как асимметрии всех остальных рассмотренных величин — положительные. Не останавливаясь на детальном описании функций распределения отдельных переменных в конкретных ячейках модели в различные сезоны, отметим только общую тенденцию. В мезотроф-

ном состоянии озерной экосистемы не только функции распределения абиотических компонент, но и биотических становятся ближе к нормальному распределению, а распределения с большой асимметрией встречаются реже, чем в олиготрофном состоянии экосистемы.

Приведенные выше данные являются не более чем характерными примерами из громадного количества информации, получаемого при функционировании вероятностной модели с большим числом переменных.

Теперь обратимся к рассмотрению влияния на поведение системы изменения коэффициентов вариации исходных параметров. Последовательное отключение стохастичности биотических ($C_b=0$) и абиотических групп параметров ($C_v=0$ и $C_s=0$) показало, что основную долю в вариабильности всех переменных системы вносят биотические параметры. Из абиотических параметров несколько большее влияние на дисперсию переменных системы оказывает группа параметров, связанная с вертикальным переносом (коэффициент вертикальной турбулентной диффузии, параметры зависимости этого коэффициента от градиента температур и скорость седиментации).

При увеличении коэффициента вариации биотических параметров до $C_b=0.8$ не только увеличивается дисперсия выходных переменных, но и в некоторых реализациях наступает разрушение системы. Это проявляется в появлении нулевых значений биомасс таких компонентов экосистемы как бентос и рыбы, что лишено биологического смысла, а объясняется только противоречиями, связанными с неудачным сочетанием параметров типа смертность больше прироста биомассы или траты на обмен больше усвоенной части рациона. Наступление таких событий является следствием несовершенства конструкции модели и к реальной экосистеме не имеет никакого отношения.

Характерно, что любые, даже неправдоподобные, изменения коэффициентов вариации биотических параметров к разрушению системы не ведут.

Основной смысл проведенного исследования заключается в том, что все результаты, полученные при исследовании модели экологической системы Ладожского озера данной конструкции (Руховец и др., 2000) устойчивы по отношению к возможным ошибкам и отклонениям величин параметров. С другой стороны показано, что ошибки параметров (особенно биотических) не должны превышать некоторой критической величины без пересмотра и уточнения конструкции самой модели.

Другой результат связан с процедурой идентификации модели. При учете действия шумящих параметров теряет смысл. Стремление максимально приблизить траекторию функционирования модели к экспериментальным точкам, как это обычно рекомендуется (Jorgensen, 1994). Вполне достаточно, если экспериментальные точки будут находиться внутри области изменения данной переменной при шумящих параметрах. Большого приближения к реальности от модели просто нельзя требовать и все уточнения надо начинать с всемерного снижения дисперсии параметров, что бывает труднее, чем изменение конструкции самой модели и подбор средних значений параметров.

Построение модели экологической системы озера с применением техники шумящих параметров — это только первый шаг к переходу от детерминированных моделей водных экосистем к вероятностным. В практике моделирования наземных, в частности лесных экосистем, такой переход уже сделан и подавляющее число моделей наземных экосистем — стохастические (Botkin, 1993). По своему существу ближе всего к наземным сообществам и экосистемам бентосные сообщества. Применение к бентосным сообществам Ладожского озера стиля модельного подхода, характерного для планктонных сообществ, как это сделано в рассматриваемой модели экосистемы Ладоги, возможно как раз и является причиной того, что в модели поведение бентоса наиболее трудно поддается биологической интерпретации. Хотя вполне возможно, что тут все дело в специфических чертах макро- и мейобентоса глубоководной части Ладоги (Слепухина и др., 2000; Курашов, 2000), который практически никак не отреагировал на переход пелагической части экосистемы из олиготрофного состояния в мезотрофное. В рассматриваемой модели такая реакция прослеживается, что заставляет задуматься об адекватности описания в модели бентосной части экологической системы.

Тот факт, что изменчивость переменных в одной ячейке экосистемы существенно выше, чем изменчивость интегральных характеристик всей системы согласуется с теми тенденциями пересмотра классической теории экосистем, которые наметились в последнее время (O'Neill, 2001). Характерно, что изолированная ячейка рассматриваемой модели демонстрирует совершенно иные свойства, чем экологическая система в целом — без учета пространственного распределения элементов экосистемы Ладоги понять ее функционирование просто невозможно, а без учета стохастических свойств системы, попытки идентификации системы могут оказаться неэффективными.

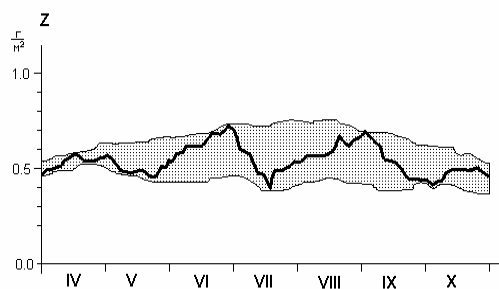


Рис. 2.4.1.8. Область изменения биомассы нехищного зоопланктона (среднее по всему озеру) по 100 реализациям функционирования модели при коэффициенте вариации параметров 0.4

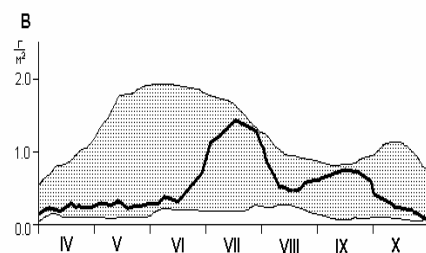


Рис. 2.4.1.9. Область изменения биомассы бентоса (среднее по всему озеру) по 100 реализациям функционирования модели при коэффициенте вариации параметров 0.4

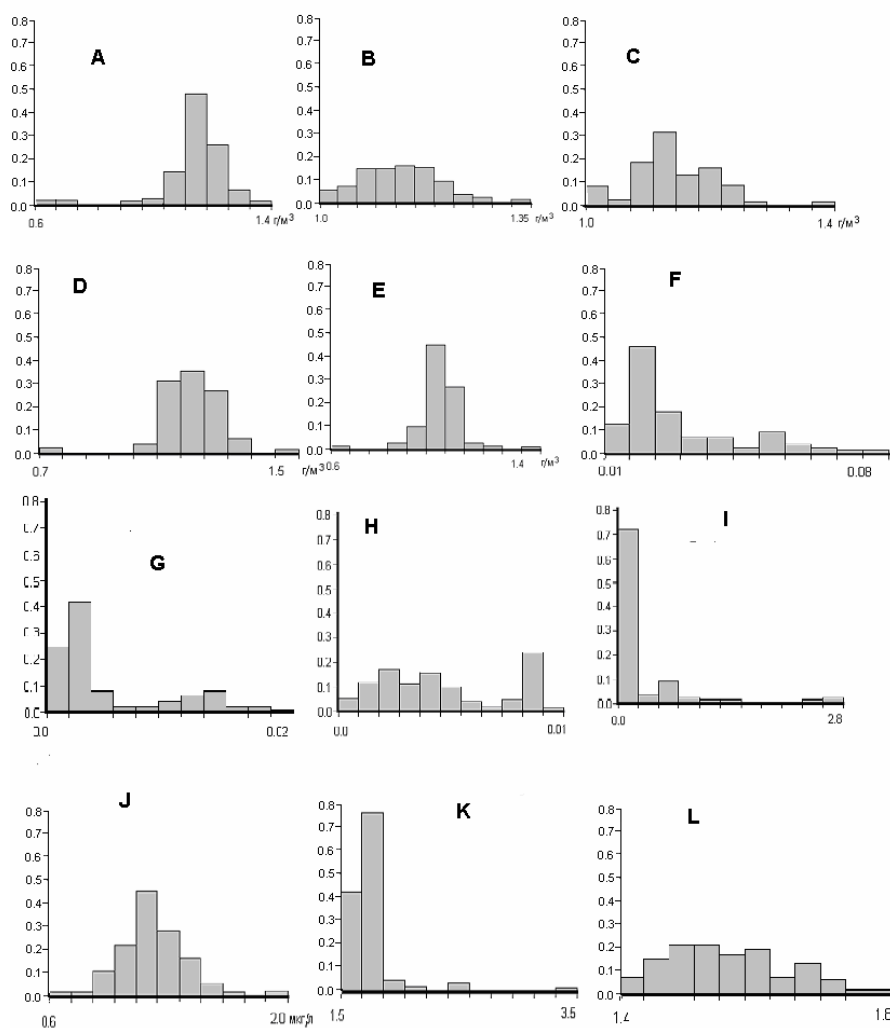


Рис. 2.4.1.10. Функции распределения характеристик модели Ладожского озера по 100 реализациям функционирования модели при коэффициенте вариации параметров 0.4:

A — биомасса фитопланктона в северной Ладоге 5 мая, B — биомасса фитопланктона в южной Ладоге 5 мая, C — биомасса фитопланктона в северной Ладоге 5 июня, D — биомасса фитопланктона в южной Ладоге 5 июня, E — биомассы фитопланктона в южной Ладоге 5 октября, F — биомассы нехищного зоопланктона в южной Ладоге на 5 мая, G — распределения биомассы хищного зоопланктона в северной Ладоге на 5 августа, H — биомассы бентоса в северной Ладоге на 5 июля, I — концентрация неорганического фосфора в эпилимнионе в центральной Ладоге 5 мая, J — биомасса бентоса в южной Ладоге 5 мая, K — концентрация неорганического фосфора в эпилимнионе в центральной Ладоге 5 сентября, L — концентрация неорганического фосфора в эпилимнионе в центральной Ладоге 5 мая

Таблица 2.4.1.5.

Статистические характеристики среднегодовых показателей для экосистемы Ладожского озера в олиготрофном состоянии

(m — средняя, s — стандартное отклонение, a — асимметрия, e — эксцесс)

	m	s	a	E
Первичная продукция ($\text{гС м}^{-2} \text{год}^{-1}$)	31.42	1.26	0.33	-0.38
Биомасса нехищного зоопланктона (г м^{-2})	0.53	0.09	0.37	-0.28
Биомасса хищного зоопланктона (г м^{-2})	0.09	0.04	0.53	-0.05
Биомасса бентоса (г м^{-2})	1.29	0.63	-0.86	0.22
Биомасса рыб (г м^{-2})	3.84	0.71	-0.41	-0.54
Концентрация неорганического фосфора в эпилимнионе (мг м^{-2})	1.62	0.08	0.39	-0.32
Концентрация неорганического азота в эпилимнионе (мг м^{-2})	18.1	0.48	0.38	-0.09

Таблица 2.4.1.6.

Статистические характеристики среднегодовых показателей для экосистемы Ладожского озера в мезотрофном состоянии

(m — средняя, s — стандартное отклонение, a — асимметрия, e — эксцесс)

	m	s	a	E
Первичная продукция ($\text{гС м}^{-2} \text{год}^{-1}$)	86.33	6.28	5.45	6.8
Биомасса нехищного зоопланктона (г м^{-2})	2.46	0.35	3.47	0.22
Биомасса хищного зоопланктона (г м^{-2})	0.66	0.17	3.53	2.22
Биомасса бентоса (г м^{-2})	0.67	0.08	1.41	0.22
Биомасса рыб (г м^{-2})	6.13	1.02	-0.39	-0.68
Концентрация неорганического фосфора в эпилимнионе (мг м^{-2})	4.24	0.69	6.65	-0.32
Концентрация неорганического азота в эпилимнионе (мг м^{-2})	74.92	12.35	6.22	-0.09

2.4.1.4. Модели экосистемы озера Байкал

Модель экологической системы озера Байкал (Меншуткин, 1987) была выполнена для выяснения возможности его эвтрофикации. По своей структуре модель была похожа на модель Ладожского озера (Астраханцев, Меншуткин, Петрова, Руховец, 2003), но, естественно, с учетом уникальных особенностей Байкала. Поскольку, как показал опыт моделирования Ладожского озера, в функционировании экосистемы глубокого озера решающую роль играет величина вертикального коэффициента турбулентной диффузии, то первым шагом в построении данной модели была оценка этого коэффициента во времени и по глубине. Для этого была создана очень простая модель, устройство которой описано в разделе 1.3. монографии о моделировании водных экосистем (Меншуткин, 1993). Здесь приводятся только результаты подбора коэффициентов вертикальной турбулентной диффузии, полученные в результате круглогодичных наблюдений в заливе Лиственничном (рис. 2.4.1.14.). Аналогичные данные были получены по данным наблюдений у Танхоя (наблюдения Капустиных в 1940—1949 годах) и у Больших Котов.

В первом варианте модели экосистемы Байкала акватория озера была разбита на 18 крупных ячеек, имеющих вертикальную структуру с выделением эпи- и гипolimниона (рис. 2.4.1.12.). В последующих вариантах число ячеек возросло до 55. Схема перетолков воды между ячейками была взята по данным гидродинамической модели Байкала, разработанной Е. А. Цветовой (1977) с некоторой корректировкой произведенной В. И. Верболовым. Поступление биогенов с водой притоков и из атмосферы, брались по данным Е. Н. Тарасовой (1975).

По существу, в каждой ячейке модели экологической системы Байкала была реализована двухслойная модель, блок-схема которой приведена на рис. 2.4.1.5. Параметры модели были, где это представлялось возможным, по данным непосредственных измерений и исследований, проводимых в Байкале.

Модель была исследована при различных фосфорных нагрузках. Характерно, что для достижения равновесного состояния при смене фосфорной нагрузки требовалось иногда до 10 лет. Это связано с очень низким значением коэффициента условного водообмена для Байкала. Основным результатом исследования модели заключался в том, что была установлена предельная фосфорная нагрузка, при которой экологическая система Байкала находилась бы в состоянии, характерном для 1950—1960 годов. Такая критическая нагрузка была определена в размере 20 тР год^{-1} . Заметим, что

в настоящее время безопасной считается нагрузка в 56 тР год^{-1} (Грачев, 2002). Возможно, что повышение критической нагрузки частично связано с изменением методики измерения концентрации фосфора в воде. Во всяком случае, приведенное значение ни с какими модельными исследованиями не связано.

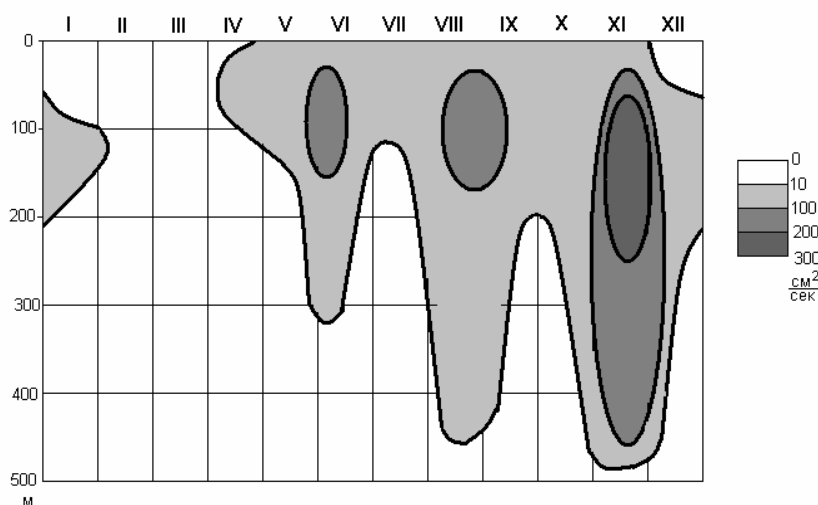


Рис. 2.4.1.4.1. Коэффициенты вертикальной турбулентной диффузии ($\text{см}^2 \text{с}^{-1}$) в заливе Лиственничном по данным термических съемок 1940—1960 годов

В настоящее время рассмотренная модель представляет только исторический интерес, поскольку существенно изменились методики определения концентраций биогенных элементов, и появилось много исследований, уточняющих понимание гидрофизических и гидробиологических процессов в Байкале (Грачев, 2002).

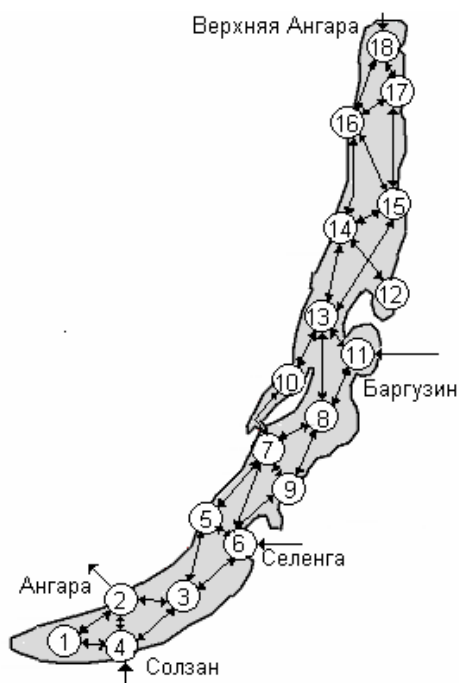


Рис.2.4.1.4.2. Схема расположения ячеек в модели экосистемы Байкала

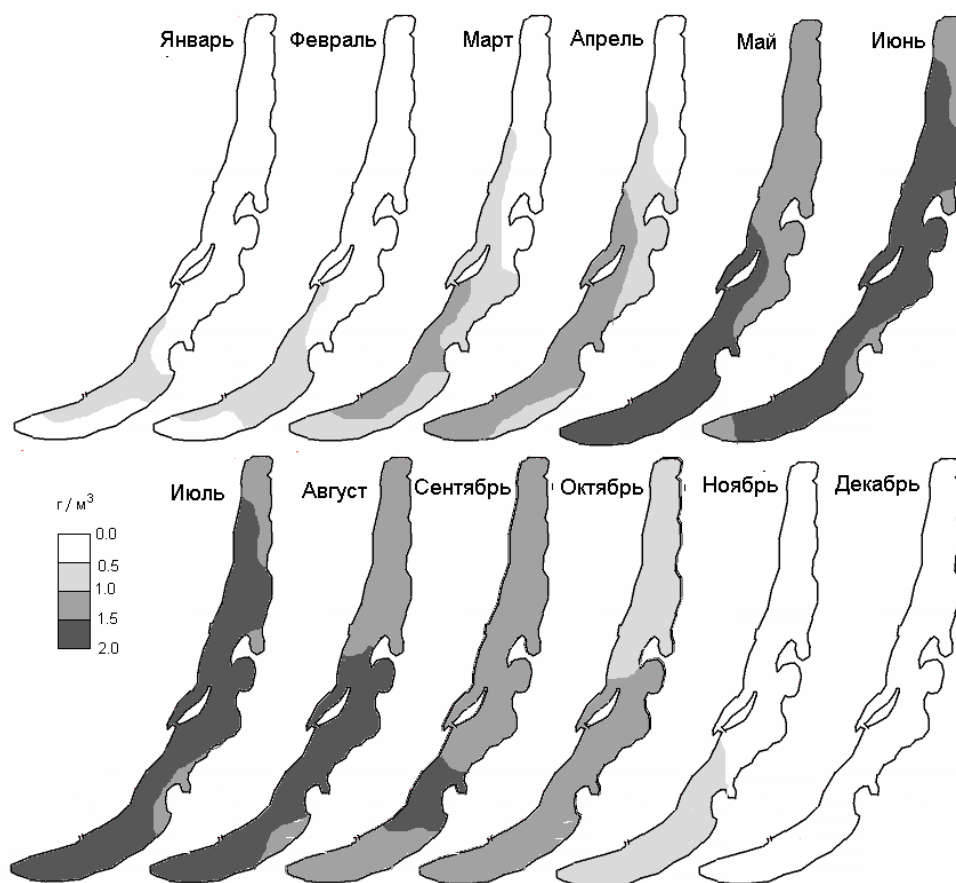


Рис. 2.4.1.4.3. Сезонные изменения биомассы фитопланктона (г м^{-3}) по модельным данным

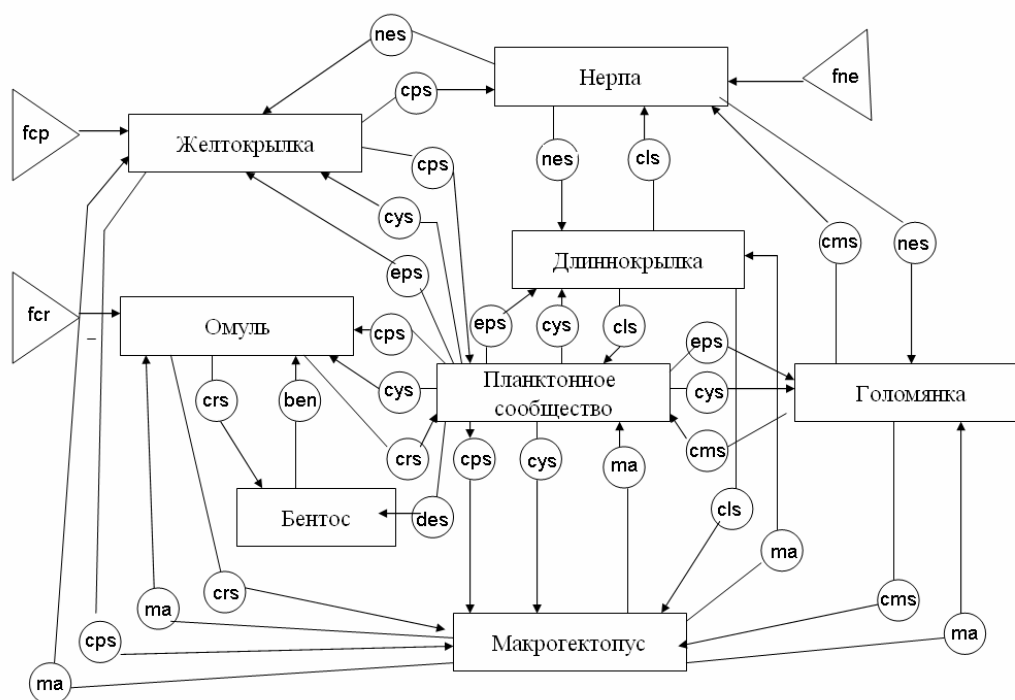


Рис. 2.4.1.4.4. Блок-схема модели экологической системы Байкала с использованием аппарата нечеткой логики.

Объяснение символов дано в тексте

Почти одновременно с разработкой модели экосистемы Байкала, основанной на балансовых соотношениях, была создана качественная модель экосистемы Байкала, основанная на применении аппарата нечеткой логики (Меншуткин, Кожова, Ащепкова, 1978). Примененный аппарат моделирования описан в разделе 1.2.5. Модель представляет собой совокупность подмоделей разной степени детализации (рис. 2.4.1.14.). Подмодель «Планктонное сообщество» объединяет переменные, характерные для смены сезонов в Байкале. Сезонная динамика присуща всем озерным экосистемам, но на Байкале она выражена особенно четко. М. М. Кожов (1962) выделил шесть биологических сезонов, характерных для Байкала: ранняя весна (февраль—апрель), поздняя весна (май—июнь), раннее лето (июль—август), позднее лето (август—сентябрь), осень (октябрь—ноябрь) и зима (декабрь—январь).

Биологический год начинается вегетацией холоднолюбивых весенних водорослей, главным образом диатомовых (ph1) и перединиевых (pp1), для которых достаточна проникающая через лед солнечная радиация (sl1). В условиях обилия биогенных элементов (n1) эти виды развиваются в значительном количестве. Максимум их численности приходится на конец периода ранней весны — перед вскрытием озера (iu). В зоопланктоне преобладают младшие стадии фильтратора *Epishura baicalensis* Sars (ep1). Весенние коловратки (rt1) особенно многочисленны в марте-апреле.

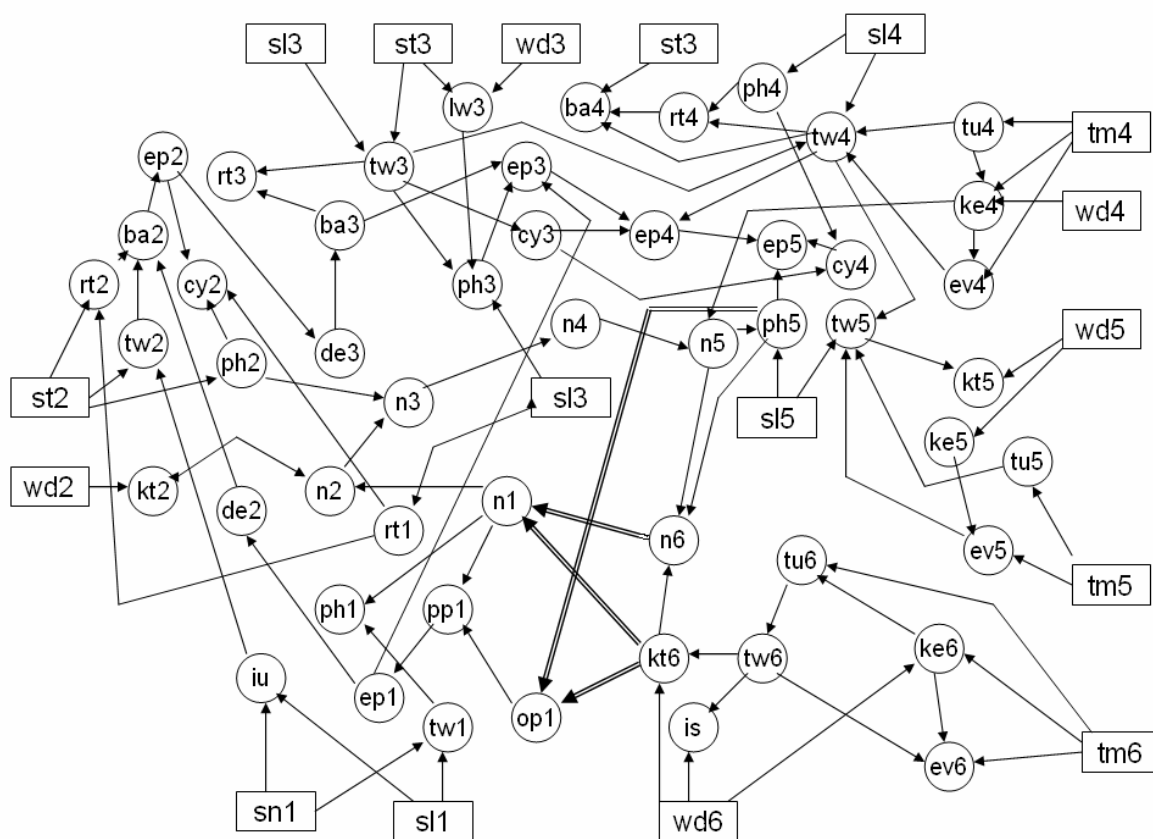


Рис. 2.4.1.4.6. Блок-схема подмодели «Планктонное сообщество Байкала»

Объяснение символов дано в тексте

Под действием солнечных лучей толщина льда начинает уменьшаться, но снег, подтаивая, спаивается со льдом. От толщины льда и снега (sn1) зависит степень проникновения света в верхний слой воды (lw1), а так же срок вскрытия озера (iu).

После вскрытия происходит интенсивное прогревание верхнего слоя воды (tw2), конвективное и ветровое перемешивание (kt2). Увеличивается солнечная радиация (sl2) и солнечные лучи глубоко проникают в толщу воды, так как ее прозрачность еще велика. На отмерших остатках (de2) живых организмов размножаются бактерии (ba2). Обилие бактериальной пищи ведет к росту коловраток (rt2). Постепенно заканчивается развитие зимнее — весенней генерации эпишуры (ep2). Появляется другой распространенный в Байкале рачок — *Cyclops kolensis* Lill. (cy2), старшие копепоиды которого питаются не только растительной пищей, но и хищничают.

В июле-августе усиливается ветровое перемешивание (wd3), возникают горизонтальные течения сгонно-нагонного характера. В этот период высокая температура верхних слоев воды (tw3) и хорошая освещенность благоприятствуют интенсивному размножению летних форм водорослей (ph3). В условиях обилия детрита развивается большое количество бактерий (ba3) и коловраток (rt3). В июле у эпишуры обычно регистрируется пик численности науплиусов летней генерации (ep3). Интенсивно развиваются циклопы (cy3).

Во второй половине августа — сентябре в хорошо прогретых водах достигают высокой численности старшие копепоидитные стадии эпишуры (ep4) и циклопов (cy4), а также круглогодичные коловратки (rt4), питающиеся бактериями (ba4).

Концу этого периода верхние слои воды начинают охлаждаться. Осень — время интенсивной вертикальной циркуляции воды (смотри рис. 1.4.1.11.) (kt5), поднимающей наверх богатые минеральными солями (n5) глубинные воды. Половозрелые особи эпишуры погружаются в нижние слои. Начинается рождение науплиусов осеннее — зимней генерации (ep5). Общая биомасса фитопланктона (ph5) уменьшается.

Зима на Байкале длится со времени установления обратной термической стратификации до ледостава (is). Весеннее конвективное перемешивание вод (kt6), интенсивность, которой определяется ветровыми условиями (wd6), приводит к максимуму концентрации биогенных элементов (n6) в поверхностных слоях. Фито и зоопланктон в этот период сильно обеднены и в модели не учитывались.

Элементы подмодели «Планктонное сообщество» меняют свое состояние раз в сезон, все остальные подмодели работают с годовым шагом. На выход подмодели «Макрогектопус» влияет среднегодовое количество эпишуры и циклопа (eps, cys), которые составляют рацион *Macrohectopus branizki* Dyb. Смертность этого рачка (mam) зависит от среднегодовой численности рыб (cms, cls, cps, crs) которые его потребляют. Количество рачков (ma) в свою очередь, влияет на приросты этих рыб (cmg, clg, cpg, crg), формируя, таким образом, регулирующую петлю обратной связи. Аналогично моделируются кормовые взаимоотношения между макрогектопусом и его пищевыми объектами (эпишурой и циклопами).

Бычок-желтокрылка (*Cottomephorus grewingski* Dyb.) представлен тремя возрастными группами (cp1, cp2, cp3), из которых последняя (cp3) нерестится на мелководье поздней весной. Выживаемость личинок и мальков (cp1) в значительной степени зависит от метеорологических условий в этот период (wd2, sl2).

У бычка-длиннокрылки (*Cottomephorus inermis* Jak.) максимальный возраст также составляет три года (cl1, cl2, cl3). Половозрелые особи (cl3) нерестятся в глубоководных районах, поэтому их икра меньше подвержена изменением погодных условий.

На вход подмоделей «Желтокрылка» и «Длиннокрылка» подаются среднегодовые значения количества рачкового планктона (ma, eps, cys), которые определяют темп роста рыб (cpg, clg). Смертность бычков (clm, cpm) зависит от среднегодового количества их потребителей — омуля и нерпы (crs, nes). Существует обратная связь с величиной смертности зоопланктона (mam, erm, sum) через среднегодовое количество бычков (cps, cls). Вылов желтокрылки регулируется величиной промыслового усилия (fcp).

Срок жизни голомянки (*Comephorus baicalensis* Pall., *C.dybowskii* Kor.) — шесть лет (cm1, cm2, cm3, cm4, cm5, cm6). Нерестятся они уже на третьем году жизни и нерестовое стадо (cme) образуют особи четырех возрастных групп. Личинки (cm1) служат пищей омулю и взрослым особям голомянки, которые в свою очередь входят в рацион нерпы. На вход подмодели «Голомянка» пода-

ется среднегодовое значение биомассы зоопланктона (ma, cys, eps), от питания которыми зависит темп роста этих рыб (cmg). Среднегодовое количество голомянки (cms) — один из факторов, определяющих смертность зоопланктона (mam, cpm, cym).

Срок жизни омуля (*Coregonus autumnalis migratorius*) принят в модели равным десяти годам (cr1, cr2, ..., cr10). Половозрелыми рыбы становятся на пятом году жизни, пополняя нерестовое стадо (cre). Нерестится омуль в реках, поэтому состояние нерестилищ (icr) имеет значение для выживания икринок (cr1). Темп роста омуля (crg) определяется условиями нагула в течении года (eps, cys, ma, ben, tws).

Среднегодовое количество омуля (crs) выполняет роль звена обратной связи, так как влияет на смертность рачкового планктона. Вылов омуля зависит, помимо его обилия, от интенсивности промысла (fcr).

На входе подмодели «Бентос» находятся показатели кормовых условий (des), связанных со среднегодовым количеством детрита и температурой воды (tws). Животные обитатели дна служат пищей омулю, поэтому обилие бентоса (ben) влияет на темп прироста омуля (crg).

В модели принято, что байкальская нерпа (*Phoca sibirica*) живет до 16 лет (ne1, ne2, ..., ne16). Возраст половозрелых особей (neg) составляет не менее семи лет. Темп роста нерпы (neg) зависит от кормовых условий года (cps, cms, cls). Обратная связь включает зависимость величины смертности рыб (csm, cmm, clm) от среднегодового количества нерпы. Промысел нерпы зависит от интенсивности охоты на этого зверя (fne).

Всего в модели фигурирует 120 переменных, из которых к выходным можно причислить вылов омуля и желтокрылки, а также промысел нерпы. Входных переменных (экзогенных факторов) в модели 20. Это характеристики погодных условий в течение года, речной сток, толщина льда, условия на нерестилищах омуля. Сюда же относятся интенсивности промысла омуля желтокрылки и нерпы.

При скачкообразном изменении входных переменных модель приходила в новое устойчивое состояние через 10-15 лет. Несмотря на обилие обратных связей заметных автоколебаний в модели не наблюдалось.

Исследование модели показало, что при повышении солнечной инсоляции возрастает среднегодовая биомасса фитопланктона, что и следовало ожидать. Однако к изменению инсоляции наиболее чувствительным оказался бактериопланктон и коловратки.

Повышение ветровой активности влияет на повышение биомассы эпишуры. На среднегодовой биомассе рыб изменение метеорологических условий почти не сказывается, исключение составляют желтокрылка и омуль. Увеличение интенсивности промысла желтокрылки и нерпы имеют существенные последствия только для обилия этих видов. Наоборот, промысловое сокращение популяции омуля существенно влияет почти на все остальные компоненты экосистемы Байкала.

В настоящем разделе рассмотрены две совершенно различные модели одного и того же природного объекта — экологической системы Байкала. Цели моделирования были разные — в первом случае требовалось определить критическую фосфорную нагрузку, а во втором качественно определить реакцию экологической системы на изменение метеорологических и промысловых воздействий. Соответственно и аппарат моделирования был выбран различный. Система конечноразностных уравнений в первом случае и нечеткая логика во втором. Естественно и результат моделирования в первом случае был количественный, а во втором, пришлось ограничиться качественными соображениями типа «больше», «меньше», «практически не влияет». Но зато во втором случае к построению модели удалось привлечь колоссальную массу знаний, накопленных при изучении Байкала, экспертные оценки, полученные при консультациях с такими знатоками Байкала как О. М. Кожова, М. Ю. Бекман, Е. А. Коряков, Э. Л. Афанасьева, И. В. Глазунов, М. Н. Шимараев и др. По-существу, подобная модель могла стать прототипом базы знаний об экосистеме Байкала. В первой модели использовались только количественные данные и, по существу, она являлась усовершенствованной и расширенной моделью Фоленвейдера (Vollenweider, 1975), применительно к условиям Байкала.

2.4.2. Модели морских и океанических экосистем

2.4.2.1. Модель Японского моря

Модель экологической системы Японского моря (Меншуткин, Виноградов, Шушкина, 1974) была, по существу, попыткой перенесения методологии построения моделей озерных экосистем в океанологическую практику. Схема расположения ячеек показана на рис. 2.4.2.1., а блок-схема самой ячейки представлена на рис. 2.4.2.2. Характерная черта Японского моря — слабое развитие мелководий. Поэтому возможно выделение пелагической части моря в виде отдельной экологической системы. Другая существенная особенность заключается в мощном и непостоянном во времени притоке воды, несущем через Цусимский пролив биогенные вещества и планктон. Кроме пассивного переноса гидробионтов, через Цусимский пролив мигрируют nektonные животные: кальмары и рыбы, входящие в Японское море весной и летом и покидающие его зимой.

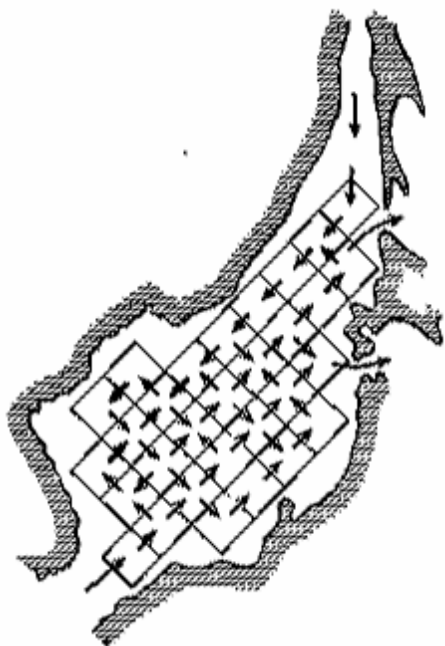


Рис. 2.4.2.1.1. Расположение ячеек и схема течений в модели экологической системы Японского моря

При построении модели акватория моря была разбита на 32 квадратные ячейки со стороной 150 км. Глубина каждой ячейки составляла 2 м. Перенос растворенных или взвешенных в воде веществ, а также фито- и зоопланктона осуществлялся течениями, схема и интенсивность которых зависела от времени (Сизова, 1961). Структура моделирующего алгоритма аналогична структуре алгоритмов, применяемых при моделировании экосистем крупных озер (раздел 2.4.2.1.1.). Отметим только учет в модели сезонных вертикальных миграций зоопланктона и приток в экосистему не только биогенов, но и организмов зоопланктона и nekтона через Цусимский пролив.

При помощи созданной модели была оценена суммарная первичная продукция Японского моря ($1280 \text{ ккал м}^{-2} \text{ год}^{-1}$), которая не противоречит данным прямых измерений (Nishimura, 1969). Годовая динамика распределения по акватории моря биомассы фито- и зоопланктона, а также nekтона (рыбы и кальмары) представлена на рис. 2.4.2.1.3. Оценить правдоподобность результатов моделирования, особенно в части бактериопланктона и детрита, оказалось затруднительно из-за скудости данных (Сорокин, 1974). На примере модели Японского моря показано, что при современном понимании функционирования морских экосистем появляется реальная возможность создания имитационных моделей, отражающих не только средние характеристики экосистемы и их вертикальное распределение, но и получить динамические карты распределения этих характеристик по акватории моря.

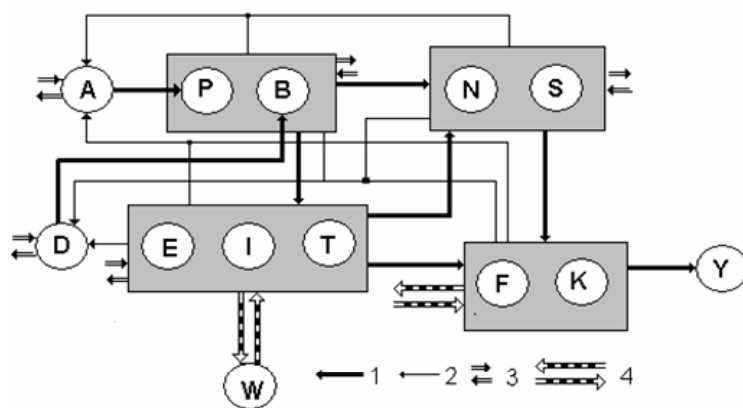


Рис. 2.4.2.1.2. Блок-схема ячейки модели экосистемы Японского моря:

1 — трофические связи, 2 — регенерация биогенов и отмирание, 3 — пассивный перенос течениями, 4 — активные миграции. А — концентрация биогенных элементов, D — детрит, P — фитопланктон, B — бактериопланктон, N — мезопланктонные хищники и эврифаги (эвфаузиды, медузы) — бореальный комплекс, S — мезопланктонные хищники и эврифаги (эвфаузиды, медузы) — тепловодный комплекс, E — бореальный эпипланктон (*Pseudocalanus tljngatus*, *Oithona similis*, *Acartia clausi*, *Appendicularia*), I — интерзональный планктон (*Calanus plumchrus*, *C. cristatus*, *C. finmarchicus*, *C. pacificus*), T — тепловодный эпипланктон (*Paracalanus parvus*, *Clausocalanus pergens*, *Calanus tenuicornis*, *Mecynocera clausi*), W — «зимующий фонд» — интерзональный планктон, находящийся зимой на глубинах более 200 м, F — рыбы, K — кальмары, Y — промысел рыб и кальмаров.

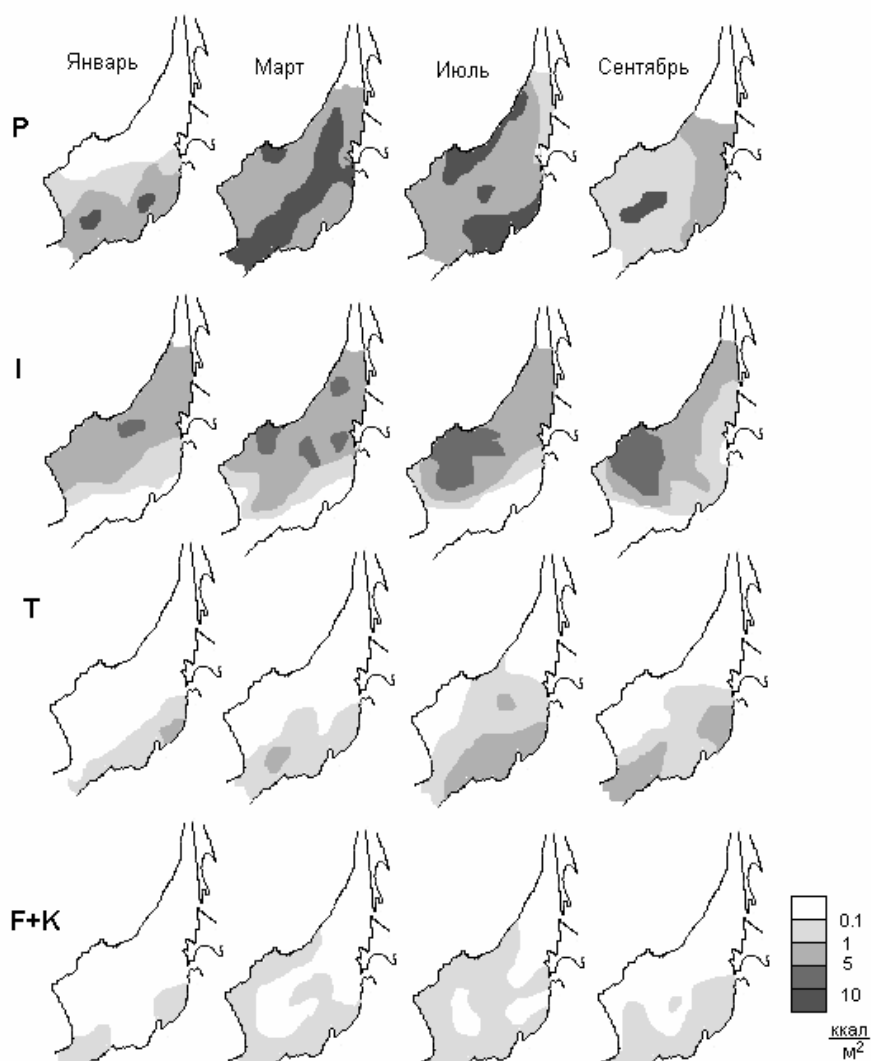


Рис. 2.4.2.1.3. Сезонные изменения биомассы фитопланктона (P), интерзональных планктонных фитофагов (I), южных форм нехищного зоопланктона (T), рыб и кальмаров (F+K) по модельным данным

2.4.2.2. Модель пелагиали Тихого океана

Следующая модель имеет дело с пелагическими сообществами Тихого океана (Меншуткин, 1979). Стимулом к созданию этой модели были трудности с построением модели Перуанского апвеллинга (Меншуткин, Цейтлин, Виноградов, 1980), которая всецело определялась внешними условиями. При переходе к моделированию всего Тихого океана появлялась возможность замыкания системы круговорота биогенных элементов, за исключением антарктического циркуляционного течения.

Цель создания предлагаемой модели заключалась в том, чтобы выяснить возможность имитации распределения фито- и зоопланктона по акватории Тихого океана на основании знания только гидрологической обстановки и продукционных свойств океанического планктонного сообщества. Согласие результатов моделирования с данными наблюдений означает правильность теоретических представлений о формировании и динамике пелагических сообществ и позволяет перейти к оценке продукционных характеристик экосистемы в целом. При этом расхождения между имитационными распределениями и результатами непосредственных измерений в океане должны служить отправным пунктом для совершенствования теоретических представлений, положенных в основу модели.

Рассматриваемая модель основана на разбиении акватории океана на 193 ячейки, как это показано на рис. 2.4.2.2.1. Ячейки вытянуты по широте, так как изменчивость характеристик океана гораздо больше в направлении север-юг, чем в направлении запад-восток. Как и в моделях Байкала и Ладожского озера (раздел 2.4.1.) рассматривается двухслойная схема расположения ячеек. Толщина верхнего слоя составляет 100 м, что соответствует представлениям о деятельном слое океана.

Схема течений, использованная в модели, базируется на фундаментальной работе Буркова (1972). Модель не замкнута относительно антарктического циркуляционного течения, поэтому предполагается, что расход воды через пролив Дрейка равен поступлению воды через пролив между Новой Зеландией и Антарктидой. Горизонтальные переносы задаются на границах ячеек, причем перемешивание за счет горизонтальной турбулентной диффузии имитировалось взаимным перетеканием воды между соседними ячейками. Матрица переносов составлена с обязательным выполнением свойства неразрывности.

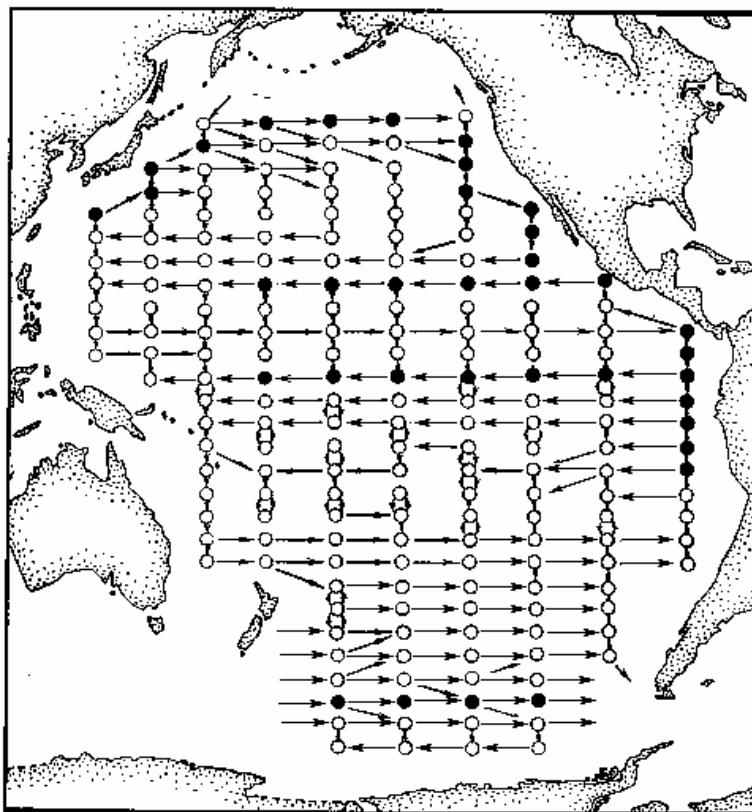


Рис. 2.4.2.2.1. Расположение ячеек и схема течений в модели экосистемы Тихого океана. Зачернены ячейки с подъемом глубинных вод

Вертикальные подъемы воды (прибрежные и океанические апвеллинги) имитируются переток из нижних ячеек в верхние, при этом опускание вод задавалось исходя из соображений неразрывности. В виду малой изученности глубинных течений в Тихом океане все нижние ячейки были представлены в модели в виде гомогенного, хорошо перемешанного образования. Это, конечно, очень грубое приближение, но ко времени выполнения рассматриваемой модели более определенных данных просто не было.

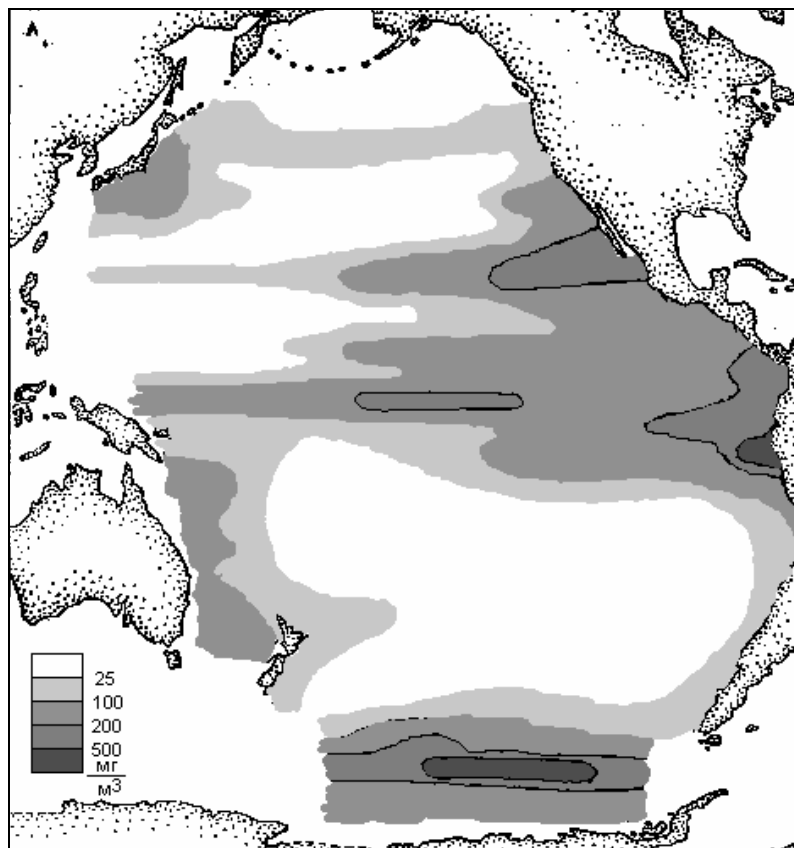


Рис. 2.4.2.2.2. Распределение биомассы зоопланктона по акватории Тихого океана по модельным данным

Состояние каждой поверхностной ячейки определялось биомассой фитопланктона, зоопланктонных фильтраторов, зоопланктонных хищников, суммарной биомассой простейших, бактериопланктона и детрита, а также концентрацией минеральных форм азота. Временной шаг модели составлял 1 сутки. Интенсивность солнечной радиации полагалась зависящей от даты и широты расположения ячейки. Лимитирующее действие минеральных форм азота на скорость фотосинтеза устанавливалось согласно уравнению Михоэлиса-Ментен. Процессы фильтрации и взаимодействия хищного и нехищного зоопланктона описываются уравнениями Ивлева. Отмирание фито- и зоопланктона регулируется при помощи постоянных коэффициентов смертности, а регенерация биогенов полагалась пропорциональной интенсивности дыхания бактериопланктона. Связь поверхностных ячеек с глубинными слоями помина апвеллигов осуществлялась путем осаждения детрита, при этом полагалось, что в глубинных слоях воды весь детрит полностью минерализуется и переходит в растворимые неорганические формы.

В качестве начального состояния модели принималось такое состояние экосистемы Тихого океана, при котором распределение всех элементов по акватории было равномерным. Система приходила в стационарный режим функционирования уже через 4-5 лет работы. Стационарность состояния оценивалась тем, что биомассы всех элементов по всем ячейкам отличались от данных предыдущего года не более чем на 1 %.

Карта распределения биомассы зоопланктона по акватории океана, полученная в результате работы модели, представлена на рис. 2.4.2.5. Эти данные относятся к началу зимы в северном полушарии. По сравнению с картой, приведенной в работе Богорова (1974) для того же периода времени (рис. 2.4.2.6.), заметна высокая степень похожести этих распределений. Заметим, что данные работы Богорова (1974) и других аналогичных сводок по распределению биомассы зоопланктона по акватории Тихого океана при построении модели никак не использовались, поэтому при проверке модели нет опасности попасть в логический «порочный круг».

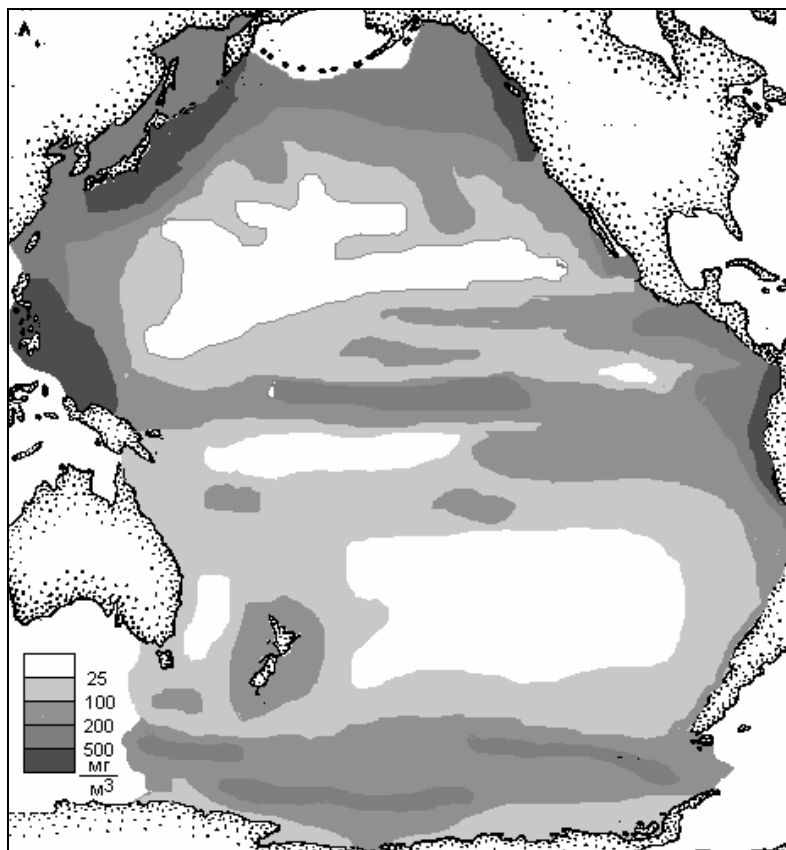


Рис. 2.4.2.2.3. Распределение биомассы зоопланктона по акватории Тихого океана поданным наблюдений (Богоров, 1974)

Существенные расхождения между моделью и натурой наблюдаются в районе Калифорнийского течения, где максимум биомассы зоопланктона, предсказанный моделью, существенно смещен от своего действительного положения. Другое отличие заключается в том, что продуктивная зона Южного океана оказалась излишне продвинутой на восток. Можно найти и другие частные несоответствия. Но гораздо важнее тот факт, что, опираясь на крайне схематизированную схему течений и упрощенную модель ячейки пелагической экосистемы, все же удалось получить правдоподобное распределение биомассы зоопланктона по акватории Тихого океана. Сравнение модельных данных по продукции фитопланктона данными непосредственных наблюдений (Кобленц-Мишке, 1977) так же показывают определенное качественное соответствие, однако абсолютные величины первичной продукции по модельным данным получились несколько выше, чем указано в упомянутой сводке.

2.4.3. Модели наземных экосистем

Наземные экологические системы существенно отличаются от водных по нескольким позициям. Во-первых, в наземных системах отсутствует подвижная водная среда, и транспорт биогенов в почве осуществляется на несколько порядков медленнее, чем в озерах и океанах. Во-вторых, почва почти абсолютно не прозрачна для солнечной радиации, поэтому фотосинтезирующая часть наземной экосистемы развивается вверх от поверхности почвы, в то время как фотосинтезирую-

На рис. 2.4.3.2. приведен вид функциональных зависимостей, использованных в модели, а ниже программа модели на языке STELLA.

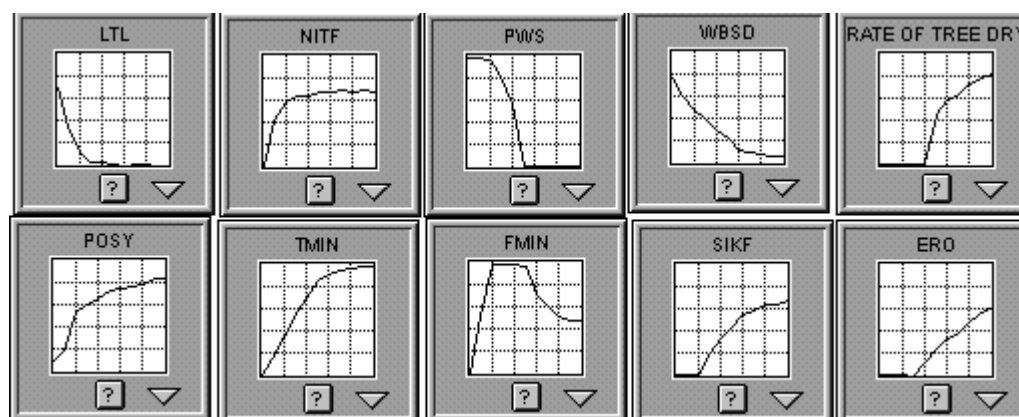


Рис. 2.4.3.2. Часть интерфейса программы лесной экосистемы. Функциональные зависимости, показанные в окнах, можно редактировать в процессе исследования модели

Ниже приведен текст программы модели на языке STELLA.

```

□ BIOM(t) = BIOM(t - dt) + (TREE_GROWTH - TREE_FRUIT_PROD - TREE_FALL - TREE_DRY) * dt
INIT BIOM = 100
INFLOWS:
  ✎ TREE_GROWTH = TR_PHOTOSYN - RESPIRATION - TREE_LEAFS1
OUTFLOWS:
  ✎ TREE_FRUIT_PROD = 0.1 * TREE_GROWTH
  ✎ TREE_FALL = 0.01 * BIOM * TREE_STRESS
  ✎ TREE_DRY = BIOM * VLWS
□ NDEP(t) = NDEP(t - dt) + (MINER + DUNG - TREE_NIT_CONS - NISK) * dt
INIT NDEP = 1
INFLOWS:
  ✎ MINER = ORGANIC * FMIN * TMIN
  ✎ DUNG = 800
OUTFLOWS:
  ✎ TREE_NIT_CONS = 5.0 * TREE_GROWTH + 20 * TREE_LEAFS
  ✎ NISK = NDEP * SIKF
□ ORGANIC(t) = ORGANIC(t - dt) + (TREE_FALL + TREE_DRY + TREE_LEAFS - MINER - ERA) * dt
INIT ORGANIC = 1
INFLOWS:
  ✎ TREE_FALL = 0.01 * BIOM * TREE_STRESS
  ✎ TREE_DRY = BIOM * VLWS
  ✎ TREE_LEAFS = TREE_LEAFS1
OUTFLOWS:
  ✎ MINER = ORGANIC * FMIN * TMIN
  ✎ ERA = ORGANIC * RREG * 0.05
○ DEGDAYS = 225 * TEMP
○ RESPIRATION = 0.0017 * TREE_LEAFS1 * 0.6 * DEGDAYS + 0.05 * BIOM

```

☐ RREG = 1
☐ RSIK = NDEP * RREG
☐ SOL = 500
☐ TEMP = 10
☐ TREE_LEAFS1 = BIOM * LTL
☐ TREE_STRESS = IF BIOM < 500 THEN 1 ELSE IF BIOM < 700 THEN 0.045*BIOM - 21.5 ELSE 10
☐ TR_PHOTOSYN = 0.00065 * TREE_LEAFS1 * PWS * POSY * NITF * DEGDAYS
☒ FMIN = GRAPH(RREG)
 (0.00, 0.00), (0.1, 0.535), (0.2, 0.69), (0.3, 0.68), (0.4, 0.61), (0.5, 0.46), (0.6, 0.365), (0.7, 0.305), (0.8, 0.28), (0.9, 0.21), (1, 0.175)
☒ LTL = GRAPH(BIOM)
 (0.00, 0.705), (100, 0.34), (200, 0.135), (300, 0.05), (400, 0.04), (500, 0.035), (600, 0.015), (700, 0.02), (800, 0.02), (900, 0.015), (1000, 0.005)
☒ NITF = GRAPH(NDEP)
 (0.00, 0.00), (100, 0.66), (200, 0.9), (300, 0.967), (400, 0.99), (500, 1.02), (600, 1.04), (700, 1.05), (800, 1.04), (900, 1.05), (1000, 1.04)
☒ POSY = GRAPH(SOL)
 (0.00, -0.45), (100, 0.00), (200, 1.78), (300, 2.08), (400, 2.40), (500, 2.73), (600, 2.78), (700, 2.88), (800, 3.00), (900, 3.23), (1000, 3.28)
☒ PWS = GRAPH(WBSD)
 (0.00, 0.995), (2.00, 0.995), (4.00, 0.98), (6.00, 0.83), (8.00, 0.575), (10.0, 0.00), (12.0, 0.00), (14.0, 0.00), (16.0, 0.00), (18.0, 0.00), (20.0, 0.00)
☒ SIKF = GRAPH(RSIK)
 (0.00, 0.00), (100, 0.348), (200, 0.588), (300, 0.696), (400, 0.81), (500, 0.906), (600, 0.978), (700, 0.978), (800, 0.984), (900, 1.04), (1000, 1.03)
☒ TMIN = GRAPH(TEMP)
 (0.00, 0.00), (3.00, 0.175), (6.00, 0.365), (9.00, 0.545), (12.0, 0.71), (15.0, 0.865), (18.0, 0.92), (21.0, 0.955), (24.0, 0.98), (27.0, 0.985), (30.0, 0.99)
☒ VLWS = GRAPH(WBSD)
 (0.00, 0.00), (10.0, 0.00), (20.0, 0.02), (30.0, 0.09), (40.0, 0.16), (50.0, 0.205), (60.0, 0.21), (70.0, 0.205), (80.0, 0.215), (90.0, 0.22), (100, 0.22)
☒ WBSD = GRAPH(RREG)
 (0.00, 38.5), (0.1, 31.0), (0.2, 24.5), (0.3, 21.3), (0.4, 16.0), (0.5, 11.8), (0.6, 7.00), (0.7, 5.75), (0.8, 5.00), (0.9, 3.75), (1, 3.75)

Модель имеет одно нетривиальное устойчивое состояние, стремление к которому из различных начальных состояний представлено на рис. 2.4.3.3. Для этого использована фазовая диаграмма в координатах — биомасса деревьев (BIOM) и запасов азота в почве (NDEP).

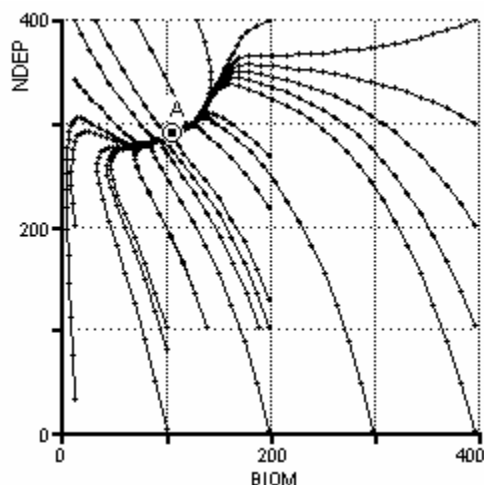


Рис. 2.4.3.3. Фазовая диаграмма в координатах биомасса — азот в почве. Показаны траектории выхода системы на устойчивое стационарное состояние (A) из различных начальных состояний

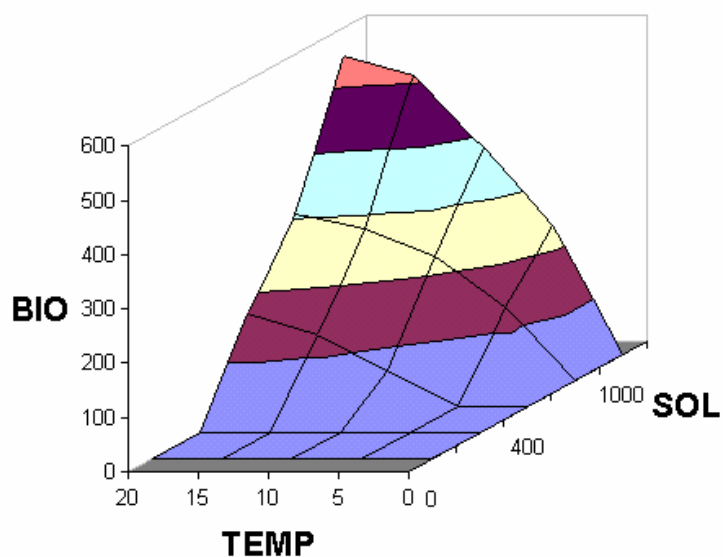


Рис. 2.4.3.4. Зависимость биомассы леса от солнечной радиации (SOL) и температурных условий (TEMP)

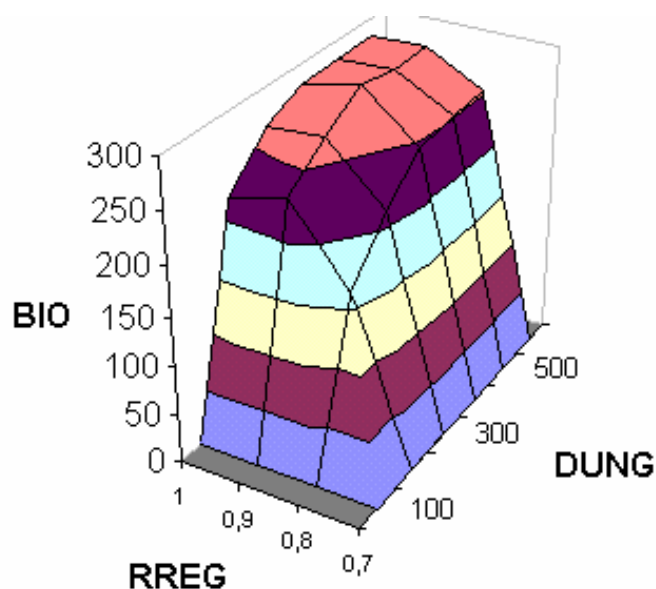


Рис. 2.4.3.5. Зависимость биомассы леса от относительной интенсивности атмосферных осадков (RREG) и поступления азота в почву (DUNG)

На рис. 2.4.3.4. представлена зависимость биомассы деревьев от солнечной радиации и температурных условий. При принятых значениях поступления азота в почву рост биомассы не достигает насыщения. С другой стороны, увеличение поступления биогенов достигает насыщения, выше которого дальнейшее внесение азота уже не приводит к росту биомассы деревьев.

Рассмотренную выше модель можно усовершенствовать (Kozak, Menshutkin, Klekowski, 2003) путем введения среднего яруса растительности — кустарников (BUSH) и нижнего — травы (GRASS), а также учета влияния крутизны склона (SLOPE) на протекание экосистемных процессов. Последнее было особенно актуально для горных лесов Карпат, для которых предназначалась модель. Это ведет к более подробному описанию прохождения световой энергии, а также процессов минерализации органического вещества.

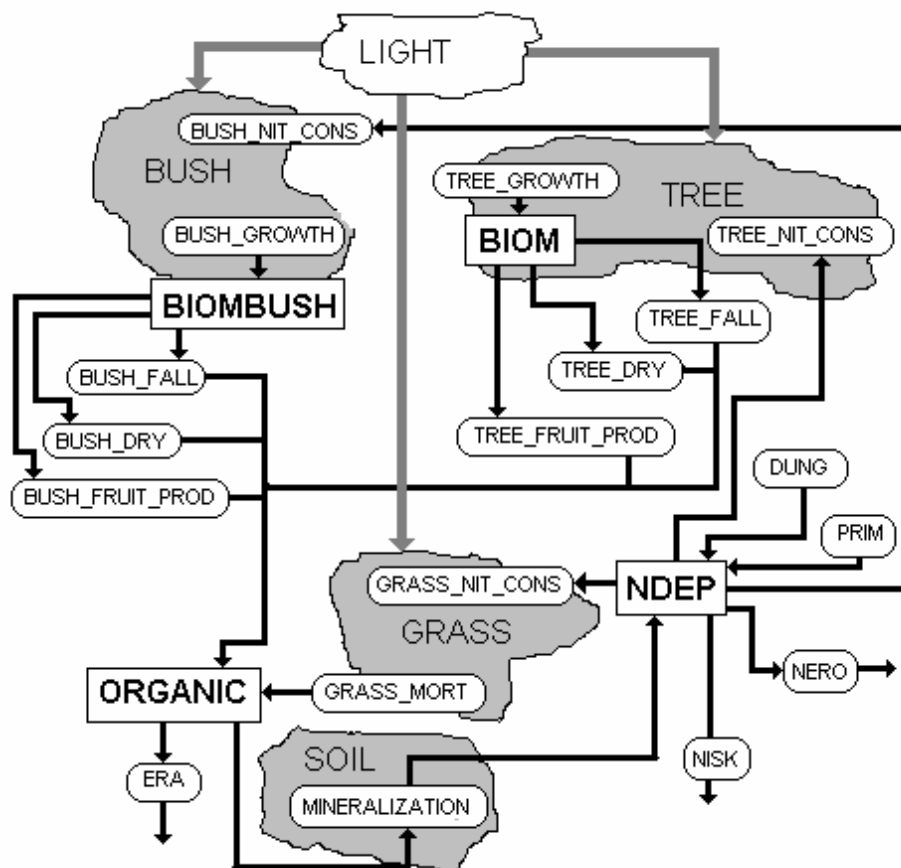


Рис. 2.4.3.6. Общая блок-схема модели:

LIGHT, TREE, BUSH, GRASS, SOIL — субмодели, BIOM — биомасса деревьев, BIOMBUSH — биомасса кустарников, NDEP — минеральный азот в почве, ORGANIC — мертвое органическое вещество в почве, TREE_NIT_CONS, BUSH_NIT_CONS, GRASS_NIT_CONS — потребление азота деревьями, кустарниками и травой, TREE_GROWTH, BUSH_GROWTH — прирост деревьев и кустарников, TREE_FALL, BUSH_FALL — опад с деревьев и кустарников, TREE_DRY, BUSH_DRY — высыхание деревьев и кустарников, TREE_FRUIT_PROD, BUSH_FRUIT_PROD — продукция в виде плодов деревьев и кустарников, GRASS_MORT — отмирание травы, ERA — эрозионный вынос, DUNG — внесение азота в виде удобрений, PRM — поступление азота с атмосферными осадками, NERO — вынос азота при эрозии почвы, NSK — вынос азота при стоке поверхностных вод

В основу модели положены уравнения баланса материи в экологической системе. Поскольку временной шаг модели принят равным одному году, то в число основных переменных модели можно не включать биомассу однолетних растений (трав), а ограничиться только биомассами деревьев (BIOM) и кустарников (BIOMBUSH). Состояние почвы определяется массой мертвого органического вещества (ORGANIC) и минеральных соединений азота (NDEP). Изменение биомассы деревьев определяется как:

$$\Delta \text{BIOM} = \text{TREE\_GROWTH} - \text{TREE\_FRUIT\_PROD} - \text{TREE\_DRY} - \text{TREE\_FALL} - \text{HOLZ}, \quad (2.6.3.1.)$$

где TREE_GROWTH — годовой прирост биомассы деревьев, TREE_FRUIT_PROD — генеративная продукция деревьев, TREE_DRY — высыхание деревьев при недостатке влаги, TREE_FALL — опад, HOLZ — вырубка древесины.

Изменение биомассы кустарников определяется аналогичным образом:

$$\Delta \text{BIOMBUSH} = \text{BUSH\_GROWTH} - \text{BUSH\_FRUIT\_PROD} - \text{BUSH\_DRY} - \text{BUSH\_FALL}. \quad (2.6.3.2.)$$

Баланс мертвого органического вещества в почве определяется исходя из соотношения:

$$\Delta \text{ORGANIC} = \text{GRASS\_MORT} - \text{MINR} + \text{BUSH\_FALL} + \text{BUSH\_LEAFS} + \text{BUSH\_DRY} + \text{TREE\_LEAFS} + \text{TREE\_DRY} + \text{TREE\_FALL} - \text{ERA}, \quad (2.6.3.3.)$$

где, помимо уже упомянутых выше величин, GRASS_MORT — биомасса отмершей травы, MINR — минерализация почвенной органики, ERA — вынос органики из почвы в процессе эрозии.

Баланс минерального азота в почве определяется как:

$$\Delta \text{NDEP} = \text{MINR} + \text{DUNG} + \text{NOX} + \text{PRIM} - \text{TREE\_NIT\_CONS} - \text{BUSH\_NIT\_CONS} - \text{NSIK} - \text{NERO} - \text{GRASS\_NIT\_CONS}, \quad (2.6.3.4.)$$

где DUNG — внесение азота в виде удобрений, NOX — результат деятельности почвенных азот-фиксаторов, PRIM — поступление азота с атмосферными осадками, TREE_NIT_CONS, BUSH_NIT_CONS, GRASS_NIT_CONS — потребление азота деревьями, кустарниками и травами, NERO — вынос азота при эрозии почвы, NSIK — вынос азота при стоке поверхностных вод.

На рис. 2.4.3.6. представлена общая блок-схема модели. Определение составляющих биотического баланса экосистемы происходит в отдельных субмоделях: LIGHT (вертикальное распространение световой энергии в экосистеме), TREE (прирост и отмирание деревьев), BUSH (прирост и отмирание кустарников), GRASS (прирост и отмирание травяного покрова), SOIL (процессы минерализации и эрозии в почве).

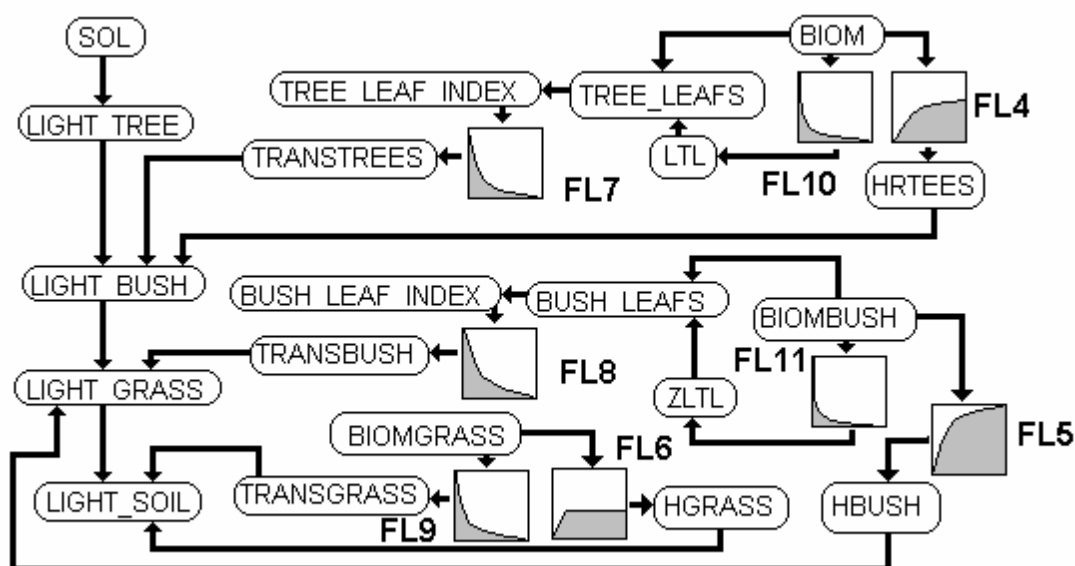


Рис. 2.4.3.7. Блок-схема субмодели вертикального распространения световой энергии (LIGHT):

В квадратах показан схематический вид функций. SOL — солнечная энергия, приходящая из атмосферы, LIGHT_TREE — солнечная энергия, достигающая деревьев, LIGHT_BUSH — солнечная энергия, достигающая кустарников, LIGHT_GRASS — солнечная энергия, достигающая травяной растительности, LIGHT_SOIL — солнечная энергия, достигающая почвы, TRANSTREES — поглощение света кронами деревьев, TREE_LEAF_INDEX — листовой индекс — отношение поверхности листьев к площади земли, занимаемой растительностью, TREE_LEAFS — биомасса листьев, LTL — отношение массы листьев деревьев к массе древесины, ZLTL — отношение массы листьев кустарников к массе древесины, HTREES — высота деревьев, HBUSH — высота кустарников, HGRASS — высота травы

Блок-схема субмодели прохождения световой энергии в экосистеме представлена на рис. 2.4.3.7. Если высота деревьев (HTREES) больше высоты кустарников (HBUSH), то солнечная энергия, достигающая земной поверхности (SOL), участвует в определении фотосинтеза деревьев без изменений (LIGHT_TREE), в том редком случае, когда кустарники выше деревьев, приходится учитывать поглощение света кустарниками. Поглощение света кронами деревьев (TRANSTREES) определяется исходя из величины листового индекса (TREE_LEAF_INDEX) при помощи функции FL7. Сам листовой индекс определяется исходя из массы листьев (TREE_LEAFS), которая, в свою очередь, зависит от отношения листовой массы к массе всего дерева (LTL). Последняя величина функционально (FL10) зависит от биомассы древостоя (BIOM).

Поглощение света кустарниками (TRANSBUSH) определяется по схеме аналогичной вычислению поглощению света деревьями, только с другими численными значениями коэффициентов.

На долю травяного покрова приходится только та часть световой энергии (LIGHT_GRASS), которая сохранилась после прохождения через листья деревьев и кустарников. Солнечная энергия, достигшая поверхности почвы (LIGHT_SOIL — эта величина будет использована в субмодели SOIL для определения температуры почвы) рассчитывается с учетом затеняющего действия травяного покрова (TRANSGRASS).

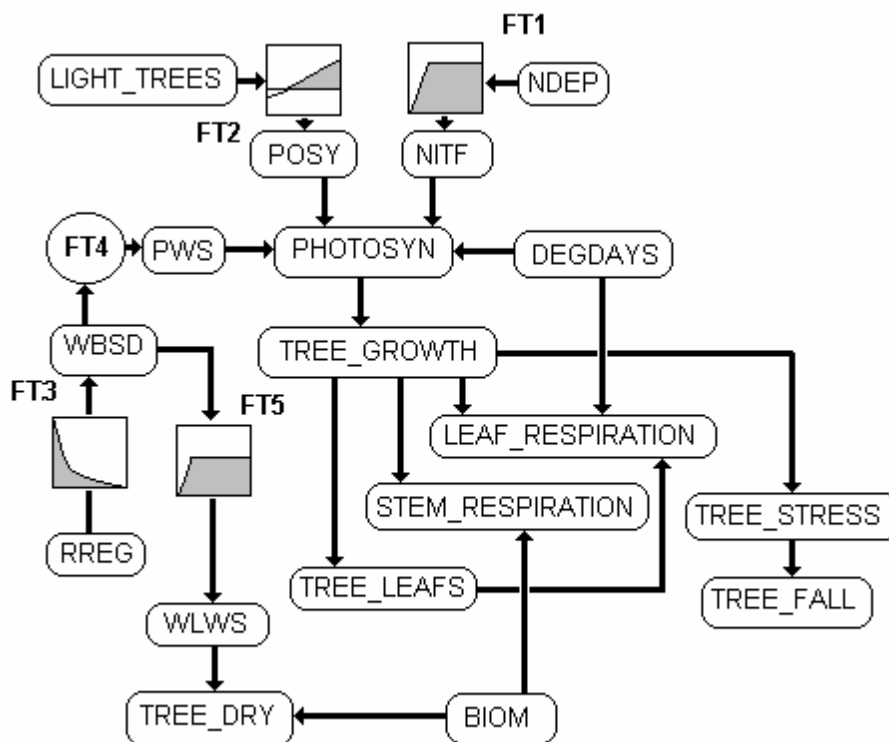
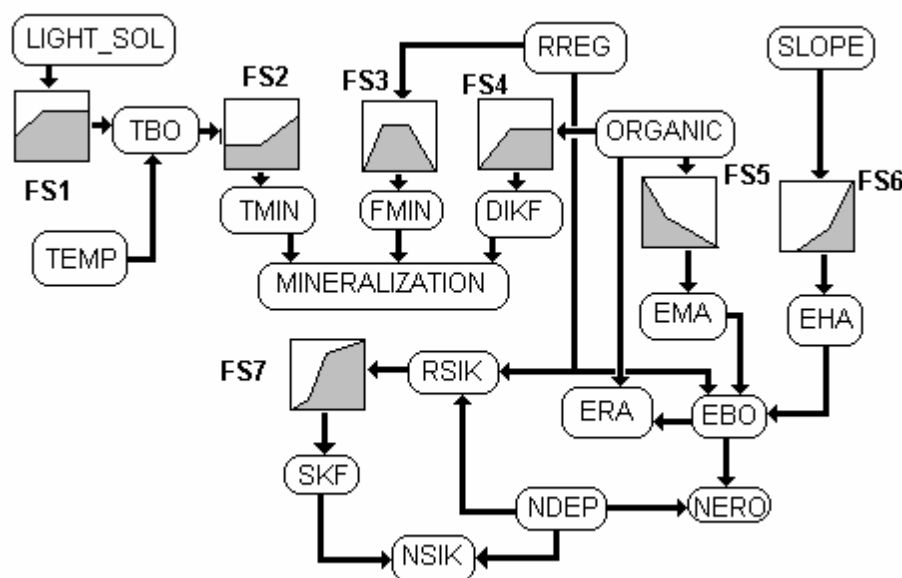
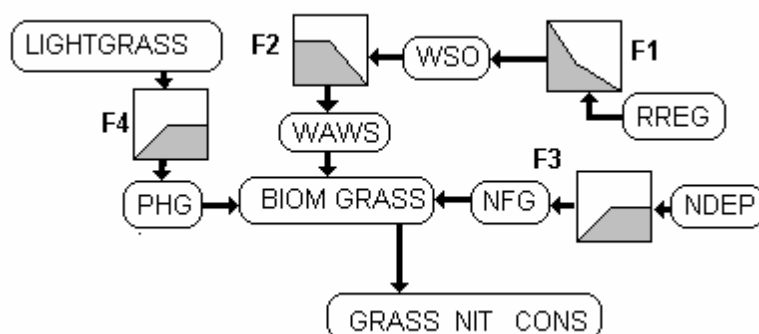


Рис. 2.4.3.8. Блок-схема субмодели древесной растительности (TREE):

PHOTOSYN — скорость фотосинтеза, POSY — ограничение фотосинтеза по свету, PWS — ограничение фотосинтеза по наличию воды, NITF — ограничение фотосинтеза по наличию азота, DEGDAYS — ограничение фотосинтеза по температуре, LIGHT_TREES — световая энергия, доходящая до деревьев, NDEP — содержание азота в почве, WBSD — дефицит влаги, RREG — количество атмосферных осадков, TREE_GROWTH — прирост древесины, DAGDAYS — количество градусодней, TREE_LEAFS — биомасса листьев, LEAF_RESPIRATION — дыхание листьев, STEM_RESPIRATION — дыхание ствола и корней, TREE_FALL — опад, TREE_STRESS — условия, ведущие к увеличению опада или гибели дерева. В квадратиках, соответствующих функциям, в упрощенном виде изображены графики этих функций

Блок-схема субмодели роста деревьев (TREE) представлена на рис. 2.4.3.8. Центральное место в этой субмодели занимает определения величины фотосинтеза в листьях (PHOTOSYN). Предполагается, что эта величина ограничивается световыми условиями (POSY), наличием воды (PWS), минерального азота (NITF) и температурными условиями (DEGDAYS). Световые условия определяются поступающей солнечной энергией (LIGHT_TREES) при помощи функции FT2, а условия минерального питания наличием азота в почве (NDEP) и функцией FT1. Ограничение фотосинтеза по количеству необходимой воды начинают действовать только в случае дефицита влаги (WBSD), который связан функцией FT3 с количеством выпадающих за год атмосферных осадков (RREG). Температурные условия фотосинтеза определяются количеством градусодней за вегетационный период (DAGDAYS). Прирост биомассы деревьев (TREE_GROWTH) определяется как разность между величиной фотосинтеза и трат на образование листьев (TREE_LEAFS), которые в конце вегетативного сезона опадают, дыхание листьев (LEAF_RESPIRATION) и дыхание стволов, веток и корней деревьев (STEM_RESPIRATION). Кроме этого учитывается возможность отмира-

ния, как целого дерева, так и его частей (TREE_FALL), при наступлении критических условий для жизнедеятельности деревьев (TREE_STRESS). Эти условия могут быть связаны с отравляющими загрязнениями окружающей среды, действием паразитов и стихийных бедствий.



Блок-схема субмодели роста травы (GRASS) представлена на рис. 2.6.3.9. Биомасса выросшей в данный год травы (BIOM GRASS) определяется световыми условиями на уровне нижнего

яруса экосистемы (PHG), поступлением воды (WAWS) и минеральных питательных веществ из почвы (NFG). Световые условия на уровне травяного покрова определяются исходя из поглощения света листвой деревьев и кустарников (субмодель LIGHT), если, конечно, такие в экосистеме присутствуют, как функция F4 от освещенности LIGHTGRASS. Дефицит влаги в почве, которая необходима для успешного произрастания травы (WSO), зависит от количества выпадающих за год атмосферных осадков (RREG) по функциональной зависимости F1. Потребление азота при росте травы (GRASS_NIT_CONS) определяется исходя из наличия азота в почве (NDEP) и функции F3. Кроме этого, предусмотрена имитация выкачивания травы (MOW) с выходом соответствующего количества органического вещества и азота из экологической системы.

Блок-схема субмодели процессов, происходящих в почве, (SOIL) представлена на рис. 2.6.3.10. Центральное место в этой субмодели занимает процесс минерализации органического вещества (MINERALIZATION). Скорость минерализации ограничивается температурными условиями (TMIN), содержанием воды в почве (FMIN) и наличием мертвого органического вещества (DIKF). Температура почвы (TBO) определяется средней температурой воздуха (TEMP) и прямой солнечной радиацией, которая достигает уровня почвы (LIGHT_SOIL). Влажность почвы полагается зависящей от количества атмосферных осадков при учете функциональной зависимости FS3. Зависимость количества минерального азота, полученного в результате разложения органического вещества, определяется при прочих равных условиях еще и исходным количеством органики в почве (ORGANIC).

Процессы эрозии почвы связаны, в первую очередь, с углом наклона площадки, на которой располагается моделируемая экосистема, к горизонту (SLOPE). Количество выносимого из почвы органического вещества (ERA) определяется не только наклоном (ENA), но и количеством выпадающих осадков (EBO) и содержанием органики в почве (EMA). В этой же субмодели вычисляются потери почвы минерального азота в результате эрозии (NERO) и смыва поверхностным стоком (NSIK). Относительная доля вещества почвы, уносимая водой (RSIK) определяется исходя из величины атмосферных осадков.

Для базового варианта модели были приняты условия, характерные для региона Бещад (среднегодовая температура воздуха 10° , осадки 10 мм в год, интенсивность солнечной радиации $250 \text{ ватт м}^{-2} \text{ сут}^{-1}$). При начальном запасе минерального азота в почве 5 кг га^{-1} и интенсивности поступления азота с атмосферными осадками $20 \text{ кг га}^{-1} \text{ год}^{-1}$, модель через 250 лет выходит на стационарное состояние.

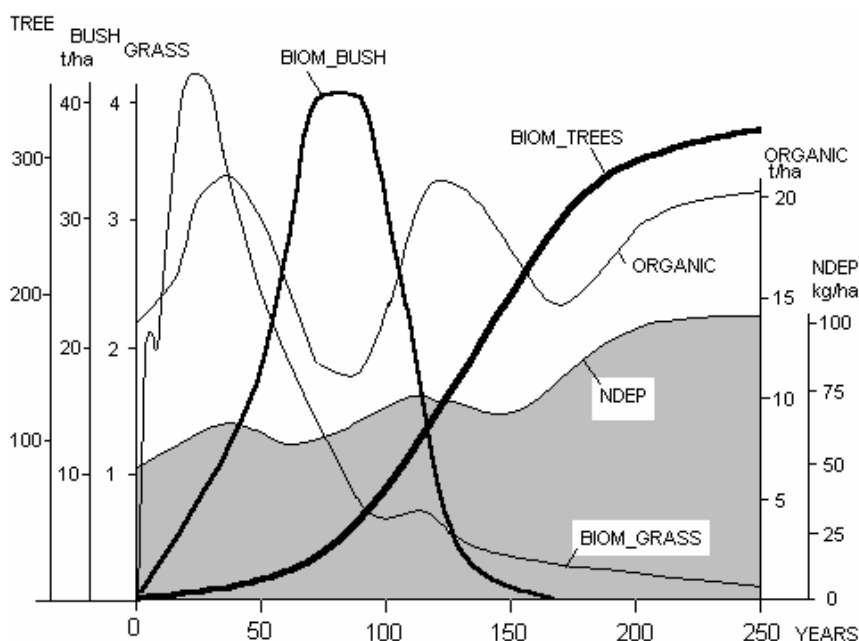


Рис. 2.4.3.11. Динамика биомассы деревьев (BIOM_TREES), кустарника (BIOM_BUSH) и травы (BIOM_GRASS), а так же содержания органического вещества (ORGANIC) и минерального азота (NDEP) в почве при среднегодовой температуре 10° , осадках 10 мм в год и нулевом угле наклона площадки

Переходной процесс показан на рис. 2.4.3.11. Первые 10 лет характеризуются бурным развитием травяного покрова, биомасса которого достигает в максимуме 4 т га^{-1} . Далее биомасса трав начинает быстро падать, а биомасса кустарников возрастает и достигает максимума около 40 т га^{-1} к 50-70 годам от начального состояния. Биомасса деревьев к этому времени достигает примерно таких же значений, но в дальнейшем биомасса деревьев неуклонно растет и достигает значений 390 т га^{-1} через 5 лет после начального состояния, а биомасса кустарников сходит к нулевым значениям из-за недостатка света. В предельном состоянии биомасса травяного покрова составляет всего 0.14 т га^{-1} . Содержание органического вещества в почве испытывает сильные колебания при перестройках в составе экосистемы, но потом стабилизируется на уровне 20 т га^{-1} . Содержание неорганического азота в почве подвержено меньшим колебаниям во времени, чем содержание органики, и, после первоначального накопления, эта величина так же стабилизируется.

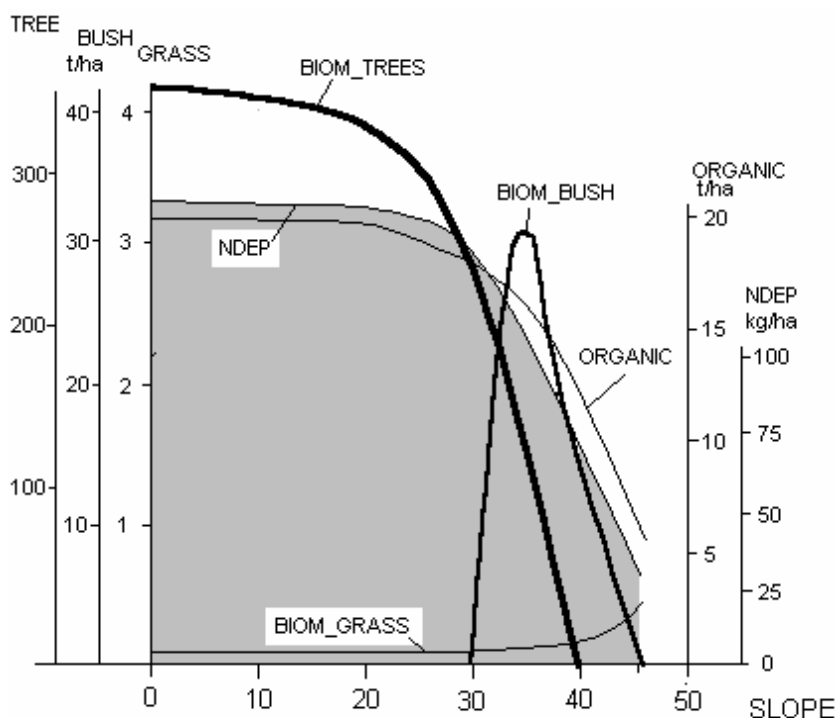


Рис. 2.4.3.12. Зависимость биомассы деревьев (BIOM_TREES), кустарника (BIOM_BUSH) и травы (BIOM_GRASS), а так же содержания органического вещества (ORGANIC) и минерального азота (NDEP) в почве от угла наклона площадки (SLOPE)

На рис. 2.4.3.12. приведена зависимость устойчивых состояний модели исследуемой экосистемы (5 лет от начального состояния) в зависимости от крутизны склона. В диапазоне углов наклона от 0 до 20—25 градусов характеристики экологической системы меняются мало, но дальнейшее увеличение крутизны склона приводит к резкому сокращению биомассы деревьев и росту биомассы кустарников, которые при горизонтальном положении площадки отсутствовали вовсе. При угле наклона в 40 градусов древесная растительность вообще не может существовать, а биомасса кустарников сокращается и доходит до нуля при наклоне в 45 градусов. Только травяной покров продолжает существовать при больших углах наклона и даже несколько увеличивает свою биомассу. Усиление процессов эрозии и смыва органики и минерального азота при крутизне склона более 20—25 градусов приводит к резкому обеднению почвы органикой и биогенами, что и является причиной перестройки экосистемы.

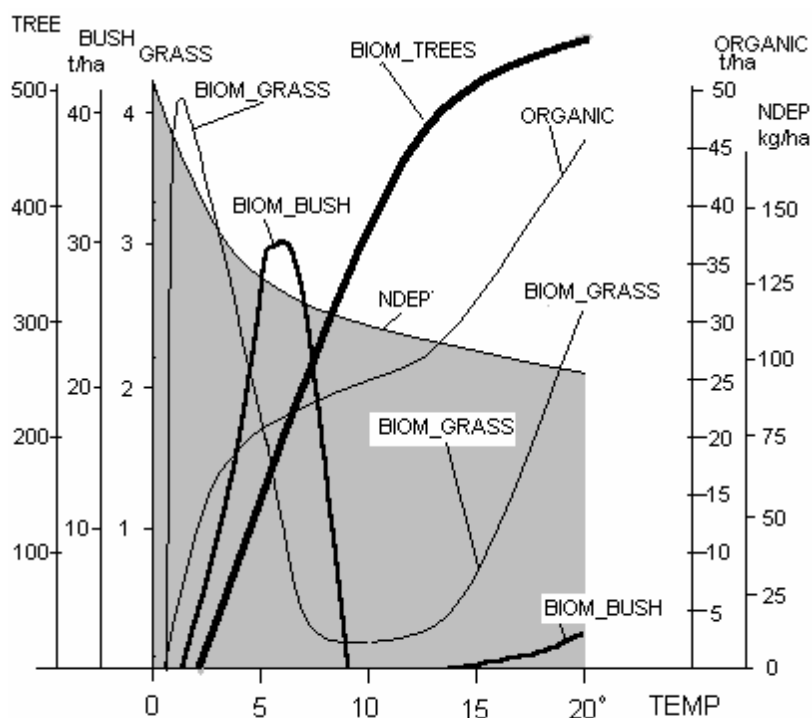


Рис. 2.4.3.13. Зависимость биомассы деревьев (BIOM_TREES), кустарника (BIOM_BUSH) и травы (BIOM_GRASS), а так же содержания органического вещества (ORGANIC) и минерального азота (NDEP) в почве от среднегодовой температуры (TEMP)

Зависимость предельных (климаксных) характеристик экосистемы от среднегодовых температур и соответствующего им числа градусодней представлена на рис. 2.4.3.13. Снижение температуры приводит к последовательной замене доминирующих в системе древесных сообществ, кустарниковыми, а, в крайнем случае, и травяными сообществами. При нулевом количестве градусодней система вообще перестает существовать. С понижением температуры снижается содержание органического вещества в почве и растет концентрация минерального азота. Последнее происходит из-за сохранения постоянного поступления азота из атмосферы, и невозможности его использования на рост растений. Повышение среднегодовой температуры до 20 градусов ведет к росту биомассы деревьев до 6 т га⁻¹ и появлению кустарников в нижних ярусах леса, несмотря на сохранение затеняющего действия крупных деревьев, достигающих высоты 40 м. Биомасса травяного покрова с ростом температуры так же повышается.

На рис. 2.4.3.14. приведена зависимость устойчивых состояний модели исследуемой экосистемы в зависимости от количества выпадающих атмосферных осадков. При снижении количества поступающей воды биомасса деревьев сокращается и при осадках ниже 5 мм в год достигает нуля и экосистема приобретает степной характер. Количество органики в почве при этом существенно сокращается. Усиление увлажнения так же ведет, при прочих равных условиях, к сокращению биомассы лесных сообществ, однако, при этом увеличивается количество органического вещества в почве и происходит его накопление. Модель приобретает при этом черты болотной экосистемы, поскольку скорость минерализации почвенной органики существенно сокращается из-за высокой влажности почвы. При количестве осадков свыше 25 мм в год в экосистеме сохраняется только травяная растительность и происходит интенсивное накопление органического вещества. Если при этом повысить температуру воздуха и число градусодней, то модель имитирует состояние влажного тропического леса с высокими значениями биомасс всех компонентов.

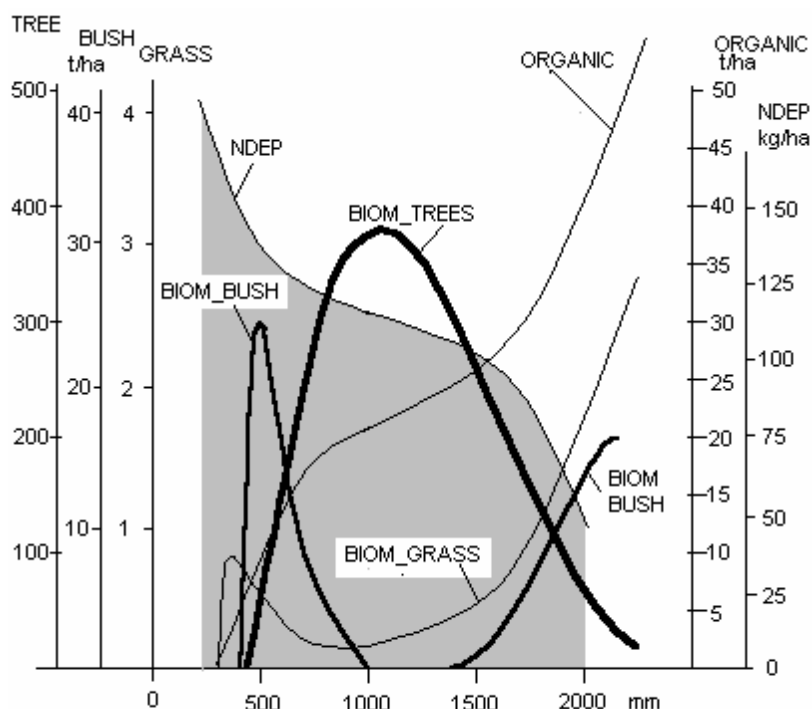


Рис. 2.4.3.14. Зависимость биомассы деревьев (BIOM_TREES), кустарника (BIOM_BUSH) и травы (BIOM_GRASS), а так же содержания органического вещества (ORGANIC) и минерального азота (NDEP) в почве от годового количества атмосферных осадков (RREG)

Теперь перейдем к исследованию антропогенных воздействий на экосистему. Ежегодное выкашивание травы до 20% от наличной биомассы мало сказывается на климатском состоянии системы, но превышение этого значения приводит к тому, что древесная часть экосистемы резко сокращается и при 60% выкоса уже не может существовать. При ежегодном изъятии из экосистемы 40% травостоя биомасса кустов достигает максимума, но при большей интенсивности сенокоса и она стремится к нулевым значениям. При постоянном сенокосе с интенсивностью более 60% трава является единственной составляющей растительной части экосистемы. При этом концентрация органического вещества и минерального азота в почве существенно сокращается.

Внесение минеральных удобрений не только повышает биомассу древостоя, но и ускоряет процесс смены кустарникового сообщества древесным. Одновременное применение минеральных удобрений и полного изъятия из экосистемы биомассы травы может привести к неустойчивым режимам функционирования экосистемы. Так при внесении 38 кг азота на га ежегодно экосистема существовала в течение 250 лет как типичная луговая, однако затем, без всяких изменений внешних условий превратилась в типичную лесную. Практически, очевидно, такое маловероятно из-за уничтожения молодых деревьев при сплошном сенокосе, однако избыточное внесение минеральных удобрений чревато резкими структурными преобразованиями в экосистеме.

Сплошная вырубка леса приводит к повторению сукцессионного цикла луговое сообщество — кустарник — лесное сообщество. Частичная вырубка леса позволяет поддерживать сообщество в стационарном состоянии при получении постоянной продукции в виде древесины. Однако вырубка более 10% биомассы леса ежегодно приводит к гибели лесного сообщества и замещению его кустарником. Область рациональных постоянных рубок лежит в области 1-2 % биомассы, однако настоящая модель слишком примитивна, чтобы с ее помощью решать задачу рационального лесного хозяйства.

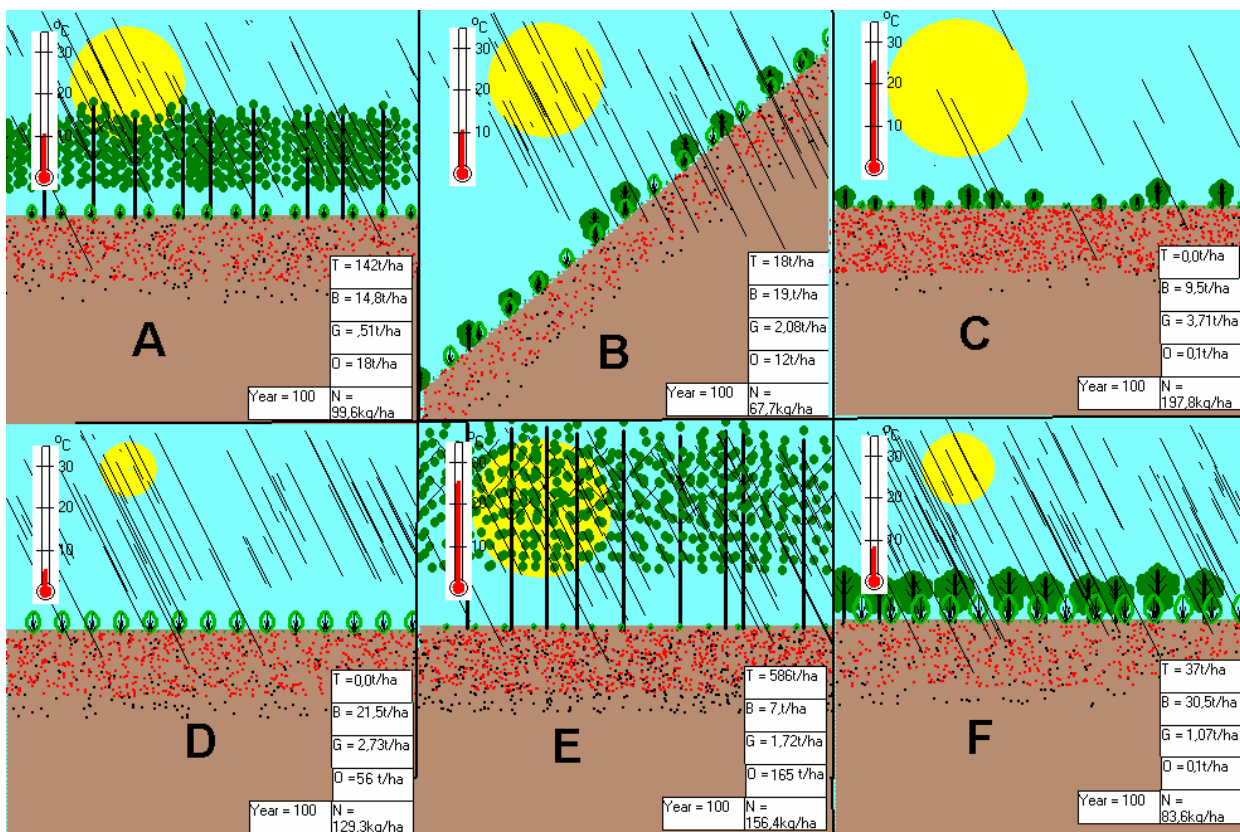


Рис. 2.4.3.15. Отображение на интерфейсе модели растительного сообщества устойчивых состояний модели при различных внешних воздействиях:

А — умеренные условия увлажнения и температуры, трехъярусное сообщество, В — те же условия, что в А, но уклон 4 — существенное снижение фитомассы сообщества, С — условия недостатка воды при высокой температуре — степное сообщество, D — условия низких температур и низкой солнечной радиации — сообщество лесотундры, Е — высокие температуры и сильное увлажнение — сообщество тропического леса с отсутствием подлеска, F — низкие температуры и умеренное увлажнение — сообщество северной тайги (Т — биомасса деревьев, В — биомасса кустарников, G — биомасса травы, О — органическое вещество в почве, N — азот в почве)

На рис. 2.4.3.15. представлена возможность в рамках созданной модели имитации растительных сообществ различных природных зонах от тундры до тропического леса и полупустыни.

2.4.4. Экспертная система «Озера Карелии»

Для наиболее изученного в России озерного региона — Карелии разработана экспертная система для классификации озер, определения трофического статуса, оценки водных и биологических ресурсов. С помощью системы, имеется возможность оценить ихтиомассу, возрастную структуру популяций, и определить рациональные пути промыслового использования сообщества для получения максимального вылова и сохранения биологического разнообразия озер. Экспертная система (ЭС) для классификации озер, определения трофического статуса разработана на основе математического аппарата, применяемого в системах искусственного интеллекта (Меншуткин, Филатов, Потахин, 2009), а оценка динамики рыбного населения водоемов получено посредством моделирования ихтиоценозов. Популяционный подход, изложенный в монографии Г.В.Никольского (1965), представляет собой необходимый фундамент, рассматриваемых в настоящей работе, моделей сообществ рыб. Как показано во второй части работы, модели популяций рыб являются подмоделями общей модели сообщества, хотя модель сообщества не представляет собой простое объединение моделей популяций. В пределе, сообщество рыб может состоять только из популяции только одного вида рыб (например, окуня). Такие примеры для озер Карелии имеются.

Модели, описанные в настоящей работе, представляет собой фрагмент экспертной системы по определению свойств и оптимизации использования природных ресурсов озер Карелии. При соединении с банком данных по озерам Карелии модели сообществ рыб, населяющих эти озера, представляют собой аппарат не только для уточнения рыбной продуктивности данных водоемов, но и построения планов их рационального хозяйственного использования

Разработанная система может служить прототипом при разработке экспертных систем озер, по которым мало или нет непосредственных наблюдений для разных ландшафтных зон Российской Федерации, где насчитывается более 2 млн. озер и задача корректного оценивания водных и биологических ресурсов в условиях недостатка или отсутствия информации, весьма актуальна.

Классификация озер Карелии с использованием аппарата нечеткой логики

В связи с отсутствием или недостатком информации о ресурсах озер, главным образом биологических, требуется разработать новые эффективные методы и средства их изучения. Для условий недостатка или отсутствия данных предлагается разработка экспертной системы (ЭС) с использованием методов искусственного интеллекта, применением математического аппарата нечеткой логики. Разработка выполнена на примере наиболее изученного в России озерного региона — Карелии (Григорьев, Грицевская, 1959; Справочник...1959; Каталог озер и рек Карелии, 2001; Китаев, 1994; Литвиненко и др., 1998; Современное состояние... , 1998; Водные ресурсы Карелии, 2006).

Для разработки ЭС в ИВПС КарНЦ РАН была создана база данных по морфометрии, гидрологии, гидрохимии и гидробиологии для 100 наиболее изученных озер на основе разработанной ранее ГИС «Озера и реки РК» Каталог озер и рек Карелии, 2001 (Рис. 2.4.4.1.).

На предварительном этапе создания ЭС была выполнена классификация озер методами многомерной статистики, факторного, кластерного и логико-информационного анализа с использованием метода многомерного шкалирования (Китаев, 2007; Меншуткин, Филатов, Потахин, 2009). С использованием экспертной системы определен трофический статус этих озер. И на конечном этапе применена разработанная ЭС для корректной классификации озер Карелии. Разработанная методика может использоваться для более однозначного, чем ранее оценивания ресурсов озера, применяться как инструмент управления для охраны и рационального использования озер и их ресурсов. Классификация озер Карелии осуществлялась неоднократно многими исследователями (Герд, 1956; Китаев, 1984; Лозовик и др., 2003). Все классификации основывались на выделении какого-либо одного признака или группы сходных признаков. Характерной особенностью ранее применявшихся подходов заключается в отсутствии конструктивного алгоритма восстановления неизвестных характеристик озера после отнесения его к определенному классу. В лучшем случае, указывались очень широкие границы изменения недостающих характеристик без установления степени достоверности. При применении методов многомерного статистического, факторного анализа все признаки считаются равноправными и нормируются в диапазоне от 0 до 1, озера Карелии представляют собой достаточно гомогенную систему без четкого разделения на классы. Таким образом, однозначная классификация, относящая каждое озеро к одному какому-то классу, будет в значительной мере искусственной и давать в некоторых случаях ошибочные результаты. Известно, что статистические распределения некоторых характеристик озер Карелии далеки от нормального (Меншуткин, Филатов, Потахин, 2008). В таких случаях рекомендуется обращаться к методам непараметрической статистики и использовать математический аппарат нечетких множеств и нечеткой логики (Кофман, 1982, Поспелов, 1986; Klir, Folger, 1988). Аппарат информационно-логического анализа достаточно хорошо зарекомендовал себя в ландшафтных исследованиях (Арманд, 1975).

Для оценки связей, построения эффективных моделей озерных экосистем, было проведено всестороннее изучение озер, которые рассматриваются в совокупности, как единое целое, состоящее из неповторимых индивидуальностей (Меншуткин, 2005).

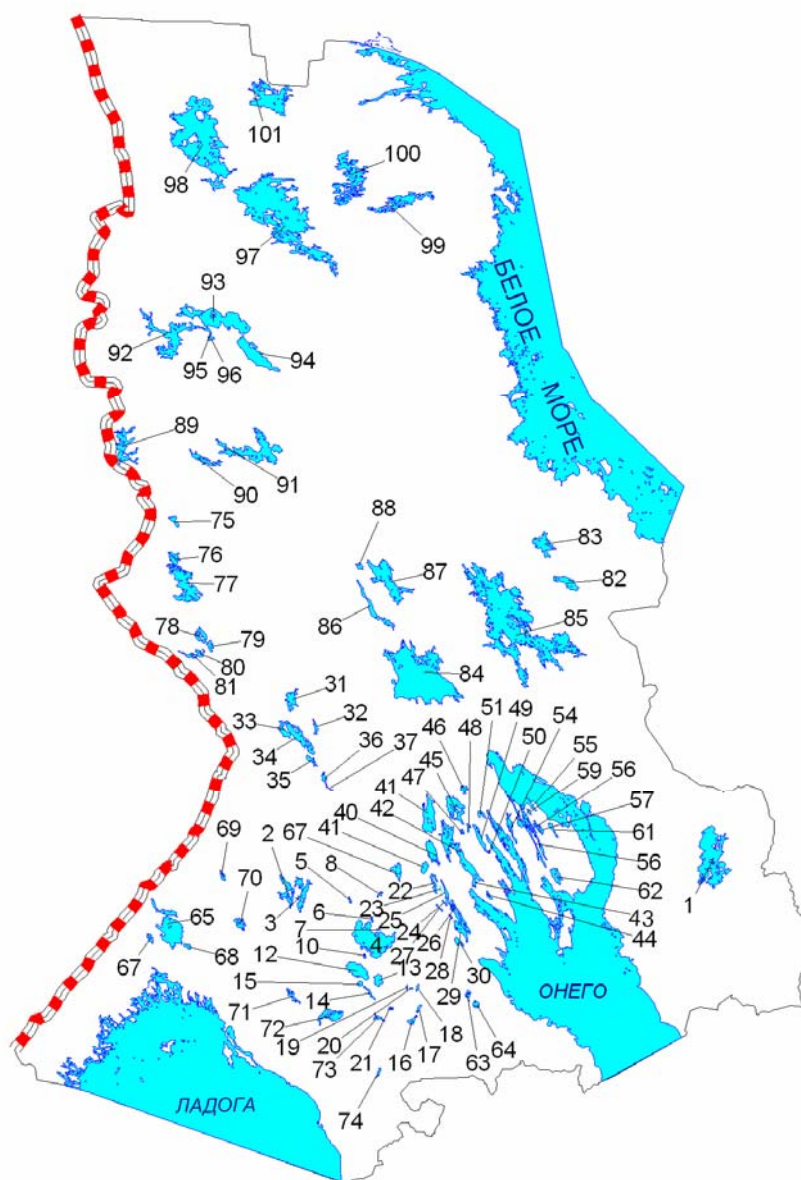


Рис. 2.4.4.1. Схема расположения исследованных озер Карелии.

1 — Водлозеро, 2 — Салонъярви, 3 — Суоярви, 4 — Сямозеро, 5 — Нижний Кивач, 6 — Кудьярви, 7 — Лакшъярви, 8 — Вохтозеро, 9 — Савасозеро, 10 — Иматозеро, 11 — Павшойльское, 12 — Шотозеро, 13 — Вагатовозеро, 14 — Крошноозеро, 15 — Миккельское, 16 — Святозеро, 17 — Пелдожское, 18 — Пряжинское, 19 — Чогозеро, 20 — Шаньгима, 21 — Кескозеро, 22 — Мунозеро, 23 — Долгая Ламба, 24 — Габозеро, 25 — Пертозеро, 26 — Кончезеро, 27 — Гальозеро, 28 — Гомсельгское, 29 — Укшезеро, 30 — Урозеро, 31 — Суккозеро, 32 — Воттозеро, 33 — Ройкнаволоцкое, 34 — Гимольское, 35 — Кудомгубское, 36 — Чудозеро, 37 — Поросозеро, 38 — Ватчельское, 39 — Пальозеро, 40 — Сундозеро, 41 — Пялозеро, 42 — Сандал, 43 — Нигозеро, 44 — Вашозеро, 45 — Лижмозеро, 46 — Шайдомское, 47 — Пороштозеро, 48 — Кондозеро, 49 — Кедрозеро, 50 — Тарасмозеро, 51 — Викшозеро, 52 — Пигмозеро, 53 — Верхнее Пигмозеро, 54 — Нижнее Ладмозеро, 55 — Вандозеро, 56 — Космозеро, 57 — Гахкозеро, 58 — Чужмозеро, 59 — Валгомозеро, 60 — Путкозеро, 61 — Падмозеро, 62 — Яндомозеро, 63 — Лососинное, 64 — Машозеро, 65 — Янисярви Большое, 66 — Янисярви Малое, 67 — Вахварви, 68 — Суйстамонярви, 69 — Толварви, 70 — Лоймоланярви, 71 — Тулмозеро, 72 — Ведлозеро, 73 — Топозеро, 74 — Коткозеро, 75 — Ровкульское, 76 — Лексозеро, 77 — Торосозеро, 78 — Сулла, 79 — Лоут, 80 — Лендерское, 81 — Куйккаселькя, 82 — Пулозеро, 83 — Сумозеро, 84 — Сегозеро, 85 — Выгозеро, 86 — Елмозеро, 87 — Ондозеро, 88 — Рокшозеро, 89 — Каменное, 90 — Кимасозеро, 91 — Ньюкозеро, 92 — Куйто Верхнее, 93 — Куйто Среднее, 94 — Куйто Нижнее, 95 — Алоярви, 96 — Юлиярви, 97 — Топозеро (Лоухи), 98 — Пяозеро, 99 — Энгозеро, 100 — Кереть, 101 — Тикшезеро

Все характеристики озер как сложных природных комплексов были шкалированы, так как размерности физических, химических и биологических характеристик озер разнообразны и зачастую трудно сопоставимы (Арманд, 1975). Мы использовали опыт С.П.Китаева (1984), который применял метод расширяющихся шкал с границами (L_i), определяемыми по формуле:

$$L_i = n^x \quad \text{где} \quad x = \frac{\text{Log}(L_{\max} - L_{\min})}{\text{Log}(n)} \quad (2.4.4.1.)$$

Здесь $L_{\max}$ — максимальное значение признака, $L_{\min}$ — минимальное значение признака, n — число градаций шкалы. Для единообразия, для всех характеристик озер использовались шкалы в промежутке от 1 до 7. Т.е. все характеристики разбиты на 7 диапазонов (Табл.2.4.4.1.).

Таблица 2.4.4.1.

Шкалирование характеристик озер

Характеристика озера		Градация шкалы						
		1	2	3	4	5	6	7
S	площадь озера (км ²)	2	10	40	110	240	740	1200
H	высота озера над уровнем моря (м)	36	46	60	82	110	150	190
ZA	средняя глубина озера (м)	1,5	2,8	5,1	7,9	14,0	18,0	22,0
ZM	максимальная глубина озера (м)	2,0	4,5	11,0	20,0	34,0	70,0	95,0
TR	прозрачность воды по диску Секи (м)	1	2	3	4	5	6	7
COL	цветность воды (по шкале Фореля-Уле)	1	2	3	5	6	8	10
BB	биомасса бентоса (г/м ²)	0	5	14	30	50	100	160
MAC	число видов макрофитов	0	2	3	5	6	8	10
ICH	число видов рыб в ихтиоценозе озера	0	4	7	10	13	16	20
DAY	число градусо-дней.	1200	1260	1300	1400	1500	1700	2000

Известно, что связи между разными характеристиками озер могут иметь нелинейный характер и применение линейных регрессионных моделей для их описания не целесообразно. И поэтому вводят специальные коэффициенты, опыт использования которых имеется в социологии и медицине (Стивенс, 1960; Аптон, 1982). Сущность этих коэффициентов заключается в уточнении оценки шкалированной характеристики.

На рис. 2.4.4.2. представлены результаты применения многомерного шкалирования к порядковым характеристикам озер Карелии. Центральное место занимают максимальные и средние глубины озера, как наиболее обобщающие и информативные характеристики. Близка к ним по значимости — площадь озера (S). Важными являются такие параметры как типы грунтов, термические свойства озера, цветность воды и биомасса бентоса.

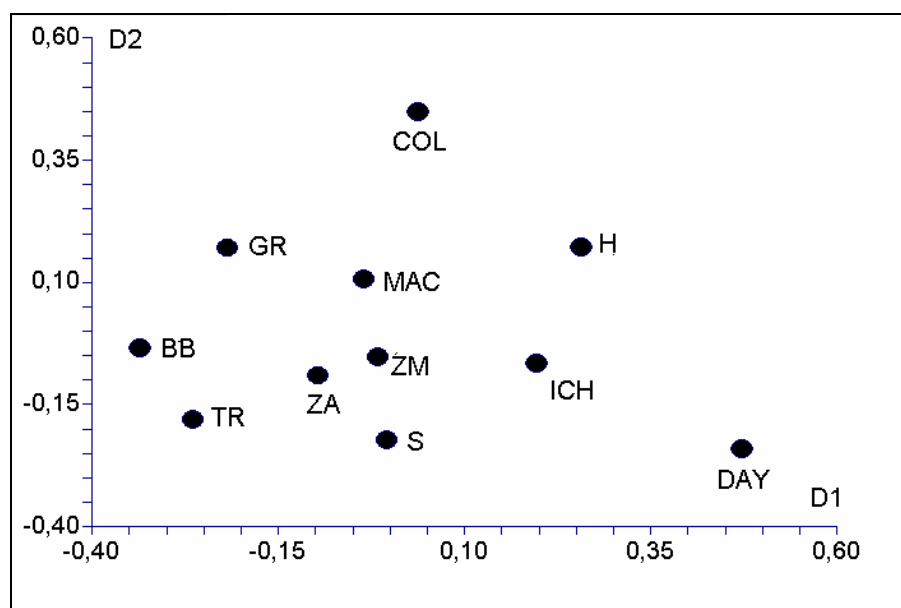


Рис.2.4.4. 2. Расположение порядковых характеристик 100 озер Карелии в координатах D1 и D2 при многомерном шкалировании. Расстояния между характеристиками вычислялись по формуле (5)
Обозначение в табл. 2.4.4.1

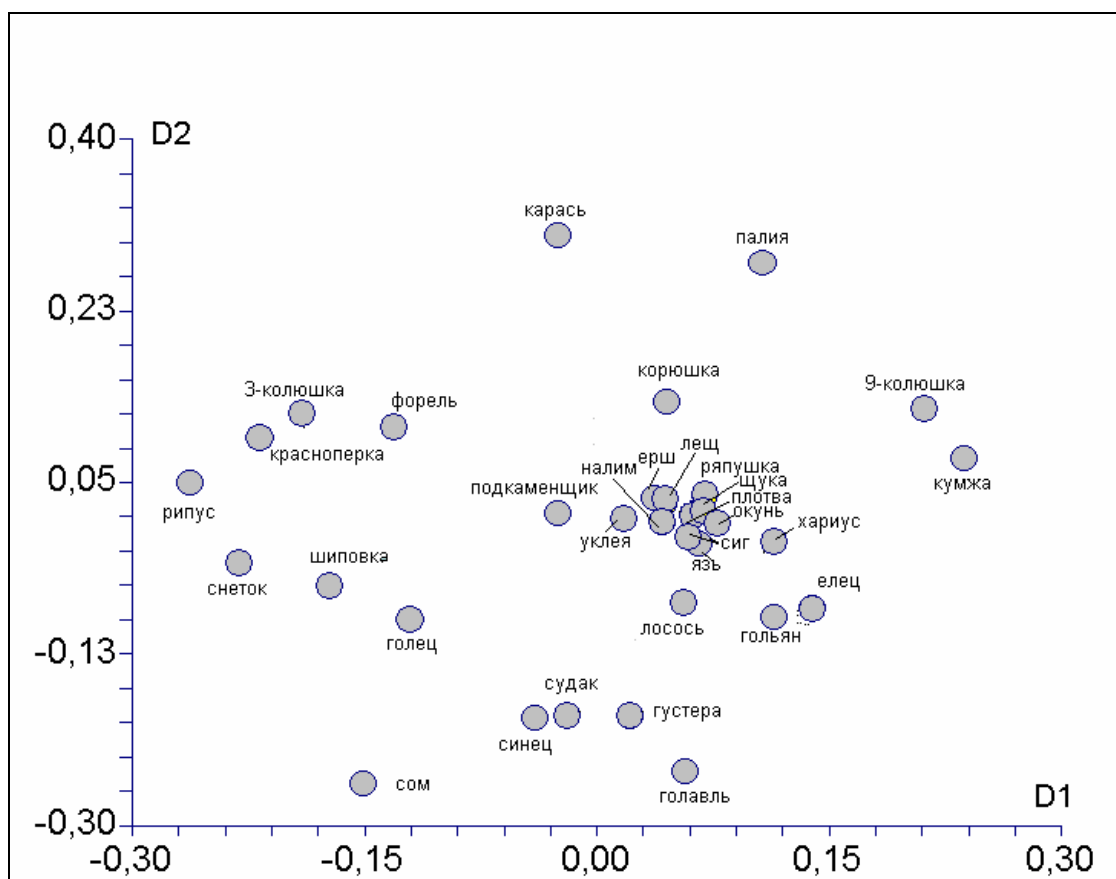


Рис 2.4.4.3. Расположение видов рыб 100 озер Карелии в координатах D1 и D2 при многомерном шкалировании. Расстояние между двумя видами определялось по формуле (6)

При этом отметим, что ряд характеристик озер носит не количественный, а качественный характер. Такие признаки называются номинальными в отличие от порядковых. К номинальным относятся типы грунтов, списки видов макрофитов, зоопланктона, бентоса и рыб. Эти характеристик носят двоичный характер, например, в данном озере обитает ряпушка ($a_{\text{ряпушка}} = 1$) или в данном озере ряпушки нет ($a_{\text{ряпушка}} = 0$). Важным является то, что как показал опыт — в каждом ихтиоценозе существует ядро и т.н. периферия, и при конкретном наборе видов рыб в озере не могут появиться другие (Жаков, 1984). Для наглядности этого строят матрицы совместной встречаемости видов рыб в озерах. Например, при наличии в определенном озере Карелии ряпушки, лосося и сига, в озере не должны появляться сом, карась, колюшка. Результаты хорошо иллюстрируются рис.2.4.4.3.

По имеющейся базе данных, в частности, доказано, что на видовой состав рыб в озере оказывает влияние состав бентоса и типов грунтов, а макрофиты оказывают меньшее воздействие.

Для изучения связей между порядковыми и номинальными характеристиками озер Карелии применялись методы информационно-логического анализа, которые достаточно широко использовались ранее в географических исследованиях (Пузаченко, Мошкин, 1969; Арманд, 1975). Существо метода заключается в сравнении энтропии распределения некоторой природной характеристики при отсутствии какой-либо информации об объекте исследования с энтропией той же характеристики, когда имеется дополнительная информация. Первая энтропия называется априорной, а вторая — апостериорной. Энтропия (H) вычисляется по известной формуле Шеннона (см. Китаев, 2007).

$$H_A = -\sum p(a_i) \log_2(p(a_i)) \quad (2.4.4.2.)$$

где $p(a_i)$ — частота появления признака A градации i .

Далее была изучена информационная значимости всех используемых параметров (грунтов, макрофитов, цветности воды и пр.).

Очень резкие различия в информационной значимости отмечаются у рыб. Так обнаружение в озере окуня имеет практически нулевую информационную значимость. Это легко объясняется почти повсеместным распространением этого вида рыб в разнообразных озерах Карелии. Иное дело снеток или форель — их появление в озере позволяет судить о многих других характеристиках.

Переходя к главному вопросу, созданию самой экспертной системы, которая дает возможность определить одни характеристики озера, если известны какие-либо другие, например, по площади озера оценить возможный состав ихтиофауны, или биомассу бентоса, целесообразно представить характеристики озера в виде нечетких множеств, а для определения одних характеристик озера по другим применить аппарат нечеткой логики (Кофман, 1982; Поспелов, 1986; Klir, Folger, 1988). В последние годы в географии накоплен небольшой опыт применения аппарата нечетких множеств и нечеткой логики (Salski, 1993; Droesen, 1993; Mackinson, 2000; Matternicht, 2001).

Если об озере не известно ничего, кроме того, что это озеро принадлежит к множеству озер Карелии, то функции принадлежности (membership function) этого озера будут такими, как это представлено на рис.2.4.4.4.

Определение функции принадлежности неизвестной характеристики озера (μ_C) по данным о функции принадлежности другой характеристики озера (μ_A) и отношению между этими двумя характеристиками, согласно матрице (M_{AC}), производится при помощи нечеткого логического вывода (нечеткой импликации) по Заде (см. в работу Штовба, 2003).

$$\mu_C(i) = \max_{j \in N} \min(\mu_A(j), \mu_{AC}(j,i)) \quad (2.4.4.3.)$$

Здесь N — множество всех интервалов шкалирования.

Переходя к описанию номинальных признаков озер, отметим, что по терминологии принятой в теории нечетких множеств, они соответствуют лингвистическим переменным (Заде, 1976). Применительно к озерам Карелии к таким переменным относятся характеристики грунтов, списки видов рыб, макрофитов и бентоса. Если при традиционном рассмотрении такая переменная могла принимать только два значения (например, в данном озере есть *элодея*, или в данном озере нет *элодеи*), то в теории нечетких множеств функция принадлежности может принимать любое значение от 0 до 1. Значение 1 соответствует абсолютной уверенности

в существовании данного признака, а значение 0 — абсолютной уверенности в его отсутствии. Для хорошо изученного видового состава рыб озер Карелии функция принадлежности почти всегда близка к 1 или к 0. Для видового состав водных беспозвоночных дело обстоит не так, поскольку на многих озерах видовой состав зоопланктона и бентоса изучен далеко не достаточно. Именно таким случаям соответствуют дробные значения функции принадлежности. Заметим, что значение функции принадлежности 0.5 соответствует полной неопределенности в оценке данного признака.

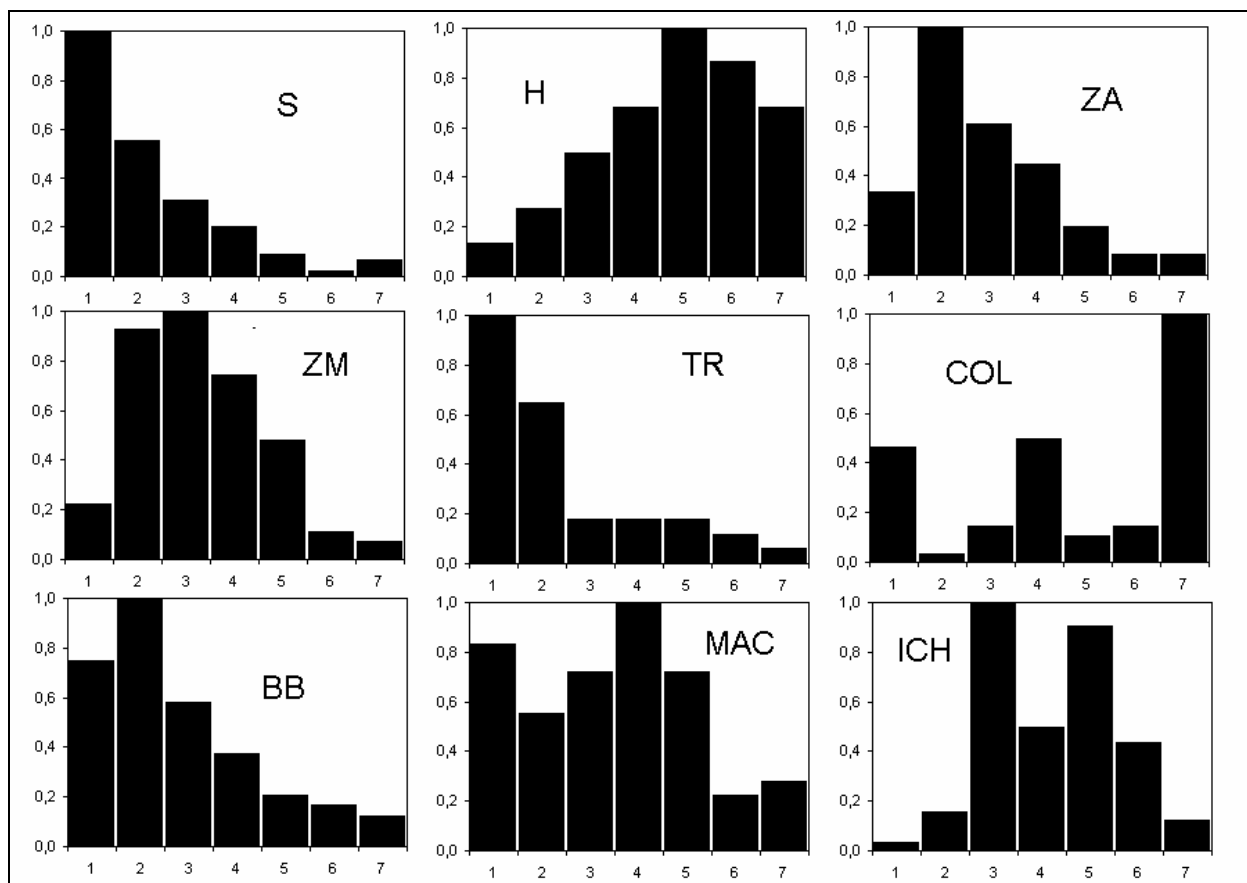


Рис.2.4.4.4. Функции принадлежности характеристик озер Карелии при отсутствии информации обо всех прочих характеристиках (обозначение характеристик как в таблице 1).

По оси абсцисс — класс по шкале (табл.1), по оси ординат — функция принадлежности
Обозначения в табл. 2.4.4.1.

В разработанной для озер Карелии ЭС фигурируют 94 лингвистические переменные, функции принадлежности которых отображаются на интерфейсе ЭС. Если об озере ничего не известно, кроме того, что это озеро расположено в Карелии и его площадь больше 50 га, то функции принадлежности окуня, щуки и плотвы близки к 1, а функция принадлежности карася близка к нулю. А вот для уклейи или рдеста обнаруживается почти полная неопределенность, так как их априорные функции принадлежности близки к 0.5. Вся дальнейшая работа экспертной системы заключается в том, чтобы уточнить эти функции, вводя в систему дополнительную информацию о характеристиках озера. Обнаружение в озере лосося исключает возможность обнаружения в этом же озере сома или карася, а вероятность встретить синца, голавля или гольца становится исключительно низкой.

Отнесение озера к некоторому трофическому типу, например, олиготрофному, мезотрофному, эвтрофному или дистрофному, является одной из фундаментальных проблем лимнологии. Если мы можем строго отнести конкретное озеро к определенному трофическому типу, то мы очень много знаем о его экосистеме. В настоящей работе принята классификация по трофности С.П.Китаева

(1984). Однако, оказалось, что для озер Карелии для корректной оценки трофности недостаточно знания таких величин, как первичная продукция фитопланктона или концентрация хлорофилла «а». Выход из создавшегося положения заключается в том, чтобы считать трофический статус озера величиной нечеткой и, тем самым, свести операцию определения трофического статуса озера к вычислению функции принадлежности этой величины. Поэтому необходимо придать экспертной системе свойства так называемого приобретенного знания. Иными словами, предлагается на основании относительно небольшого числа измерений первичной продукции фитопланктона установить связи этой характеристики с остальными характеристиками озер, которые уже есть в базе знаний ЭС. Далее на основе так называемого приобретенного знания выполнены расчеты на ЭС. Интерфейс экспертной системы, отображающий процесс оценки трофического статуса озера, представлен на рис.2.4.4.5. База знаний системы расширена за счет добавления сведений о показателе развития береговой линии (KM), коэффициенте условного водообмена (KW), показателе относительной глубины (ALFA), сумме неорганических ионов SI, биологическом потреблении кислорода (BDO5), максимальной продукции фитопланктона (AMAX), суммарной суточной первичной продукции (SUM_D), суммарной годовой первичной продукции (SUM_Y), концентрациях водородных ионов (pH), органического вещества в воде (BO), общего железа (TFe), общего фосфора (TP), общего азота (TN), хлорофилла «а» (CHLA). Все эти данные были шкалированы.

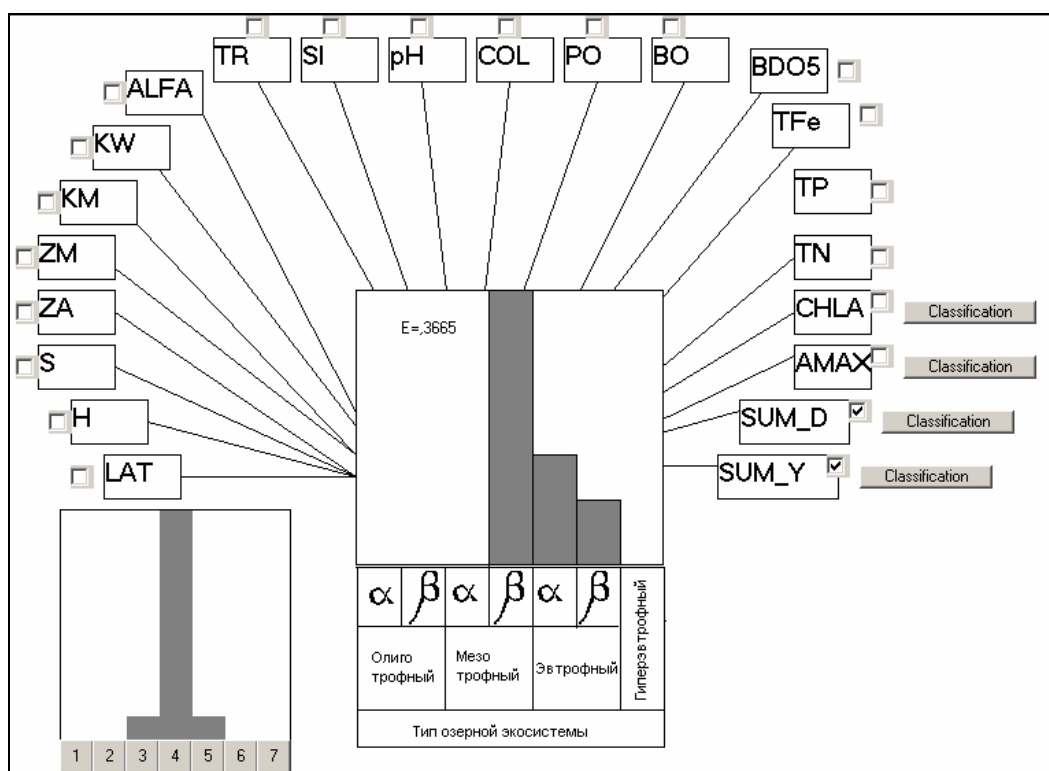


Рис.2.4.4.5. Интерфейс экспертной системы (окно определения трофического статуса озера)

Обозначения даны в табл. 2.4.4.1 и в тексте. Клавиши 1—7 и окно отображения функции принадлежности в левой части интерфейса служит для ввода исходных данных. Флажки у каждой переменной служат для включения данной переменной в процесс определения трофического статуса озера. Клавиши "Classification" предназначены для выбора характеристики, по которой производится оценка трофического статуса

Оказались что для многих озер оценки трофности были не четко определенными. Так, для озера Среднее Куйто, получались оценки от α -олиготрофного до гиперэвтрофного. А функция принадлежности трофического статуса озера Долгая Ламба имеет полимодальный вид. Хотя это единственный случай для всех 100 исследованных озер. Мы показали, что ряд озер имеют т.н.

«размытую» оценку трофического статуса. Выяснилось, что имеет место, т.н. «проклятие» неоднозначности оценки, отмеченное Карпентером (Carpenter, 2001) на примере американских озер. Таким образом, даже современными методами искусственного интеллекта не всегда удается преодолеть трудности оценки.

Далее, когда было выполнено оценивание трофического статуса всех озер, была проведена их классификация с использованием метода многомерного шкалирования. Первичная матрица расстояний между озерами в многомерном пространстве их характеристик строилась с учетом всех имеющихся у нас данных с учетом дополнительно полученных в результате применения экспертной системы. Классификация, проведенная методом *K-средних* обладала теми же недостатками, что и классификация при помощи дендрограмм. Однозначное отнесение каждого озера к одному какому-то кластеру приводило к неустойчивой классификации, при которой небольшое изменение параметров приводило к различным разбиением множества озер на кластеры. Что бы избежать этих недостатков применяем метод нечеткой классификации (Андреев, 1987; Мандель, 1988). Сущность простейшего алгоритма нечеткой классификации заключается в отыскании таких значений функции принадлежности каждого озера (i) к каждому кластеру (k) μ_{ik} , которое минимизировало бы функционал:

$$C = \sum_{k=1}^K \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N \mu_{ik} \mu_{jk} d_{ij}}{2 \sum_{j=1}^N \mu_{jk}^2} \quad (2.4.4.4.)$$

Здесь d_{ij} — расстояние между озерами, которое уже использовалось при многомерном шкалировании, N — общее число озер. Число кластеров принято равным $K=6$.

Используя этот подход озера Карелии были классифицированы более корректно с использованием примененных информационных средств, рис. 2.4.4.6.

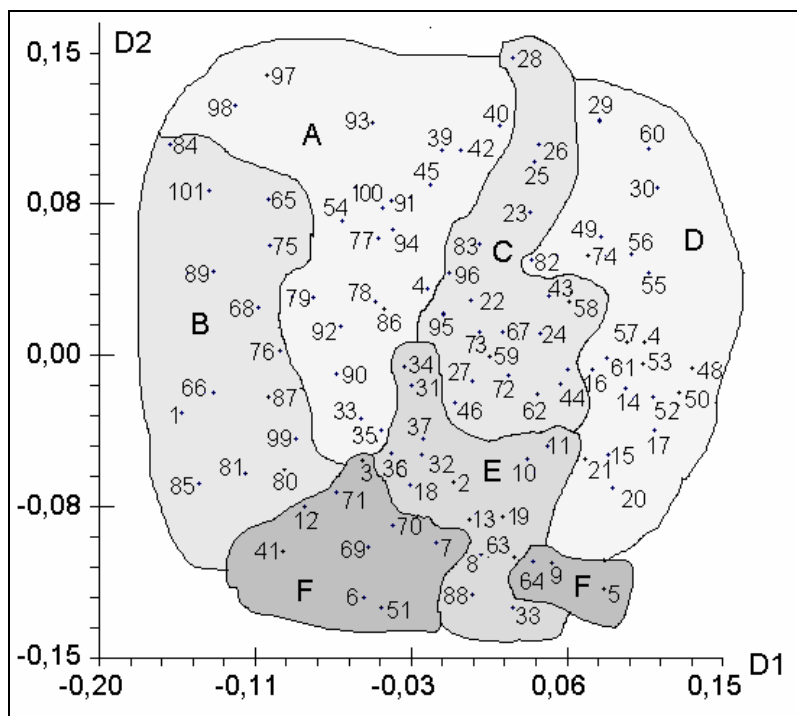


Рис. 2.4.4.6. Классификация 100 озер Карелии в координатах D1 и D2 с использованием 10 порядковых характеристик и списков видов рыб, макрофитов и бентоса, а также типов грунтов и трофического статуса, определенного при помощи экспертной системы:

Нумерация озер приведена в рис. 2.4.4.1.

A, B, C, D, E, F – кластеры

Качество классификации определяется при помощи коэффициента S , который представляет собой соотношение среднего расстояния озера с другими озерами внутри своего кластера (a) и среднего расстояния данного озера к озерам ближайшего кластера (b).

$$S = 1 - \frac{a}{b} \quad (2.4.4.5.)$$

Высокая гомогенность и отсутствие резких переходов от озера к озеру, возможно, является отличительной чертой озер Карелии. С этим связан разнород и противоречивость классификационных схем, о которых говорилось в начале статьи. Наиболее типичным представителем каждого кластера считается то озеро, которое имеет минимальную размытость функции принадлежности. Например, первый кластер (А) объединяет большие олиготрофные озера севера Карелии (Топозеро, Пяозеро, см. Рис. 2.4.4.1.). Ожидаемого низкого класса трофности в этих озерах экспертная система не отметила, очевидно в силу высокой прозрачности воды и, следовательно, большой мощности фотического слоя. Поскольку в данном примере трофность оценивается по годовой первичной продукции под квадратным метром поверхности озера, то становится понятным отнесение этих озер к мезотрофному типу. Отметим, что примеры такого подхода уже существуют (Звенигородский, 1999; Фролова и др., 2001).

Не вдаваясь в детальное описание типичных характеристик озер каждого кластера, отметим, что они принципиально не отличаются от ранее проведенных классификаций С.В.Герда и С.П.Китаева. Но новый метод дает более определенное четкое отнесение к классу, что свидетельствует в пользу применения нечеткой классификации. Характерно, что центром каждого кластера (наиболее типичным элементом) оказалось озеро, которое наименее изучено по отношению к другим озерам своего кластера. С одной стороны, это свидетельствует о целесообразности применения экспертной системы, но, с другой стороны, является стимулом для уточнения фактических данных по этим озерам и дает направление планирования дальнейших экспериментов. Оптимальный вариант для проведения классификации озер — это изучение их по единой методике со стандартным набором измерений и методов исследований.

Поскольку настоящая работа носит методический характер, то приводить и обсуждать вид функций принадлежности для каждого озера не представляется целесообразным. Важно только продемонстрировать возможность и лимнологическую естественность нечеткой классификации озер.

Таблица 2.4.4.2

Средние характеристики кластеров озер Карелии

Характеристика	Размерность	Кластеры					
		А	В	С	Д	Е	Ф
Площадь	км ²	318,80	117,12	13,75	13,15	25,14	13,34
Высота над уровнем моря	м	99,95	126,31	63,38	79,09	137,17	118,86
Средняя глубина	м	9,58	6,53	8,56	6,66	3,84	3,41
Максимальная глубина	м	40,00	24,16	20,69	15,41	14,58	10,62
Прозрачность	м	6,2	4,6	2,5	2,5	4,3	1,5
Цветность	балл	3,6	4,7	3,8	7,3	6,3	8,5
Термический тип	Градусодни	1520	1650	1844	1877	1770	1890
Биомасса бентоса	кг/га	7,2	12,3	28,4	74,1	21,0	26,6
Трофический статус	балл	3,4	2,9	3,0	3,3	3,4	3,8
Озеро — центр кластера		Куйто Нижнее	Торос озеро	Валгомозе ро	Тарасм озеро	Вотт озеро	Лакшъ ярви

Разработана структура экспертной системы и предложен математический аппарат, который требует развития и совершенствования. Показано, что успех создания экспертной системы определяется, в первую очередь, качеством и организацией баз данных и знаний (см. Уотермен, 1989). Проведенная работа наглядно показала возможность создание такой системы и для других озерных регионов.

Модели ихтиоценозов озер Карелии

Сообщество рыб, обитающих в озере, является неотъемлемой частью экологической системы этого озера. Поэтому естественно рассматривать модель ихтиоценоза как часть модели экосистемы озера, как это сделано, например, в книге Хакансона и Бульона (Hakanson, Boulion, 2002). Подобный подход привлекателен тем, что в его основе лежат такие общие экологические представления, как законы сохранения вещества и круговорота биогенов в экологической системе. Однако, далеко не все процессы, происходящие в сообществе рыб можно достаточно адекватно описать в терминах продукционной гидробиологии (Винберг, 1983; Алимов, 2000). Видовые особенности каждой популяции, структура возрастного состава этих популяций и многое другое выпадает из рассмотрения. В настоящем разделе рассматривается также и популяционный подход, но не в рамках одной популяции, как это делается в классической теории (Баранов, 1918, Beverton, Holt, 1957), а для всего сообщества рыб данного водоема (Жаков, 1984). Методика моделирования популяций рыб и водных экосистем со времени классических работ претерпела существенные изменения в сторону гораздо более адекватного описания биологических процессов (Меншуткин, 1971; Меншуткин, 1994; Криксунов, Бобырев, 2006; Медвинский и др. 2006), которые учтены в предлагаемой модели.

Разработана экспертная система для оценки состояния и перспектив развития промысла сообществ рыб малых и средних озер Карелии. Но предложенные разработки приемлемы и для отдельных плесов крупнейших озер (Ladoga and Onego..., 2009). Система включает в себя базу знаний о 12 видах наиболее распространенных рыб Карелии и модель сообщества, основанную на принципе трофической сети. Уточнение неопределенных параметров модели производится методом случайного поиска. Система 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. Исследуются примеры разнообразных сообществ рыб (ихтиоценозов озер), состоящих от одной до нескольких популяций. Система реализована в виде компьютерной программы. База знаний открыта для неограниченного пополнения.

Классическая теория рыболовства (Баранов, 1918, Beverton, Holt, 1957) для определения оптимальных выловов оперирует с моделями изолированных популяций, причем все взаимодействия между популяциями и экосистемой в целом сводятся к заданию коэффициентов естественной смертности. Надежное определение этих коэффициентов сопряжено с большими трудностями, так как они не являются характеристиками данного вида рыб, а результатом взаимодействия данной популяции с хищниками и абиотическими факторами. В классической теории рост рыб полагается фиксированным и задается обычно в виде функции Берталанфи. Однако, хорошо известно, что темп роста рыб существенно зависит не только от кормовых условий в водоеме, но и от взаимодействия с пищевыми конкурентами. Поэтому для решения рыбопромысловых вопросов целесообразно рассматривать не изолированную популяцию, а все сообщество рыб, населяющих данный водоем. Одна из первых работ в этом направлении (Крогиус, Крохин, Меншуткин, 1969) имела дело с сообществом состоящем всего из трех популяций. Дальнейшее развитие этого направления было реализовано в модели сообщества рыб озера Воже (Меншуткин, Жаков, 1974), в которой фигурировало уже 9 видовых популяций, а так же в модели ихтиоценоза Цимлянского водохранилища (Казанский, 1981).. Ближайшим прототипом разрабатываемой системы является модель сообщества рыб Ладожского и Онежского озер (Астраханцев, Меншуткин, Петрова, Руховец, 2003; Ladoga and Onego..., 2009). Заметим, что все рассмотренные выше модели сообществ рыб были моделями конкретных водоемов и не были универсальными. Разрабатываемая система нацелена на использование для различных водоемов с разным составом ихтиоценозов и различными кормовыми и абиотическими условиями. Это потребовало введения в систему специального средства для автоматической корректировки параметров модели.

Следует отметить, что предлагаемая разработка, как и классическая теория, не предусматривает учета пространственного распределения рыб, связанного с нерестовыми, кормовыми и другими миграциями. Поэтому она применима для отдельных частей таких больших озер как Ладожское и Онежское, где каждый вид рыбы может быть представлен несколькими локальными популяциями и миграции рыб, особенно лососевых, играют в динамике сообщества существенную роль.

Описание системы и модели

Основная идея построения модели ихтиоценоза озера заключается в разделении описания трофических, популяционных и промысловых процессов, которые происходят в сообществе рыб. В трофической сети ихтиоценоза элементом является трофическая группа с подразделением по размерам рыб (детритофаг, мелкий и крупный планктофаг, мелкий и крупный бентофаг, мелкий и крупный хищник). В структуре популяции элементом служит возрастная группа, а при промысловом воздействии решающую роль играет размер рыбы, попадающий в те или иные орудия лова. Конечно, 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 особенностями можно пренебречь и объединить, например, в одну трофическую группу крупных щук и судаков в возрасте 6-8 лет. Трофическая структура модели приведена на рис. 2.4.4.7.

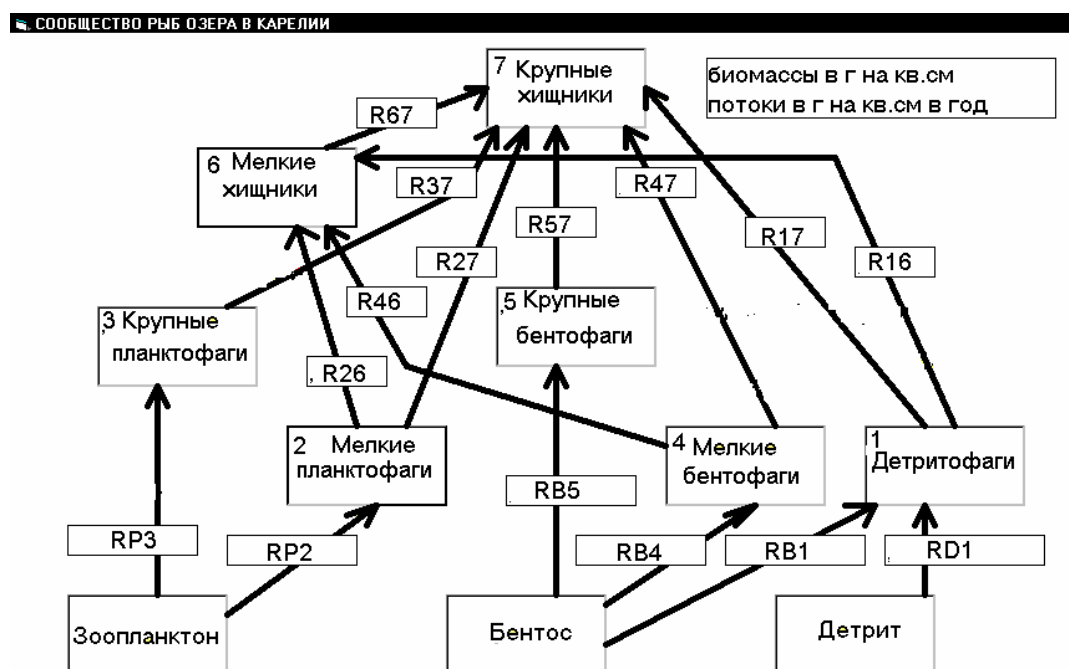


Рис.2.4.4.7. Трофическая структура сообщества рыб озера

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 вводится дополнительная смертность рыб от недостатка корма. Максимальная масса рыбы, соответствующая данному виду и возрасту, используется при определении максимальных пищевых потребностей рыб.

При описании в модели процесса воспроизводства используется понятие эффективной плодовитости, которая 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. На эффективную плодовитость большое влияние оказывают внешние факторы, такие как уровень воды озера и температура воды во время нереста, загрязненность нерестилищ, емкость нерестовых площадей и др. В модели принята зависимость величины пополнения от количества выжившей молоди в форме, предложенной Бивертоном и Холтом (1957). При построении моделей популяций рыб часто используется зависимость, предложенная Риккером (1954), которая характеризуется наличием максимума выживания молоди и учетом эффекта переполнения нерестилищ. Однако эта зависимость применима только для лососевых рыб, да и то

в условиях переполнения нерестилищ, что при сильном промышленном воздействии в Карелии давно не отмечается.

Распределение особей всех, рассматриваемых в модели, популяций рыб по трофическим группам представлено на рис.2.4.4.8.

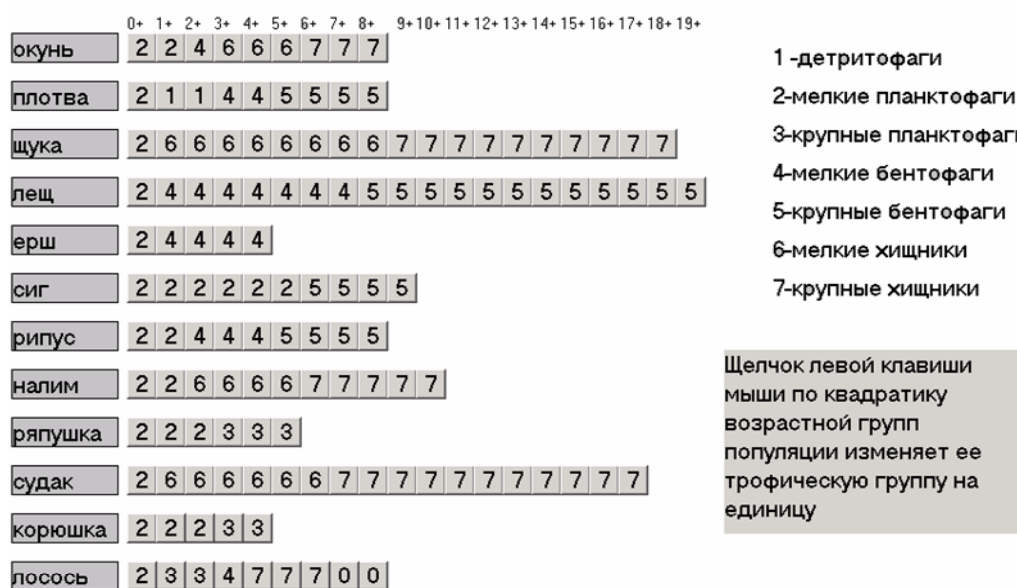


Рис.2.4.4.8. Окно интерфейса системы для задания распределения рыб по трофическим группам в зависимости от вида и возраста рыбы

В процессе исследования модели имеется возможность изменения трофического статуса каждой возрастной группы, а так же минимальной и максимальной массы тела рыбы в условиях данного водоема.

На рис 2.4.4.9. представлена блок-схема моделирующего алгоритма. Имитация взаимодействия между трофическими группами оформлена в виде процедуры TROPHREL. На вход этой процедуры подаются значения биомасс трофических групп (BTRG), их суммарные пищевые потребности (PPTRG), а также годовые продукции зоопланктона (PLAN), бентоса (BENT) и возможности потребления детрита (DET). Пищевые потребности трофической группы складываются из пищевых потребностей входящих в нее возрастных групп различных популяций. Последнее определяются как произведение максимальных приростов за год на соответствующий кормовой коэффициент (ККК).

$$PP(I, J) = KKK(G) \times (WMAX(J, I) - W(J, I)) \times N(I, J) \quad (2.4.4.6.)$$

где $W(J, I, B)$ — текущая масса особи рыбы в возрасте, $WMAX(J, I)$ — максимальная масса особи рыбы в возрасте, $N(I, J)$ — численность J-ой возрастной группы популяции I.

Напряженность трофических отношений определяется как частное от деления пищевых потребностей на наличный запас корма.

$$KTRG(G) = PPTRG(G) / BTRG(G), \quad (2.4.4.7.)$$

где $KTRG(G)$ —напряженность трофических отношений в G –ой трофической группе. В том случае, когда пищевые потребности распределяются между несколькими трофическими группами (например, крупные хищные рыбы распределяют свои рационы между мелкими хищниками, крупными бентофагами и планктофагами), то это распределение происходит пропорционально биомассам трофических групп с учетом коэффициентов избирательности питания.

Коэффициенты смертности от воздействия хищников (потребителей корма) в G-ой трофической группе определяются по модифицированной формуле В.С.Ивлева (1955).

$$MTRG(G) = 1 - \text{Exp}(-E(G) \times KTRG(G)), \quad (2.4.4.8.)$$

где $E(G)$ — коэффициент, специфичный для каждой трофической группы.

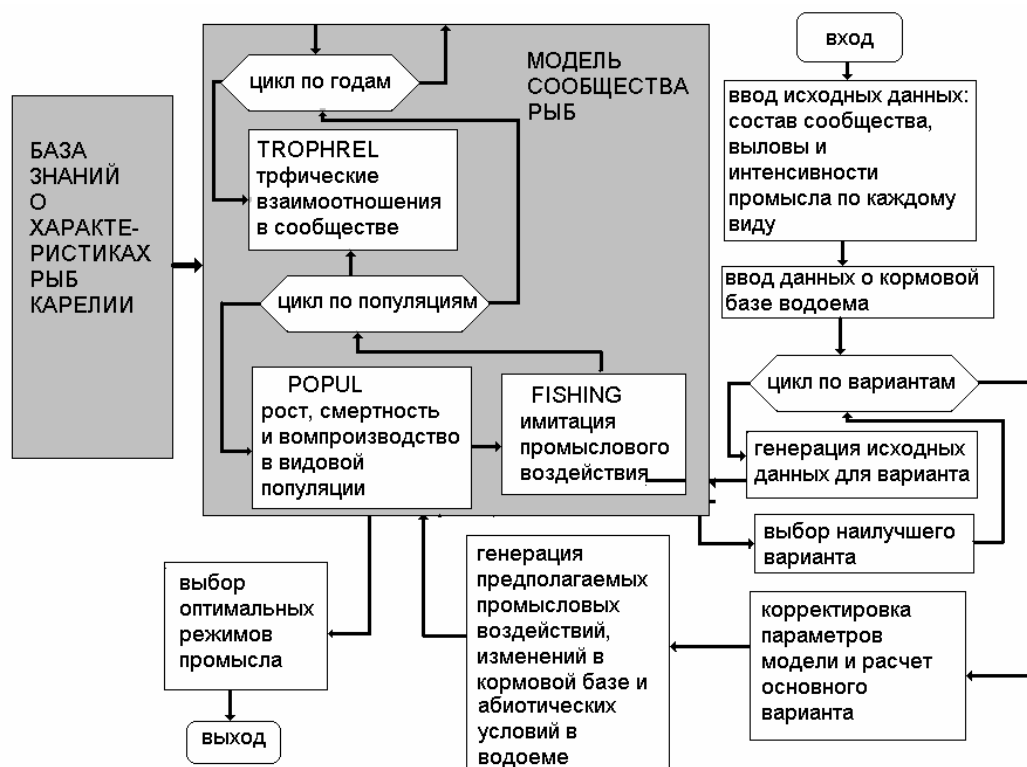


Рис.2.4.4.9. Блок-схема экспертной системы с включением блок-схемы модели сообщества рыб

Процессы, происходящие на уровне отдельных популяций рыб, выделены в в идее процедуры POPUL. Возрастные группы каждой популяции связаны между собой процессами старения и размножения. Для учета видовых особенностей каждой популяции, создана база данных для всех 12 видов рыб, включенных в модель. Структура этой базы следующая:

Lname — наименование вида рыбы,
 Amax — максимальный возраст,
 WMAX(J) — максимальная масса тела при достижении возраста J,
 WMIN(J) — минимальная масса тела при достижении возраста J,
 FERT(J) — приведенная плодовитость
 TRO(J) — трофическая группа, в которую входит рыба в возрасте J,
 HOLT1, HOLT2 — параметры функции воспроизводства,
 SEL(J) — селективность орудий лова относительно рыб возраста J,
 PIC — схематический рисунок рыбы данного возраста.

Интерфейс программы, реализующей модель, обеспечивает возможность корректировки всех 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 (SS(I)). Переход возрастных групп в состояние следующего года осуществляется по соотношению:

$$N(I, J) = N(I, J - 1) \times (1 - MSTRG(TRO(I, J - 1))) \quad (2.4.4.9.)$$

Выживание молоди определяется исходя из численности молоди и емкости нерестилищ по формуле Бивертон и Холта (1957).

$$N(I, 1) = SS(I) / (HOLT1(I) \times SS(I) + HOLT2(I)) \quad (2.4.4.10.)$$

Предполагается, что смертность рыб от недостатка корма может возникнуть только в том случае, когда реальный рацион не может обеспечить достижения минимальной массы тела рыба 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 этой же процедуре происходит суммирование всех уловов по рыбопромысловым районам и видам рыб.

Параметры функции воспроизводства каждой популяции, входящей в сообщество, являются величинами достаточно неопределенными и непосредственно не измеряемыми. Поэтому для их определения в систему введен блок калибровки, который подбирает эти параметры таким образом, чтобы свести к минимуму расхождение между натурными данными об уловах и теми же данными, полученными в модели.

$$ERROR = \sum_{i=1}^{i_{\max}} (Y_{REAL}(i) - Y_{MODEL}(i))^2 \Rightarrow Min, \quad (2.4.4.11.)$$

где $Y_{REAL}(i)$ — реальный вылов рыб i -ой популяции, $Y_{MODEL}(i)$ — вылов рыб той же популяции, полученный в результате работы модели. 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 система случайного поиска (Первозванский, 1970), которая, в отличие от градиентных систем, всегда находит глобальный минимум. Правда система случайного поиска требует много машинного времени, поэтому в случае сообщества с большим числом популяций приходилось использовать последовательно несколько приближений, все время сужая диапазон поиска.

Исследование модели

Опробование системы начнем с сообщества рыб, состоящего всего из одной видовой популяции. Примером такого сообщества может служить ихтиоценоз озера Нижний Кивач, в котором обитает только окунь (Рис. 2.4.4.10.).

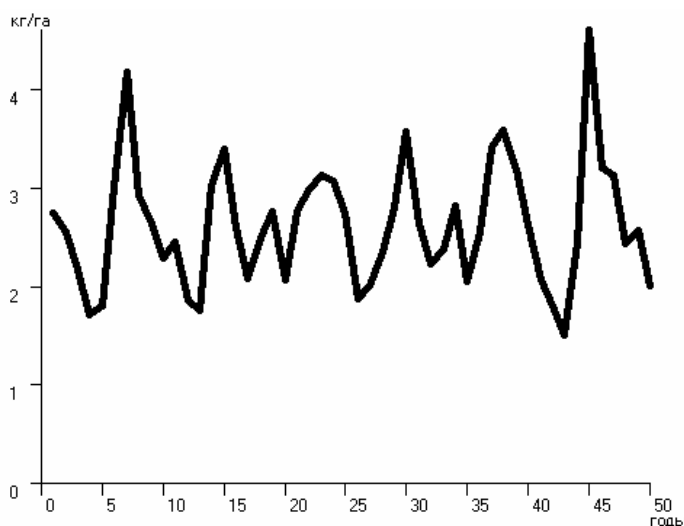


Рис.2.4.4.10. Динамика ихтиомассы окуня в озере, в котором он является единственным обитателем

Ихтиоценозы подобного типа подробно исследованы Л.А.Жаковым (1984) для озер Карельского перешейка. Как следует из данных, представленных на рис.2.4.4.10., ихтиомасса окуня в подобных условиях претерпевает существенные незатухающие колебания. Автокорреляционная функция этих колебаний (рис.2.4.4.11.) свидетельствует о наличии периодической составляющей с периодом 5–6 лет.

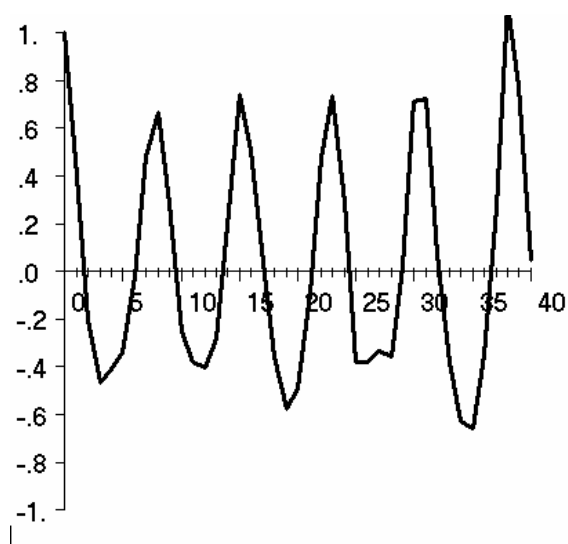


Рис.2.4.4.11. Автокорреляционная функция динамики ихтиомассы окуня в озере, в котором он является единственным представителем ихтиофауны

Причина этих колебаний заключается в каннибализме окуня. Поскольку в результате подбора параметров функции воспроизводства популяции окуня, система располагает моделью этой популяции, то представляется возможность нахождения оптимальных условий промысла с целью получения максимального вылова. На рис. 2.4.4.12. представлена зависимость вылова окуня от тенсивности промысла. Максимум вылова достигается при интенсивности вылова 0.7.

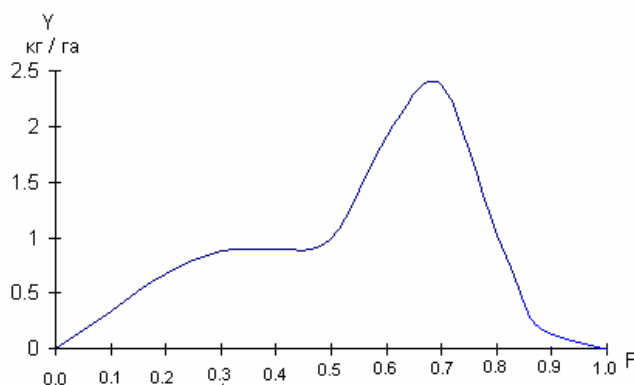


Рис.2.4.4.12. Зависимость вылова окуня (Y) от интенсивности промысла (F)

Дальнейшее усиление промыслового воздействия ведет к перелову, снижению вылова и ихтиомассы популяции.

Следующий пример использования системы состоит в рассмотрении сообщества рыб, состоящего из популяций окуня, плотвы, щуки и ерша. Такой набор видов характерен, например, для озера Машезеро (Справочник. Озера Карелии. 1959). Динамика ихтиомасс для этого случая представлена на рис.2.4.4.13.

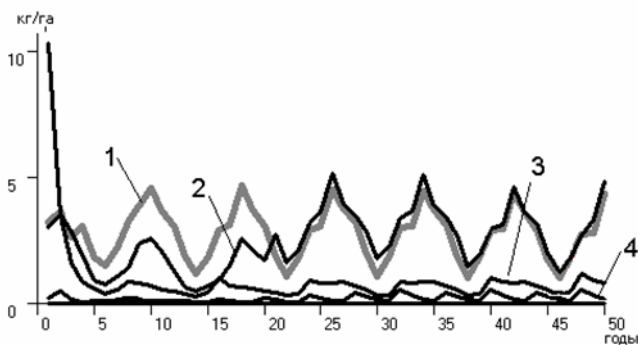


Рис.2.4.4.13. Динамика ихтиомасс сообщества рыб, состоящего из окуня (1), плотвы (2), щуки (3) и ерша (4)

Ихтиомассы плотвы и окуня совершают совпадающие по фазе колебания, остальные популяции изменяют свою биомассу и численность относительно независимо.

Степень связи между колебаниями ихтиомасс популяций, входящих в сообщество, может служить коэффициент корреляции, вычисленный за время исследования модели (50 лет). Отметим, что этот коэффициент максимален для пары окунь — плотва и 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. Повышение интенсивности промысла плотвы ведет к незначительному повышению суммарного вылова до 3.0 кг/га. При интенсификации 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 щуки, леща, судака, плотвы и ерша. Примером такого ихтиоценоза может служить сообщество рыб озера Миккельского. 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 (рис.2.4.4.14.). Рассматривая значения коэффициентов корреляции между ихтиомассами популяций, входящих в сообщество, отметим наличие отрицательных значений этих коэффициентов, относящихся к парам судак- лещ, судак-ерш, окунь-лещ и окунь- плотва.

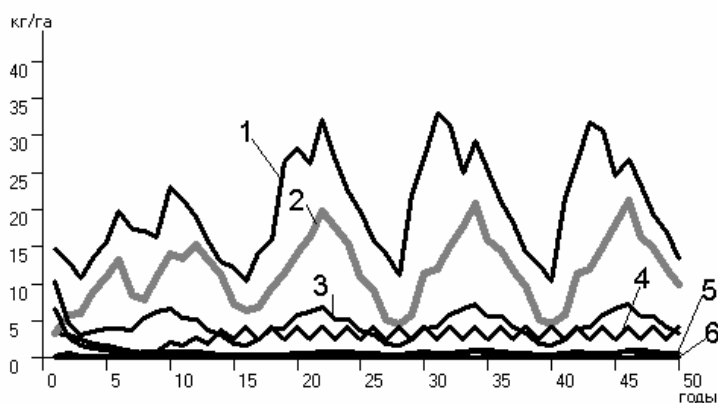


Рис. 2.4.4.14. Динамика ихтиомасс сообщества рыб, состоящего из леща (1), плотвы (2), щуки (3), ерша (4), окуня (5) и судака (6). (прототип озеро Миккельское)

Это свидетельствует о напряженности в сообществе отношений типа хищник-жертва. Именно эти отношения и порождают автоколебания ихтиомасс.

Поскольку ведущей популяцией в рассматриваемом сообществе является 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 кг/га до 17.8 кг/га, причем при высоких интенсивностях промысла леща его популяция может исчезнуть и основной вылов осуществляется 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, причем доминирующую роль в этом вылове начинает играть лещ. Этот эффект объясняется тем, что плотва является пищевым конкурентом 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 (по данным 1955 г.). Сообщество состоит из популяций окуня, плотвы, щуки, леща и ряпушки. В противоположность рассмотренным выше примерам, данное сообщество не испытывает сильных колебаний численности и биомассы рыб (рис. 2.4.4.15.). При рассмотрении корреляционных связей между колебаниями ихтиомасс популяций во времени, видно, что наиболее взаимно коррелированно «ядро ихтиоценоза» (по терминологии Л.А.Жакова, 1984), состоящее из окуня, плотвы и щуки. Ряпушка же характеризуется меньшей теснотой связи с остальными членами сообщества.

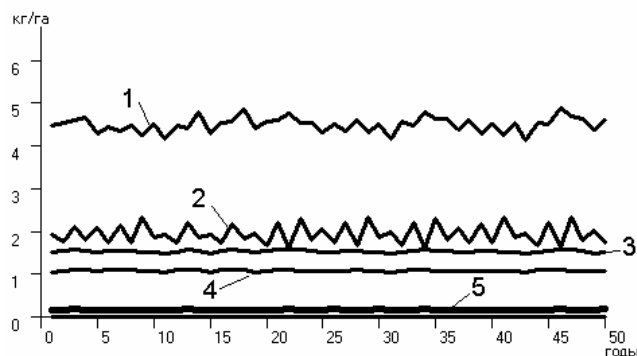


Рис.2.4.4.15. Динамика ихтиомасс сообщества рыб, состоящего из леща (1), ряпушки (2), окуня (3), плотвы (4) и щуки (5) для прототипа озера Святозеро

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 корюшки 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 снижению суммарного вылова. Очевидно, по отношению к лещу, в данном случае 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 (Рис. 2.4.4.16.).

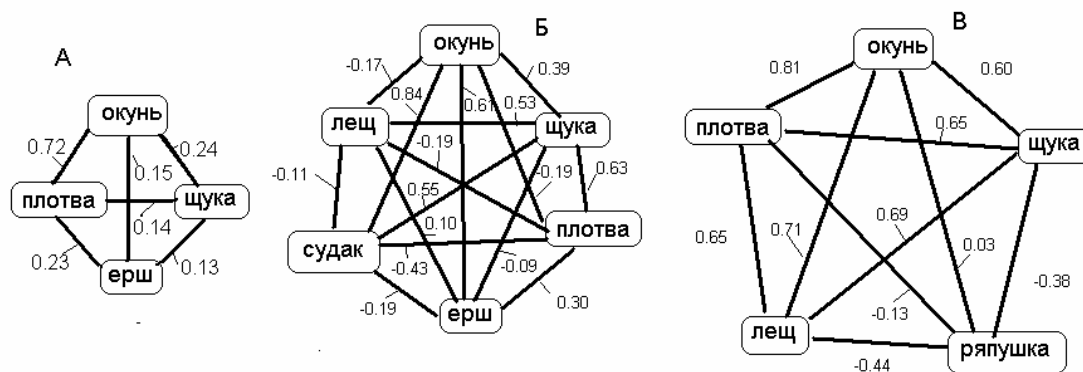


Рис.2.4.4.16. Коэффициенты корреляции между временными рядами ихтиомасс в сообществе с четырьмя (А), шестью (Б) и пятью (В) видами рыб

Последним рассмотрим пример сообщества рыб, в котором встречается лосось, хотя и в небольших количествах. Прототипом этого примера служили данные по Пяозеру (Справочник. Озера Карелии, 1959). Здесь ихтиоценоз состоит из окуня, плотвы, щуки, корюшки, сига, ряпушки и лосося. Динамика ихтиомасс сообщества, после корректировки параметров воспроизводства, приведена на рис. 2.4.4.17.

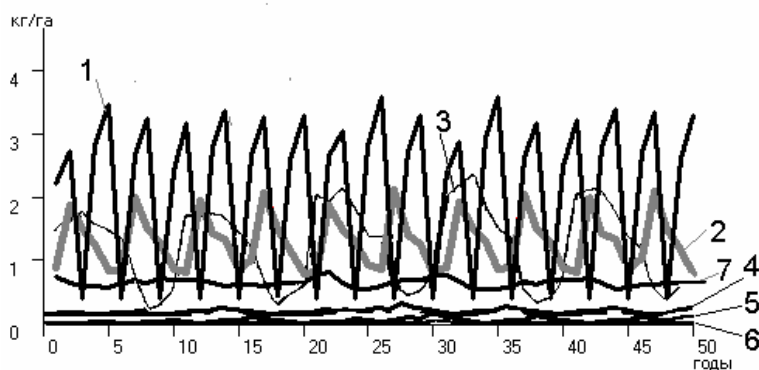


Рис. 2.4.4.17. Динамика ихтиомасс сообщества рыб, состоящего из корюшки (1), ряпушки (2), сига (3), окуня (4), плотвы (5), щуки (6) и лосося (7). (оз. Пяозеро)

На рисунке отчетливо видны периодические колебания ихтиомассы популяции корюшки с 3-летним периодом. С меньшей амплитудой и с большим периодом колеблются ихтиомассы ряпушки и сига, а вот ихтиомасса лосося почти не испытывает колебаний во времени. При оценке рисунков этого типа, 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. привлекает 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.

Реакцию сообщества на изменение режима промысла рассмотрим на примере изменения вылова отдельных составляющих ихтиоценоза в зависимости от интенсивности промысла корюшки, как основной промысловой рыбы (рис.2.4.4.18.).

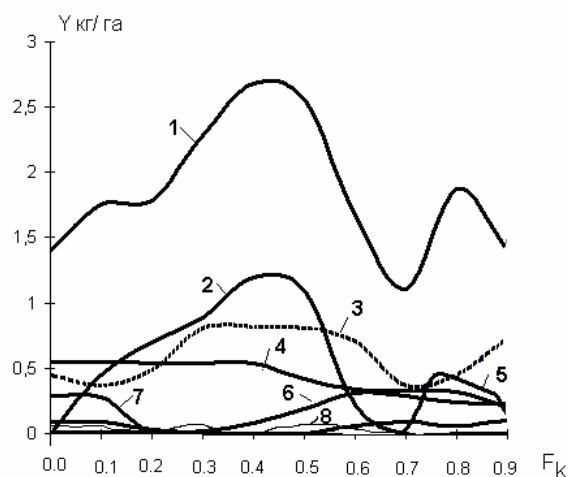


Рис. 2.4.4.18. Зависимость суммарного вылова (1) и выловов корюшки (2), ряпушки (3), лосося (4), щуки (5), сига (6), окуня (7) и плотвы (8) в зависимости от интенсивности промысла корюшки (F_k)

Увеличение интенсивности вылова корюшки свыше значения 0.5 ведет к подрыву промысловых запасов этой популяции и в крайнем случае к выпадению ее из сообщества. Уровень вылова лосося мало изменяется с увеличением интенсивности промысла корюшки, хотя имеет некоторую тенденцию к сокращению. При подрыве популяции корюшки суммарный вылов в некоторой степени компенсируется увеличением вылова ряпушки, сига и щуки. Популяции окуня и плотвы дают относительно малые выловы и слабо реагируют на изменение режима промысла корюшки. Кривая суммарного вылова в рассматриваемом случае имеет два максимума. Один, главный, обусловлен большими выловами корюшки, а второй, локальный, соответствует росту выловов ряпушки, щуки и сига.

Обсуждение результатов

Основной результат заключается в том, что на конкретных примерах показана важность экосистемного подхода к определению оптимальных режимов промысла. При планировании выловов объектом эксплуатации должна быть не отдельная популяция промысловой рыбы, а все сообщество рыб данного водоема. В работах С.П.Китаева (1984, 1994, 2007) по результатам статистической обработки громадного фактического материала по озерам Карелии были получены эмпирические значения ихтиомасс и выловов в зависимости от продукционных и абиотических характеристик водоемов. Такой подход позволяет лишь оценить искомые величины, но не может предсказать реакцию сообщества на изменение режима промысла. По другому пути пошли Л.Хакансон и В.В.Бульон (2002), которые взяли за основу своих построений балансовые соотношения в трофической сети экосистемы от первичной продукции до рыб. Такой подход привлекателен тем, что в явном виде учитывает фундаментальные законы сохранения вещества и энергии. Однако практическому применению модели Хакансона и Бульона мешает тот факт, что они рассматривают в качестве элементов модели только трофические группы (например, хищные рыбы или рыбы планктофаги) без детализации по видам рыб. В подходе, примененном в настоящей работе, сохранены преимущества балансового подхода, правда, с отбрасыванием звена первичного продуцирования и учетом продукции зоопланктона и бентоса в качестве входных величин. При этом полностью сохранен популяционный подход классической теории рыболовства, который в модели представлен процедурой POPUL.

Примененный метод случайного поиска работает медленно и при большом числе популяций дает неустойчивые результаты, которые нуждаются в корректировке. Ограничение списка уточняемых параметров только параметрами воспроизводства существенно обедняет модель, поскольку из рассмотрения выпадают такие важные факторы как загрязнение воды, явления недостатка в воде растворенного кислорода, колебания уровня и температуры воды. Заманчивой, но далекой от практической реализации, перспективой является использование стохастического подхода (Домбровский и др.1991).

Опыт создания и исследования рассмотренных выше моделей сообщества рыб, выполненный 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 изменения в других его частях. Это наглядно представлено при помощи коэффициентов чувствительности, которые только в виде исключения могут принимать нулевые значения. 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.

Построение моделей сообществ рыб осуществлялось не только для малых, но и для больших озер, например, Ладожского и Онежского (Астраханцев и др. 2003: Ladoga and Onego, 2009), речных систем (Joy, Death, 2000) и ряда районов Мирового океана (Stockhausen, Fogarty, 2003). Отличие этих моделей от рассмотренных в настоящей работе заключается в учете пространственного распределения рыб и их миграций. Собственно нерестовые и нагульные миграции есть и в озерах среднего размера, каким является Водлозеро (Петрова, Кудерский, 2008), но ими в первом приближении можно пренебречь, особенно при временном шаге модели равным одному году. Для моделирования речных сообществ рыб рассмотрение их пространственного распределения является обязательным (Жаков, Меншуткин, 1990).

Рассмотрение динамики рыбного населения водоемов посредством моделирования ихтиоценозов не является альтернативой традиционному популяционному подходу. Более того, популяционный подход, изложенный в монографии Г.В.Никольского (1965), представляет собой необходимый фундамент, рассматриваемых в настоящей работе, моделей сообществ рыб. Модели популяций рыб являются подмоделями общей модели сообщества, хотя модель сообщества не представляет собой простое объединение моделей популяций. В пределе, сообщество рыб может

состоять только из популяции только одного вида рыб (например, окуня). Такие примеры для озер Карелии имеются.

Модели, описанные в настоящей работе, представляет собой составную часть экспертной системы по определению свойств и оптимизации использования природных ресурсов озер Карелии (Меншуткин, Филатов, Потахин, 2009). При соединении с банком данных по озерам Карелии модели сообществ рыб, населяющих эти озера, представляют собой аппарат не только для уточнения рыбной продуктивности данных водоемов, но и построения планов их рационального хозяйственного использования.

Использование языка моделирования STELLA (Меншуткин, Клековски, 2006) вполне себя оправдало, особенно при отладке моделей. Вариант модели сообщества рыб, выполненный на универсальном языке программирования Visual Basic, обладал большим быстродействием и более экономным расходом оперативной памяти, чем вариант на языке STELLA. Но эти качества не являются решающими при построении модели природного объекта, которая требует постоянных поправок и уточнений. Язык STELLA позволяет производить все эти корректировки не на уровне самой программы, а на уровне блок-схемы и интерфейса, что позволяет участвовать в отладке модели ихтиологам, не имеющим опыта профессионального программирования.

ГЛАВА 2.5

МОДЕЛИ УПРАВЛЕНИЯ ПРИРОДНЫМИ СИСТЕМАМИ

В этой главе рассматриваются, так называемые, эколого-экономические модели. В этих моделях основное внимание уделяется не самой экосистеме, а ее взаимодействию с человеческим обществом. При этом целевая функция управления природной системой выбирается не только из соображений получения максимальной выгоды, но и сохранения самой природной системы. Частный случай такого управления уже рассматривался при рассмотрении моделирования промысла рыбы (раздел 2.2.1.), где ставилась цель получения максимальных уловов при сохранении популяции рыбы. В следующей главе будет рассмотрен случай, когда сохранению подлежит не только сама популяция, но и ее генофонд (раздел 2.6.1.).

2.5.1. Управление экосистемой водохранилища

В основу предлагаемой модели управления водохранилищем положена работа Клековского и Меншуткина (Klekowski, Menshutkin, 2001), которая, в свою очередь, опиралась на более ранние разработки (Меншуткин, 1967).

В отличие от большинства моделей подобного типа переменные в данной модели имеют не непрерывный, а дискретный характер. По существу, предлагаемая модель относится к классу логико-лингвистических моделей (Поспелов, 1981).

Большинство переменных имеет четыре градации — «много» (4), «средне» (3), «мало» (2) и «очень мало» (1), что достаточно для качественного описания функционирования системы. Блок-схема модели приведена на рис. 2.5.1.1. Неуправляемые входные переменные всей системы представлены количеством выпадающих осадков (PREC), средней температурой воздуха (TA) и средней скоростью ветра (WIND). Интенсивность испарения с поверхности водоема (EVA) определяется исходя из того, что испарение очень мало при очень низких температурах воздуха и скоростях ветра. Испарение велико, если велика скорость ветра и температура воздуха. В определении промежуточных значений учитывается тот факт, что температура более существенно влияет на испарение, чем скорость ветра.

Совершенно естественно, что повышенное испарение ведет к снижению уровня в водохранилище. С другой стороны увеличение стока (PREC) способствует снижению этого уровня.

Результирующий уровень воды (L2) определяется с учетом пропуска воды через плотину (U). Эта величина связана с количеством включенных турбоагрегатов (TURB)

Если все турбоагрегаты выключены ($TURB = 0$), то срабатывания уровня водохранилища нет.

Количество выработанной электроэнергии (ENERGY), помимо величины срабатывания уровня (соотношение L1 и L2), зависит еще и от приходной части водного баланса. При большом количестве осадков даже при повышении уровня ($L2 > L1$) можно вырабатывать электроэнергию.

Однако, при малых осадках ($PREC \leq 2$), для поднятия уровня приходится отключить все турбоагрегаты.

Степень загрязненности водоема (POLL) имеет всего две градации: $POLL = 1$ — вода чистая и $POLL = 2$ — вода грязная. Степень загрязненности воды определяется развитием туризма (TOUR) и количеством построенных очистных сооружений (CLEAN). Если число построенных для туристов отелей меньше двух, то это вообще не влияет на качество воды. При увеличении количества отелей следует соблюдать норму — не менее одного очистного сооружения на три отеля, при превышении этой нормы наступает загрязнение водоема. При повышенном количестве осадков ($PREC > 2$) проточность водоема повышается, и он может очиститься.

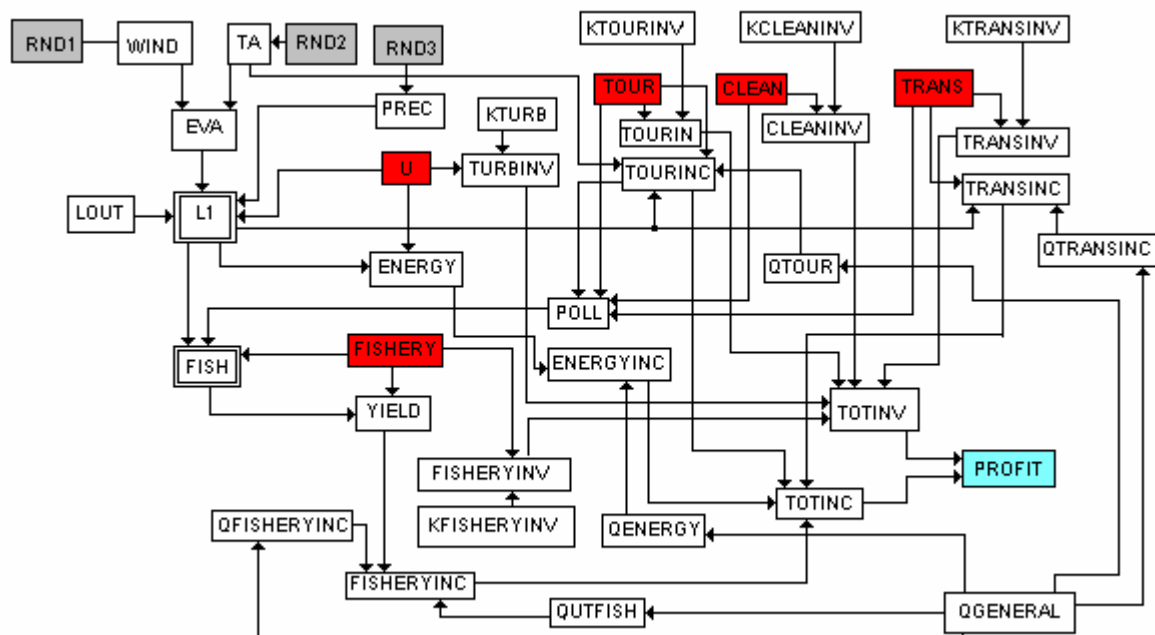


Рис. 2.5.1.1. Блок-схема модели эксплуатации водохранилища:

RND1, RND2, RND3 — датчики случайных чисел. TA — температура воздуха, WIND — скорость ветра, PREC — количество атмосферных осадков, EVA — испарение с поверхности водохранилища, L1 — уровень водохранилища, U — количество включенных агрегатов гидроэлектростанции, KTURB — стоимость эксплуатационных и амортизационных расходов на один турбоагрегат, TURBINV — затраты на эксплуатацию гидроузла, ENERGY — количество выработанной электроэнергии, ENERGYINC — доход от продажи электроэнергии, QENERGY — поправка на конъюнктуру при исчислении доходов от электростанции, TOUR — инвестиции в область туризма — число построенных отелей, KTOURINV — стоимость эксплуатационных и амортизационных расходов на один отель, QTOUR — поправка на конъюнктуру при исчислении доходов от туризма, KCLEANINV — стоимость эксплуатационных и амортизационных расходов на очистные сооружения, CLEAN — количество построенных очистных сооружений, CLEANINV — затраты на постройку и эксплуатацию очистных сооружений, TOURINC — доходы от туризма, KTRANSINV — стоимость эксплуатационных и амортизационных расходов на водный транспорт, TRANS — развитие водного транспорта, TRANSINV — затраты на водный транспорт, TRANSINC — доходы от водного транспорта, QTRANSINC — поправка на конъюнктуру при исчислении доходов от транспорта, POLL — степень загрязненности водохранилища, FISH — запасы рыбы в водохранилище, FISHERY — развитие рыбного хозяйства, FISHERYINV — затраты на развитие рыбного хозяйства, KFISHERYINV — стоимость развития рыбного хозяйства, QFISHERYINC — поправка на конъюнктуру при исчислении доходов от рыбного хозяйства, YIELD — вылов рыбы, QGENERAL — общее состояние конъюнктуры, влияющее на ценообразование, TOTINC — общий доход от эксплуатации водохранилища за один год, TOTINV — общие затраты на эксплуатацию водохранилища, PROFIT — прибыль от эксплуатации водохранилища

Рыбные ресурсы водохранилища к концу года (F2) определяются состоянием этих ресурсов в предыдущем году (F1), степенью загрязненности водоема (POLL) и интенсивностью вылова рыбы (FISHING), которая имеет два состояния FISHING = 1 — любительское рыболовство, FISHING = 2 — промышленное рыболовство. Любительское рыболовство никак не снижает уровень рыбных запасов в водохранилище, а вот промышленное, да еще в сочетании с загрязнением воды приводит к подрыву запасов рыбы (F = 1). Иными словами, высокие запасы рыбы могут сохраниться только при чистой воде и любительском рыболовстве.

Успешность использования водохранилища для нужд водного транспорта (TRANS) определяется только сохранением высокого уровня воды.

Экономическая оценка успешности эксплуатации водохранилища определяется разностью, между полученными доходами (PROFIT) и затратами на содержание гидротехнических сооружений (TURB_INV), инвестициями в строительство туристских отелей (TOUR_INV), затратами на создание очистных сооружений (CLEAN_INV), капиталовложениями в развитие водного транспорта (TRANS_INV) и рыболовной промышленности (FISHING_INV). Величины затрат полагаются линейными функциями от принятых состояний воздействий.

Доходы от туризма определяются не только количеством построенных отелей (TOUR), но и степенью загрязненности водоема (POLL) и положением уровня воды (L1).

Предполагается, что в условиях загрязненной воды доходы от туризма снижаются до минимума, в то время как снижение запасов рыбы в водохранилище снижает приток туристов только с «высокого» до «среднего». Поддержание в водохранилище очень низкого или низкого уровня ведет к снижению доходов от туризма до минимальных величин. Помимо всех изложенных соображений доходы от туризма зависят и от общей конъюнктуры, что отражено в модели введением величины TOURINC — коэффициент доходности туризма.

Доходы от выработки электроэнергии (ENERGY_PRO) полагаются линейно зависящими от количества выработанной энергии (ENERGY) и регулируются текущими ценами на электроэнергию (ENERGYINC).

Доходы от водного транспорта полагаются равными TRANSINC только в случае успешной его работы, которая связана с поддержанием постоянного высокого уровня воды в водохранилище.

Доходы от рыболовства (FISHINGINC) могут быть получены только в условиях чистой воды ($POLL = 1$) и небольших колебаний уровня ($L2 \geq 3$).

Оценка общего дохода от эксплуатации водохранилища за 30 лет (TOTINCSUM) определялась путем суммирования всех доходов, для чего создан объект типа резервуар.

Прибыль от эксплуатации водохранилища (PROFIT) определяется как разность между доходами и расходами на постройку и содержание отелей для туристов (TOURINV), расходов на постройку очистных сооружений (CLEANINV), расходов на содержание средств водного транспорта (TRANSINV) и рыболовства (FISHERYINV), а так же эксплуатационные расходы гидроэлектростанции (TURBINV).

Эксперименты с моделью могли проводиться при постоянных и случайных значениях входных переменных WIND, TA и PREC. В последнем случае распределение этих величин полагалось равномерным и некоррелированным.

На рис. 2.5.1.2. представлен интерфейс программы. Начинать знакомство с программой лучше с некоторого тестового примера. Скажем, предполагается построить на берегу водохранилища 4 туристических отеля с одним очистным сооружением. Работать при этом будут всего два агрегата гидроэлектростанции. Водохранилище предполагается использовать для нужд водного транспорта.

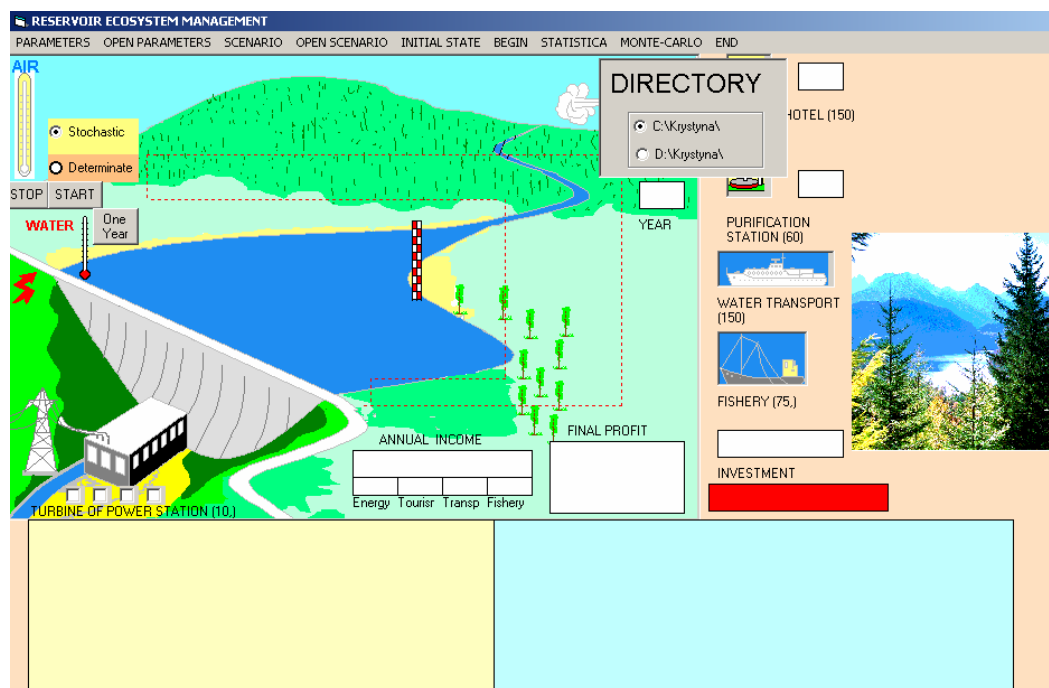


Рис. 2.5.1.2. Исходный вид интерфейса программы управления экосистемой водохранилища

Для установки такого режима эксплуатации следует сначала нажать позицию меню INITIAL STATE, а затем, сначала нажав мышью на изображение отеля, а затем на то место, где будет построен отель (это место огорожено штриховой линией), установить отель на берегу водохранилища. Заметим, что само место положения отеля на ход выполнения программы никак не влияет и имеет только декоративное значение. Установка очистного сооружения производится так же, а для водного транспорта достаточно только нажать на изображение теплохода в меню. Для включения агрегатов электростанции достаточно установить флажки, как это показано на рис. 2.5.1.3. Заметим, что флажки следует устанавливать слева направо.

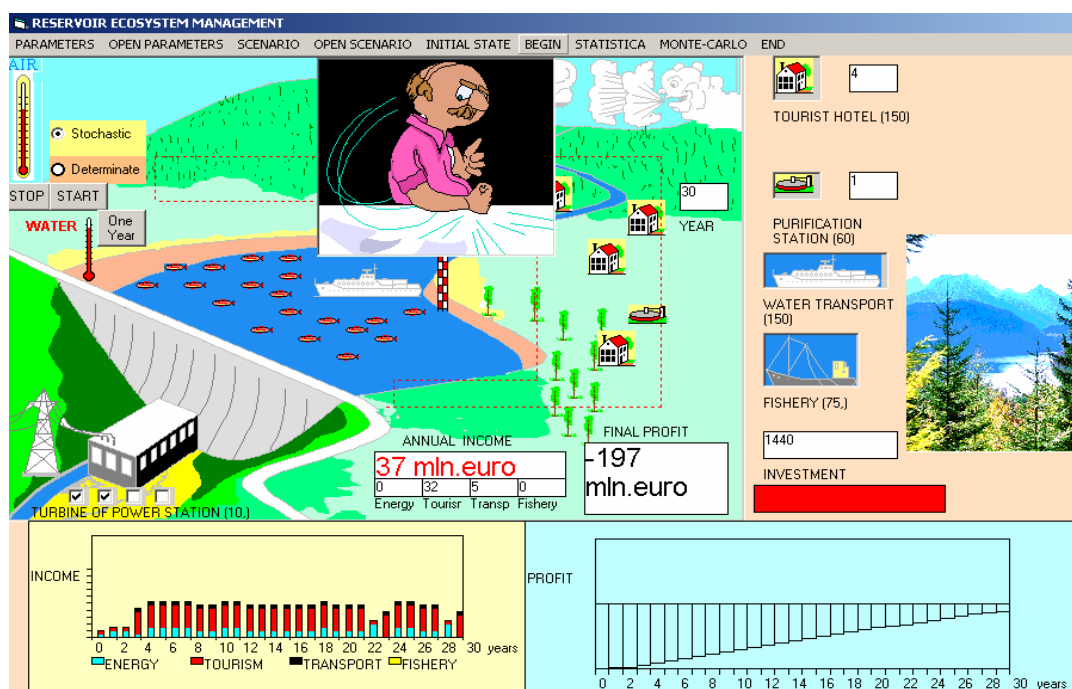


Рис. 2.5.1.3. Вид интерфейса программы управления экосистемой водохранилища в результате выполнения тестового примера

Нажатием позиции меню BEGIN запускаем программу на 30 лет. На экране должно получиться примерно то, что изображено на рис. 2.5.1.3. Слово «примерно» связано с тем, что по умолчанию включается режим стохастической работы модели (Stochastic).

Появление на интерфейсе изображения недовольного администратора свидетельствует о том, что выбранный режим эксплуатации водохранилища не оказался успешным. Действительно, инвестиции и эксплуатационные составляют $150 \times 4 + 60 + 150 + (10 + 10) \times 30 = 1440$ условных единиц (на интерфейсе высвечиваются миллионы евро, что к реальным ценам не имеет никакого отношения). Доходная часть от продажи электроэнергии, туризма и транспорта составляет за 30 лет всего 1243 у.е. Убыток составляет $1243 - 1440 = -197$ у.е.

На левом графике представлена структура доходов, а на правом — динамика прибыли (PROFIT).

Причина убыточности рассмотренного варианта эксплуатации водохранилища в том, что снижения уровня водохранилища затрудняют работу водного транспорта и ухудшают доходы от туризма. Положение можно исправить путем отключения одного агрегата гидроэлектростанции. Доходы от продажи электроэнергии при этом сокращаются, но растут доходы от туризма и транспорта (рис. 2.5.1.4.).

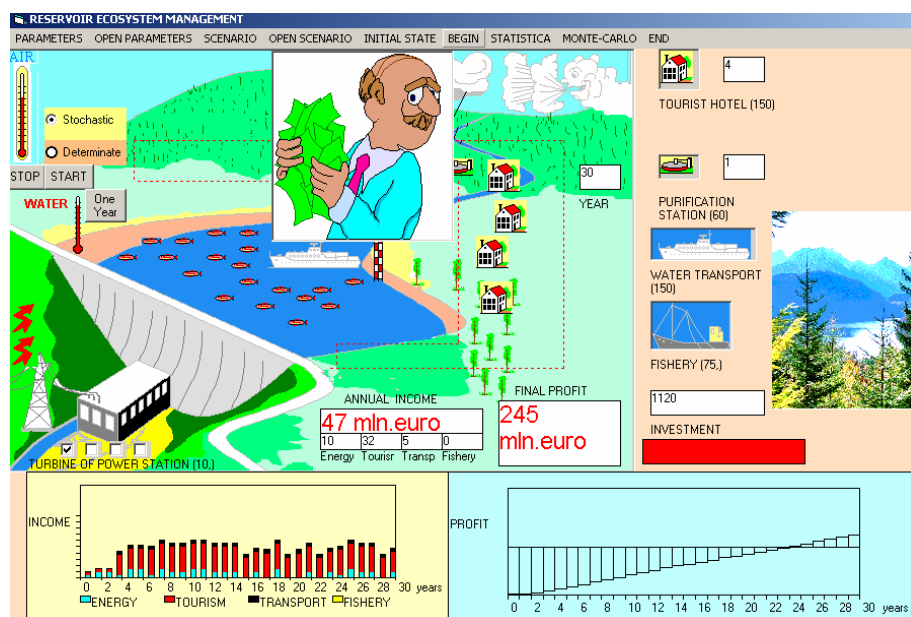


Рис. 2.5.1.4. Вид интерфейса программы управления экосистемой водохранилища в результате изменения тестового примера, приведенного на рис. 2.5.1.3. путем отключения одного агрегата гидроэлектростанции. Инвестиции окупаются на 23 году эксплуатации

На рис. 2.5.1.5 представлен вид интерфейса программы при попытке увеличения прибылей путем постройки новых отелей без увеличения числа очистных сооружений. Такой режим приводит к загрязнению водохранилища и явно не рентабелен.

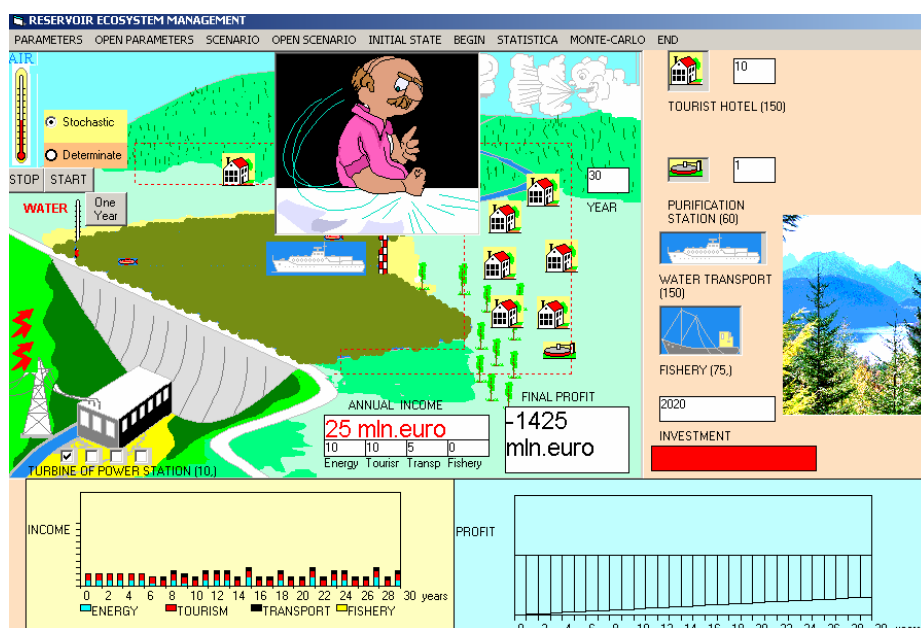


Рис. 2.5.1.5. Последствия неумеренного строительства туристических отелей (10) при сохранении системы очистки как в предыдущем варианте. Сильное загрязнение водохранилища приводит к сокращению притока туристов и подрыву рыбных запасов. Инвестиции не окупаются

При стохастическом характере внешних климатических воздействий на водохранилище целесообразно применение метода Монте-Карло. После задания режима эксплуатации следует нажать позицию меню MONTE-CARLO и указать число реализаций. При 10 реализаций

результат для варианта с 4 отелями, одним очистным сооружением, водным транспортом и одним включенным агрегатом гидростанции представлен на рис. 2.5.1.6. Заметим, что первоначальное суждение об этом варианте, по одной реализации как о прибыльном, оказалось обманчивым. В среднем этот вариант убыточен, хотя возможны такие стечения природных условий, когда он приносит доход.

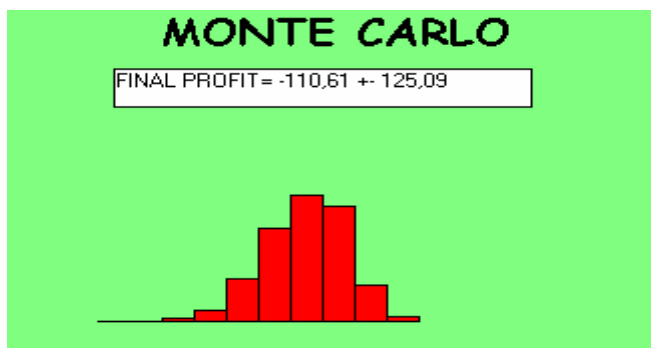


Рис. 2.5.1.6. Применение метода Монте-Карло к варианту представленному на рис. 2.5.1.5

Таблица 2.5.1.1.

Результаты исследования модели эксплуатации водохранилища в течение 30 лет при случайных природных воздействиях (осреднение по 10 реализациям)

Сценарий	Управляющее воздействие на водохранилище					Суммарные затраты	Суммарная прибыль
	Число работающих турбин	Число отелей	Число очистных сооружений	Водный транспорт	Рыболовство		
	U	TOUR	CLEAN	TRATS	FISHERY	TOTINV	PROFIT
1	1	1	1	0	0	190	230±43
2	1	3	1	0	0	440	415±94
3	1	5	1	0	0	680	599±154
4	1	10	1	0	0	1270	-772±32
5	1	7	1	0	0	910	-523±35
6	1	6	1	0	0	8	-498±31
7	1	7	2	0	0	980	728±220
8	1	10	2	0	0	1330	-834±30
9	1	10	3	0	0	1390	933±3
10	1	12	3	0	0	1930	-1074±28
11	1	12	4	0	0	1690	1121±367
12	1	12	5	0	0	1750	997±330
13	2	12	5	0	0	1760	669±280
14	3	12	5	0	0	1770	-18±18
15	4	12	5	0	0	1780	-1109±12
16	1	12	5	1	0	1890	885±328
17	1	12	5	1	0	1965	-288±280
18	0	12	5	1	1	1955	-120±260
19	0	0	0	0	1	75	70±5
20	1	0	0	0	1	85	271±30

В таблице 2.5.1.1. представлены некоторые результаты исследования рассматриваемой модели. Из приведенных вариантов наиболее прибыльным оказался сценарий 11, предполагающий постройку 12 отелей с 4 очистными сооружениями при очень умеренной выработке электроэнергии. Использование водохранилища исключительно для нужд рыболовства (сценарий 19) оказалось малоприбыльным. Погоня за высокой выработкой электроэнергии при развитой инфраструктуре туризма (сценарий 15) оказалась просто убыточной.

2.5.2. Модель управления водными ресурсами реки Варты

Часть бассейна реки Варты в пределах Лодзинского воеводства является объектом действия проекта «Warta» (Bocian et al., 2001), цель которого состоит в сохранении природных водных

ресурсов на территории водосбора путем инвестиций в постройку очистных и водозащитных сооружений. По существу, задача проекта сводится к попытке оптимального управления обширной и сложной эколого-экономической системой. Теоретические аспекты такого управления рассмотрены, например, в работе Klekowski и Menshutkin (2001), в которой показано, что необходимым этапом в этом деле является построение модели объекта управления. В настоящем исследовании от абстрактных построений делается переход к конкретному географическому объекту (Меншуткин, 2005).

При выборе конструкции модели создавалась альтернатива подробного математического описания биогеохимических циклов углерода, азота и фосфора в наземных и водных экосистемах, находящихся на исследуемой территории, или упрощенного их описания с сохранением основных черт ландшафтной структуры моделируемого региона. Был выбран второй путь, как более быстрый во времени и не требующий постановки специальных дорогостоящих полевых исследований. Это, конечно, не означает отказа от детального описания процессов, как это сделано в опубликованных модельных исследованиях (Dorge, 1994; Krysanova, Haberlandt, 2002). Более того, конструкция предлагаемой модели позволяет, не нарушая общую структуру модели, вводить уточнения в описание процессов преобразования и транспорта биогенных элементов в экосистемах леса и сельскохозяйственных угодий, движении грунтовых вод, процессов, происходящих на границе земель и водой (экотонах), а также в экосистемах рек и водохранилищ.

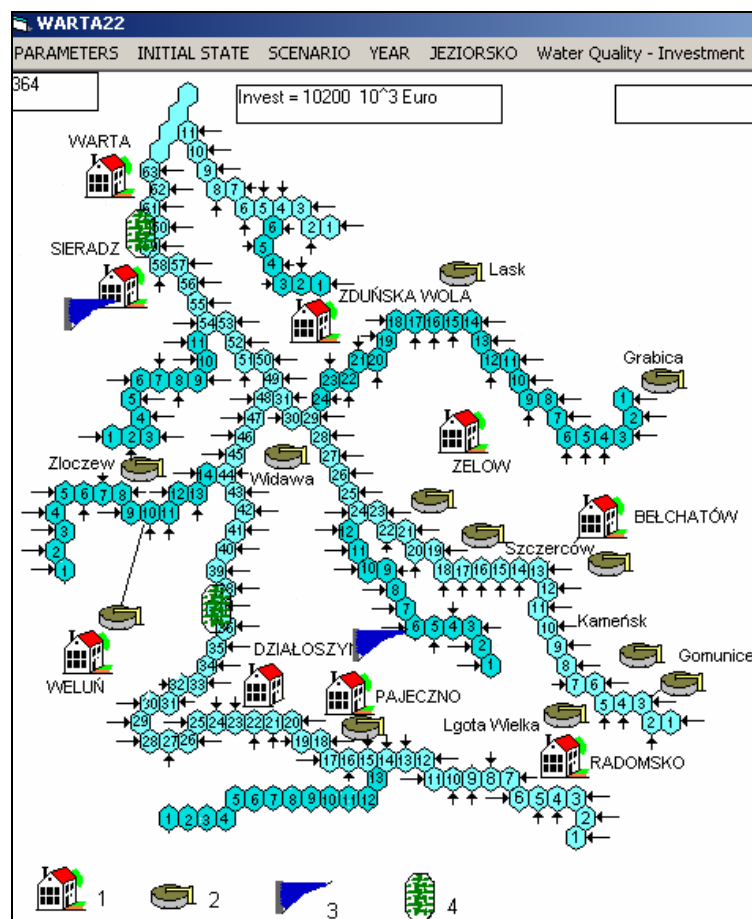


Рис. 2.5.2.1. Интерфейс программы управления реки Варты с водохранилищем Езерско и притоками Пихна, Грабия, Олешница, Видавка, Красувка и Жеглина:

1 — точечный источник бытовых и промышленных стоков, 2 — очистное сооружение, 3 — небольшое водохранилище на водосборе, 4 — польдер

Постановка задачи исследования базируется на теоретических разработках Международного экологического центра ПАН (Menshutkin, Klekowski, 2001) и представления о том, что исследуемая часть водосбора реки Варта с водохранилищем Езерско представляет собой сложную динамическую систему, управление которой предусматривает применение элементов общей теории систем и оптимального управления (Straskraba, Tundisi, 1999)



Рис. 2.5.2.2. Общая блок-схема модели управления качеством воды в реке Варта

Блок-схема процесса управления представлена на рис. 2.5.2.2. Управляемым входом исследуемой системы являются затраты на модернизацию уже существующих и постройку новых очистных сооружений и коммуникаций подвода к ним сточных вод. Из всех этих сооружений выделено 12 самых крупных с расходом воды более 5 м³/сут. Остальные сооружения разбиты на 6 групп по географическому признаку.

От включенной мощности очистных сооружений зависит количество фосфора и азота, поступающих в систему. Кроме точечных источников, на которых распространяется действие систем очистки, в водосбор попадают азот и фосфор, приносимые грунтовыми водами и поверхностным стоком. Это воздействие на систему зависит как от ситуации в сельском хозяйстве (интенсивность внесения удобрений), так и от климатических условий.

В речных экологических системах и в экосистеме водохранилища происходят процессы самоочищения, которые нельзя не учитывать.

Выходом исследуемой системы является качество воды в водохранилище Езерско.

Задача настоящего исследования заключается в установлении зависимости между инвестициями в постройку и модернизацию очистных сооружений и характеристиками качества воды в водохранилище Езерско. Оптимальное управление водными ресурсами реки Варты, согласно литературным данным (Рикун и др., 1991; Slota, 1997), понимается в данном случае, как нахождение компромисса между минимальными затратами на постройку очистных сооружений, с одной стороны, и достижением максимально возможно высокого качества воды, с другой стороны. Конкретно это сводится к минимизации функционала $K(R, E)$ представляющего сумму затрат на постройку и эксплуатацию очистных сооружений $K_s(R)$ и ущерба от низкого качества воды $K_w(R, E)$, который в данном случае принимается пропорциональным максимальной биомассе сине-зеленых водорослей в водохранилище Езерско.

$$\text{Min } K(R, E) = K_s(R) + K_w(R, E), \quad (2.5.2.1.)$$

где R — совокупность мер, направленных на улучшение качества воды, E — природные условия.

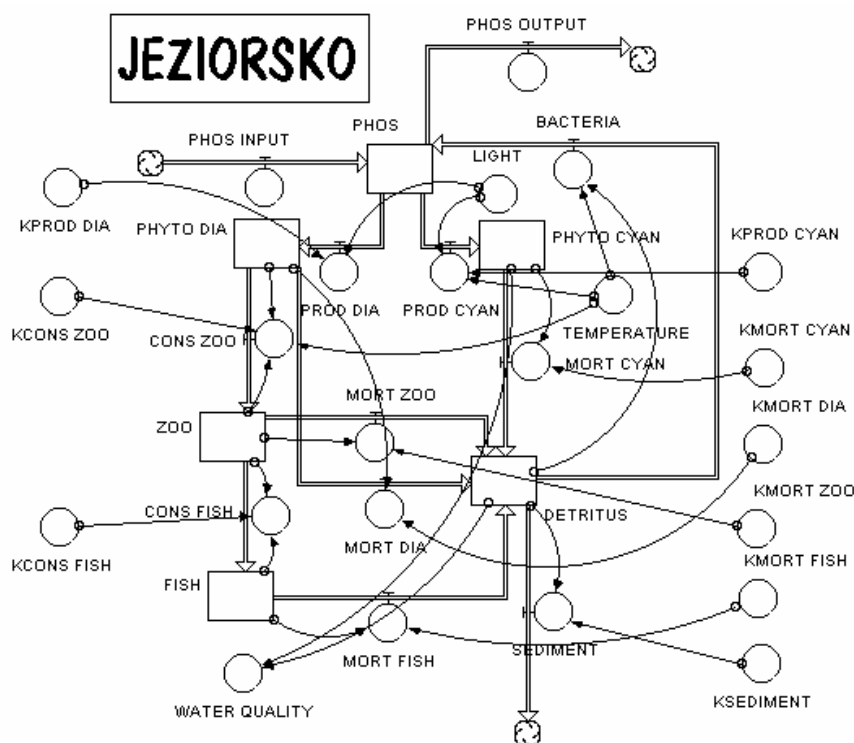


Рис. 2.5.2.3. Блок-схема модели экосистемы водохранилища Езерско:

PHOS — концентрация неорганического фосфора, PHOS_INPUT — поступление фосфора, PHOS_OUTPUT — вынос фосфора, LIGHT — освещенность, PHYTO_DIA — биомасса диатомовых водорослей, PHYTO_CYAN — биомасса сине-зеленых водорослей, PROD_DIA — продукция диатомовых водорослей, PROD_CYAN — продукция сине-зеленых водорослей, KPROD_DIA — коэффициент продукции диатомовых водорослей, KPROD_CYAN, MORT_DIA — отмирание диатомовых водорослей, MORT_CYAN — отмирание сине-зеленых водорослей, KMORT_DIA — коэффициент отмирания диатомовых водорослей, KMORT_CYAN — коэффициент отмирания сине-зеленых водорослей, KCONS_ZOO — коэффициент потребления пищи зоопланктоном, ZOO — биомасса зоопланктона, CONS_ZOO — потребление пищи зоопланктоном, MORT_ZOO — отмирание зоопланктона, KMORT_ZOO — коэффициент отмирания зоопланктона, FISH — биомасса рыб, CONS_FISH — потребление пищи рыбами, KCONS_FISH — коэффициент потребления пищи рыбами, MORT_FISH — смертность рыб, KMORT_FISH — коэффициент смертности рыб, DETRITUS — масса детрита, SEDIMENT — седиментация, KSEDIMENT — коэффициент седиментации, TEMPERATURE — температура воды, WATER_QUALITY — качество воды в водохранилище

Водохранилище Езерско представляет собой ключевой элемент системы водосбора реки Варты в пределах Лодзинского воеводства. Именно по качеству воды в этом водохранилище можно судить о благополучии или неблагополучии состояния всей рассматриваемой водной системы. Поэтому экологическая система водохранилища Езерско рассматривается как подмодель общей системы.

Водохранилище Езерско (Wojtysiak, 1999) расположено между 484 и 504 км течения реки Варты и имеет максимальный объем $202.5 \times 10^6 \text{ м}^3$ при уровне 121.5 м. Рабочий объем составляет $172.6 \times 10^6 \text{ м}^3$ при срабатывании уровня до 116.0 м, мертвый объем составляет $30.2 \times 10^6 \text{ м}^3$. Максимальная площадь зеркала 42.6 км^2 , минимальная 17.6 км^2 . Средняя глубина может изменяться от 10.5 м до 4 м.

Состояние экологической системы водохранилища определяется биомассой сине-зеленых водорослей (PHYTO_CYAN), биомассой диатомовых водорослей (PHYTO_DIA), биомассой зоопланктона (ZOO), ихтиомассой рыб — планктофагов (FISH), массой мертвого органического вещества, взвешенного в воде — детрита (DETRITUS), концентрациями неорганического фосфора (PHOS) в воде. Блок — схема подмодели водохранилища Езерско приведена на рис. 2.5.2.3. Модель построена согласно с принципами, изложенными в разделе 2.4.1., поэтому остановимся только на некоторых ее особенностях..

Биомасса сине-зеленых водорослей возрастает в том случае, если имеется достаточная освещенность, а также высокие концентрации в воде минерального фосфора. Кроме того, следует отметить, что «цветение» (bloom) сине-зеленых водорослей может происходить только при температуре воды выше 10 градусов (Oliver, Gant, 2000). Биомасса диатомовых водорослей полагается зависящей, помимо световых условий и концентраций фосфора, так же и от биомассы зоопланктона. Потребление сине-зеленых водорослей зоопланктонными фильтраторами в модели не учитывается.

Прирост биомассы зоопланктона полагается зависящим от биомассы кормовой базы и давлению со стороны рыб-планктофагов, при этом учитывается, что с ростом температуры воды темп прироста биомассы зоопланктона увеличивается.

Изменение ихтиомассы рыб-планктофагов (в основном это молодь окуня, плотвы и ерша (Janiak, 1992; Wutek, 1993; Gornicki, 1994)) полагается зависящей от температуры воды и кормовых условий.

Содержание фосфора в воде водохранилища определяется не только поступлением из рек и сливом через плотину, но и потреблением фосфора в процессе фотосинтеза диатомовыми и сине-зелеными водорослями. Масса детрита полагается зависящей от интенсивности отмирания фитопланктона и потребления детрита бактериопланктоном.

По существу, весь смысл подмодели реки сводится к тому, чтобы формировать фосфорную нагрузку для подмодели водохранилища. Поэтому все переменные подмодели WARTA выражаются в виде концентраций неорганического фосфора в воде. Процессами фотосинтеза и самоочищения в русле реки, в первом приближении, пренебрегается, хотя они, несомненно, имеют место.

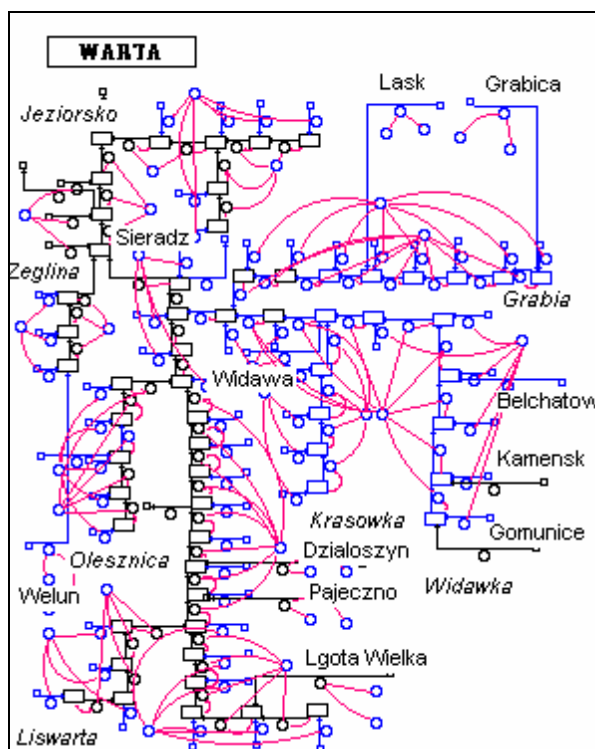


Рис. 2.5.2.6. Блок-схема модели гидрографической сети реки Варты (общий вид в мелком масштабе)

Гидрографическая сеть моделируемого района (рис. 2.5.2.6.) представлена как множество резервуаров, которые соединены потоками. Так, Варта состоит из 19 элементов, Пихна из 6, Видавка из 10, Грабья из 8, Красувка из 4, Лисварта из 4, Олешница из 5, Жеглина из 3. Вход каждого последующего элемента является выходом предыдущего. В местах слияния рек элементы имеют два притока.

Реки Варта и Пихна впадают в водохранилище Езерско. Более мелкие речки во внимание не принимаются и их расходы включаются в поверхностный сток.

Перенос фосфора в процессе течения реки осуществляется путем передачи этих веществ из ячейки, лежащей выше по течению в следующую за ней ячейку, причем количество передаваемого вещества пропорционально расходу реки в данном месте. Для реки Видавки эти соотношения выглядят следующим образом. Например:

$$WID34 = WID3 \times V\_VID, \quad (2.5.2.2.)$$

где V_VID — расход воды в реке Видавки, который зависит от времени.

Поступление фосфора в реки от точечных источников имитируется в модели следующим образом (пример стока из очистных сооружений в районе Бельхатов):

$$WID4(t) = WID4(t - dt) + (WID34 + WIDL4 + BELCHATOW - WID45 - SPWI4) \times BELCHATOW, \quad (2.5.2.3.)$$

где $BELCHATOW\_LOAD$ — интенсивность точечного источника загрязнения, $BELCHATOW\_CLEAN$ — интенсивность очистки сточных вод от фосфора в результате действия очистных сооружений. Слив из очистных сооружений Бельхатов осуществляется в $WID4$ ячейку реки Видавка. При отсутствии очистных сооружений ($BELCHATOW\_CLEAN = 0$) при любом состоянии реки Видавка выше места стока ниже стока вода в реке оказывается насыщенной загрязняющими веществами. При максимальной степени очистки ($BELCHATOW\_CLEAN = BELCHATOW\_LOAD$) вода в реке вообще не претерпевает каких-либо изменений. В промежуточных случаях происходит смешение сточных и речных вод.

Приведенный выше пример касался только стока с крупных очистных сооружений, подлежащих модернизации или постройке. Для мелких очистных сооружений, объединенных в группы по территориальному признаку, соотношения имеют аналогичный вид.

Поступление в реки фосфора с грунтовыми водами и поверхностным стоком определялось согласно результатам расчетов приведенных в отчете по польско-германскому проекту о диффузном поступлении биогенов в реки бассейна реки Одер (Okruszek, Dirsén, 1999) и включался в состав поступлений от распределенных источников.

Самостоятельный блок программы занимается поиском оптимального варианта принятия решения по первоочередному строительству или модернизации очистных сооружений, а также строительству новых водохранилищ на притоках Варты и созданию польдеров в долине реки. Поскольку каждый вариант такого решения является дискретной функцией, то применение классических методов поиска экстремума (в данном случае минимума), таких как градиентный метод или метод релаксации, в данном случае не представляется возможным. Дело осложняется еще и разрывностью функции стоимости инвестиций на постройку очистных сооружений от выбранного варианта. Исходя из этого, был применен метод случайного поиска, который не накладывает никаких ограничений на гладкость и неразрывность аргументов (вариант постройки сооружений очистки стоков, водохранилищ и польдеров) и критерия оптимизации (минимум инвестиций при максимальном уровне качества воды).

Генерация текущего варианта постройки очистных сооружений, водохранилищ и польдеров осуществлялась при помощи обращения к датчику случайных чисел (RND), причем все возможные варианты от постройки всех сооружений одновременно, до полного отказа от инвестиций полагались равновероятными. Рассматривалось 12 вариантов постройки или модернизации крупных сооружений (GI), 6 вариантов групп мелких сооружений по районам (GA), 9 вариантов постройки водохранилищ (RS) и 3 варианта постройки польдеров (PO).

Для вычисления критерия оптимальности модель приводится в начальное состояние. Затем, с помощью датчика случайных чисел (RND), из базы данных выбирается массив значений расходов воды в реке Варте и ее притоках за какой-либо из имеющихся в базе. К условиям выбранного года подбираются температурные и световые условия для модели экологической системы водохранилища Езерско. После одного года совместной работы модели реки Варты с притоками и водохранилища Езерско происходит поиск максимальных значений биомассы сине-зеленых водорослей в водохранилище. Именно это значение и входит в критерий оптимальности в качестве оценки качества воды (с применением оператора логического отрицания, поскольку максимальным значениям биомассы сине-зеленых водорослей соответствует минимальное значение качества воды).

Второй компонент критерия оптимальности — инвестиции, подсчитывается путем суммирования затрат на постройку очистных сооружений, водохранилищ и польдеров для данного варианта.

$$K_s(R) = \sum_{i=1}^{12} GI(i) * \varphi(i) + \sum_{i=1}^6 AI(i) * \phi(i) + \sum_{i=1}^9 RS(i) * \gamma(i) + \sum_{i=1}^3 PO(i) * \omega(i), \quad (2.5.2.4)$$

где $\varphi(i)$ — затраты на постройку или модернизацию i -ого очистного сооружения, $\phi(i)$ — затраты на постройку или модернизацию мелких очистных сооружений в области i , $\gamma(i)$ — затраты на постройку i -ого водохранилища, $\omega(i)$ — затраты на постройку i -ого польдера. $GI(i) = 1$, если постройка или модернизация i -ого очистного сооружения включена в данный вариант проекта (R), и $GI(i) = 0$, если постройка или модернизация i -ого очистного сооружения проектом R не предусмотрена. Аналогично определены функции $AI(i)$, $RS(i)$ и $PO(i)$.

Поиск оптимального варианта начинается с задания начального варианта (R_0) при помощи обращения к датчику случайных чисел. Для этого варианта вычисляется критерий оптимальности $K(R_0, E)$. Затем таким же образом задается следующий вариант проекта (R_1) и вычисляется соответствующее значение критерия оптимальности $K(R_1, E)$. Если окажется, что $K(R_1, E) < K(R_0, E)$, то оптимальным полагается вариант проекта R_1 , в противном случае R_0 . Затем этот процесс повторяется, причем критерий оптимальности каждого нового варианта проекта (R_{k+1}) сравнивается с наилучшим критерием оптимальности, достигнутым во всех предыдущих пробах. Если он больше наилучшего (в данном случае наименьшего) значения, то данные варианта проекта (R_{k+1}) остаются без внимания и программа переходит к следующей пробе, если нет, то характеристики этого варианта проекта полагаются оптимальными к данному ($k+1$) шагу процесса оптимизации. Число шагов, при котором поиски лучшего варианта теряют смысл, определяется экспериментально. В данном случае 10 шагов оказывается достаточным для получения устойчивого решения.

Для гидрологических условий, подобных условиям, наблюдавшимся в 1992 году, оптимальная конфигурация проекта предусматривает первоочередную модернизацию очистных сооружений в Грабиче, Щершуве и Ведлуне, а также строительство польдера 2 (ниже Сераджа). Строительство мелких очистных сооружений в первую очередь целесообразно в зоне 6 (река Пихна). При принятых параметрах строительство малых водохранилищ оказывает малое влияние на качество воды в водохранилище Езерско и создает только локальные эффекты улучшения качества воды.

2.5.3. Управление природными ресурсами региона

Рассматриваемая в настоящем разделе модель (Меншуткин, Клековский, 2001) была разработана в связи с практической задачей долгосрочного планирования развития региона Бещад (северные склоны Карпат с верховьями р. Сан), граничащего с Украиной и Словакией. Модель сообщества оленей, кабанов и волков в этом регионе описана выше (раздел 2.3.2.) и использована в обобщенном виде в настоящей модели. Регион Бещад занимает площадь более 10 км², в его южной части находится Бещадский национальный парк. В регионе активно развивается туризм, в связи с чем возникают проблемы сохранения уникальных природных ландшафтов, флористического и фаунистического разнообразия, а также поддержания запасов пресной воды в водохранилище Солина, которому грозит эвтрофикация в связи с увеличением фосфорной нагрузки с водосбора р. Сан и Солинки.

При построении модели был выделен минимальный набор характеристик для описания состояния моделируемого региона: TUR — интенсивность туризма, FORE — относительная площадь, занятая лесами, AGR — относительная площадь, занятая сельскохозяйственными угодьями, VII — относительная площадь, занятая поселками сельского типа, TOWN — развитие поселков городского типа, ROAD — развитие дорожной сети, WQ — качество воды в водохранилище Солина, FLOW — относительная интенсивность речного стока, PHOS — относительное содержание фосфора в водах, поступающих в водохранилище, RD — относительная численность популяции оленя, WB — относительная численность популяции кабана, WO — относительная численность популяции волка. Выбор характеристик достаточно субъективен и уязвим для критики, однако он определялся кругом экспертов и возможностями доступа к статистическим и архивным материалам. Большинство из перечисленных выше характеристик — картографические образы, однако в данном случае они представлены скалярными величинами.

Внешние воздействия на систему можно разделить на две категории: входы неуправляемые (не зависящие от администрации региона) и управляемые. К первым относятся климатические характеристики текущего года — температура воздуха (TEM) и количество осадков (PERC). К неуправляемым водам, в данном случае причисляется загрязнения, поступающие из атмосферы (POL), поскольку они не зависят от администрации региона и определяются трансграничными переносами. Вторые представлены инвестициями в создание инфраструктуры туризма (CON_TUR), интенсивностью рубок леса (CON_FOR), отстрела диких животных (CON_HUNT) и инвестициями в развитие сельского хозяйства (CON_AGR).

Все переменные, характеризующие состояние системы, а так же входные переменные описываются действительными числами в диапазоне от 0 до 1, как это описано в разделе 1.2.5. Это можно интерпретировать как шкалирование именованных величин (например, инвестиций в денежные единицы или площади в квадратных километрах) в безразмерном виде.

На рис. 2.5.3.1. представлен заглавный лист программы, реализующей рассматриваемую модель, а на рис. 2.5.3.2. блок-схема этой модели. Принято, что изменение биомассы лесных сообществ (FOR) зависит от климатических условий (TEM и PERC), загрязнения (POL), развития дорожной сети (ROAD), динамики населения и площади населенных пунктов (VIL и TOWN), а также объемами лесозаготовок (CON_FOR). Характеристики сообщества крупных млекопитающих (RD, WB и WO) зависят от факторов сохранения среды обитания (FOR) и отстрела (CON_HUNT), как это показано в разделе 2.3.2.

Интенсивность туризма (TUR), как одна из основных экономических характеристик развития региона Бешад, полагалась зависящей от состояния лесов (FOR), животного населения (RD), качества воды (WQ) и климатических условий данного года (TEM, PERC). Развитие транспортной сети и интенсивности пассажирских и грузовых потоков (ROAD) зависит от развития туризма и городской инфраструктуры (TOWN). В модели сделано предположение о том, что динамика сельского населения (VIL) определяется развитием сельского хозяйства (AGR) и туризма (TUR).

Количество фосфора в бытовых и промышленных стоках (роль последних в данном регионе незначительна), поступающих на водосбор Солины (PHOS), определяется численностью населения (VIL) и развитием сельского хозяйства (AGR). Качество воды (WQ) определяется фосфорной нагрузкой (PHOS), количеством загрязнения поступающих из атмосферы (POL) и от транспортных средств (ROAD), а также гидрологическими особенностями данного года, определяемого расходом воды в реках Сан и Солинка (FLOW). Последняя величина прямо связана с количеством атмосферных осадков (PERC) и степенью обезлесения поверхности водосбора (1 — FOR).

На рис. 2.5.3.3. представлены примеры функциональных связей между переменными модели. Особенность данной программной реализации заключалась в том, что форму этих функциональных связей можно было легко изменять при помощи курсора мыши не только перед прогоном очередного варианта, но и даже во время работы программы.

Входы модели (управляемые и неуправляемые) задавались в виде функций времени, как это показано на рис. 2.5.3.4. Они также могли легко изменяться при помощи курсора мыши.

Функционирование модели (переход от состояния в t -ый момент времени к состоянию в $t+1$ -ый момент времени) осуществлялся по соотношению:

$$X_i^{t+1} = \frac{\sum_{j=1}^N k(j,i) * f_{j,i}(X_j^t)}{\sum_{j=1}^N k(j,i)}, \quad (2.5.3.1.)$$

где: X_i^t — состояние i -ого элемента модели в момент времени, $f_{j,i}$ — функция воздействия j -ого элемента модели на i -ый элемент, $k(j,i)$ — весовой коэффициент воздействия j -ого элемента модели на i -ый элемент. Весовые коэффициенты отражают тот факт, что разные воздействия на один и тот же элемент имеют различную силу. Например, на изменение состояния лесов изменение климатических условий оказывает большее влияние, чем ущерб от популяции кабанов. Если j -ый элемент модели вообще не влияет на i -ый элемент, то весовой коэффициент равен нулю. Инерционность i -ого объекта определяется весовым коэффициентом $k(j,i)$. Например, инерционность такого элемента, как городские поселения достаточно велика, а величина стока зависит только от условий данного года и ее инерционность равна нулю.

дели и является базой для сравнения с другими вариантами. Вариант 2 имитирует экстремальное повышение температуры воздуха. При этом фитомасса лесов сокращается, сельское хозяйство терпит значительные убытки, в результате чего происходит отток сельского, а затем и городского населения. Качество воды в водохранилище улучшается из-за сокращения бытовых и промышленных стоков, а интенсивность туризма сокращается.

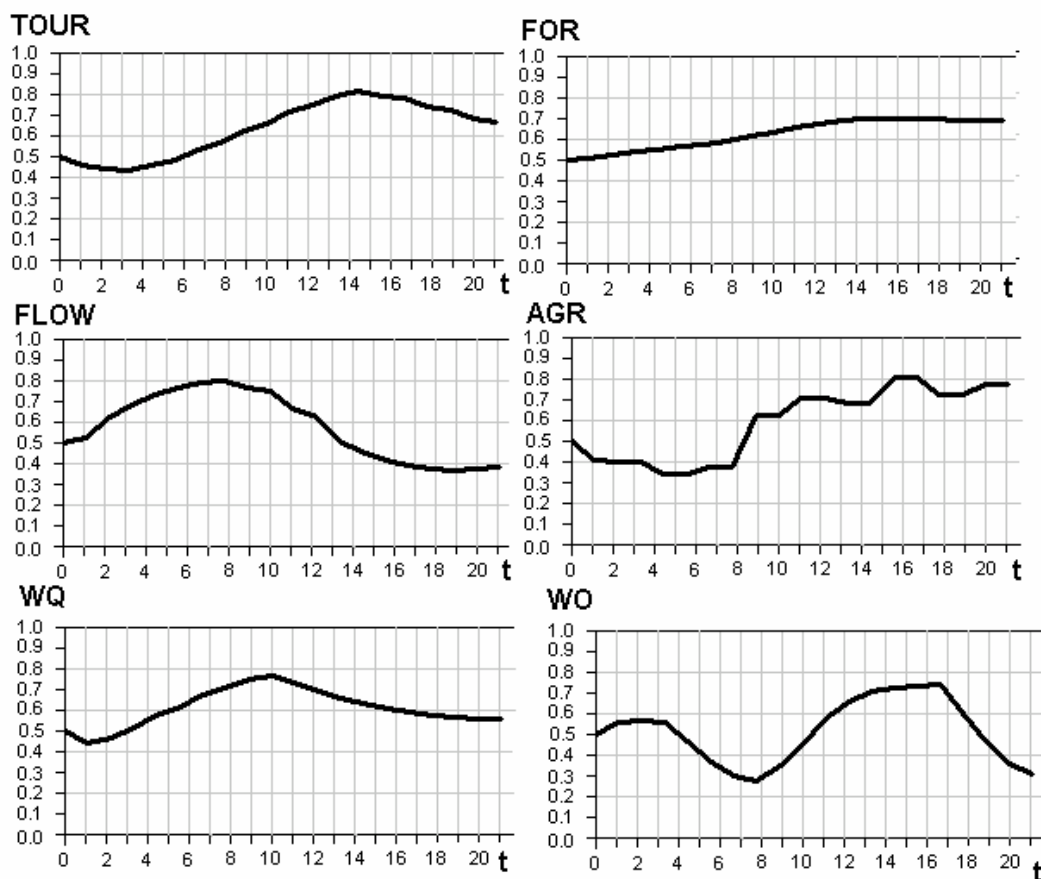


Рис. 2.5.3.5. Пример функционирования модели региона Бещады

Таблица 2.5.3.1.

Результаты различных внешних воздействий на эколого-экономическую систему Бещад

Переменные	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
TEM	0.5	1.0	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
PREC	0.5	0.5	0.0	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
POL	0.5	0.5	0.5	1.0	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
CON TUR	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	1.0	0.5	0.5	0.5	0.5
CON FOR	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
CON HUNT	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.0	1.0	0.5
CON AGR	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	1.0
FOR	0.71	0.64	0.62	0.66	0.78	0.69	0.77	0.70	0.71	0.69
FLOW	0.53	0.59	0.34	0.54	0.52	0.51	0.52	0.52	0.53	0.51
AGR	0.83	0.53	0.50	0.83	0.83	0.83	0.83	0.83	0.83	0.96
VIL	0.70	0.34	0.44	0.65	0.74	0.77	0.72	0.71	0.68	0.79
TOWN	0.54	0.45	0.42	0.53	0.57	0.58	0.56	0.56	0.54	0.58
WQ	0.42	0.64	0.63	0.25	0.50	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42
WB	0.56	0.55	0.55	0.55	0.57	0.56	0.57	0.65	0.48	0.56
RD	0.59	0.59	0.58	0.59	0.60	0.59	0.60	0.68	0.51	0.59
WO	0.58	0.57	0.56	0.57	0.58	0.57	0.58	0.81	0.32	0.57
TUR	0.70	0.58	0.72	0.64	0.75	0.79	0.72	0.71	0.68	0.69
ROAD	0.63	0.47	0.53	0.60	0.69	0.73	0.67	0.66	0.63	0.67
PHOS	0.66	0.33	0.30	0.62	0.71	0.74	0.69	0.68	0.66	0.78

Вариант 3 соответствует условиям длительного сокращения атмосферных осадков. Последствия сходны с вариантом 2, за исключением туризма, интенсивность которого сохраняется на исходном уровне. Вариант 4 соответствует условиям существенного увеличения загрязнения, поступающих в систему с атмосферными осадками. Наиболее отрицательное воздействие испытывают качество воды, хотя страдают и другие элементы системы. Вариант 5 демонстрирует обратное явление — полное отсутствие загрязнения. Фитомасса лесов при этом возрастает, численность городского и сельского населения увеличивается, медленно растет численность оленей и кабанов в лесах. Качество воды, несмотря на рост населения, не ухудшается.

Далее рассматриваются реакции эколого-экономической системы на изменения управляемых внешних воздействий. Вариант 6 соответствует увеличению притока туристов. При этом состояние лесов несколько ухудшается при сохранении качества воды в Солине на исходном уровне.

Сокращение объема лесозаготовок (вариант 7) помимо естественного возрастания фитомассы лесных сообществ ведет к некоторому росту туризма, интенсификации транспортных потоков и росту загрязнения воды.

Сокращение интенсивности охотничьего хозяйства (вариант 8) ведет к резкому увеличению численности волков и менее значительному росту поголовья оленей и кабанов. Все это несколько способствует увеличению туризма. Усиление охотничьего промысла (вариант 9), как это уже было подробно разобрано в разделе 2.3.2., ведет к полному уничтожению волков.

Вариант 10 соответствует увеличению капиталовложений в развитие сельского хозяйства. Побочным эффектом этого является сокращение лесных массивов и незначительное сокращение туризма.

ГЛАВА 2.6

МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОЦЕССА ЭВОЛЮЦИИ

Начало работ по компьютерному моделированию процесса биологической эволюции было положено моделью А. А. Ляпунова и О. С. Кулагиной (1966). Дальнейшее развитие этой идеи было воплощено в модели эволюции ДНК, выполненной в соавторстве с Б. М. Медниковым (Меншуткин, Медников, 1977). Окончательно принципы компьютерной имитации процессов макро- и микроэволюции были сформулированы в специальной статье (Меншуткин, 1977). Модели начальных этапов эволюции многоклеточных животных (раздел 2.6.2.) выполнен в соавторстве с Ю. В. Наточиным, а модель эволюции биосферы (раздел 2.6.7.) в соавторстве с В. Ф. Левченко.

2.6.1. Модели микроэволюции ракообразных и рыб

Микроэволюция планктонных ракообразных

Примеры моделирования процесса биологической эволюции начнем с моделей микроэволюции, ограниченные рамками одной популяции и отрезками времени в десятки поколений.

Прототипом для рассматриваемой модели послужили пресноводные копеподы, а более конкретно *Diaptomus gracilis*, биология которого относительно не сложна и хорошо изучена в различных условиях (Иванова, 1985; Гиляров, 1987), причем имеется опыт моделирования популяции этого рачка (Казанцева, Смирнова, 1996). Конечно, модель эта не портретная и точного воспроизведения свойств *Diaptomus gracilis* не преследует, это скорее модель типа «free style», по образному выражению Гримма (Grimm, 1999).

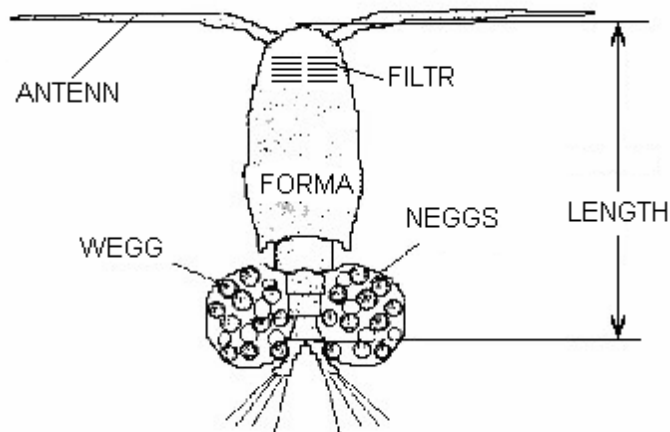


Рис. 2.6.1.1. Схема характеристик фенотипа копеподы, принятая в модели:

LENGTH — длина тела, FORMA — форма тела, ANTENN — антенны, FILTR — фильтрационный аппарат, NEGGS — количество яиц в кладке, WEGG — масса яйца

Элементом модели является особь, т.е. применяется метод индивидуального моделирования (individual-based method), который в последнее время находит широкое применение в различных областях биологии (DeAngelis, Gross, 1992). Предполагается, что особь копеподы наделена следующими свойствами (рис.2.6.1.1.): полом (SEX), длиной тела (LENGTH), формой тела (FORM), развитием плавательного аппарата — антенн (ANTENN), развитием фильтрационного аппарата (FILTR), количеством яиц в кладке у самки (NEGGS), массой откладываемого яйца (WEGG) и уст-

ройством копуляционного аппарата (COPUL). Свойства эти будем описывать при помощи дискретной шкалы с четырьмя значениями, кроме пола, который может принимать только два значения. Например, длина тела копеподы может быть очень маленькой (LENGTH=1), маленькой (LENGTH=2), большой (LENGTH=3) и очень большой (LENGTH=4). Это соответствует примерно диапазону от 1 до 5 мм.

Указанные выше свойства особи кодируются в геноме, который полагается состоящим из 12 локусов с диплоидным набором двухаллельных генов. Как схематически показано на рис. 2.6.1.2., каждое свойство кодируется генами двух локусов, за исключением свойства COPUL, которое кодируется генами, расположенными в шести локусах. В программе состояния каждого гена выражаются в виде логических переменных («True» и «False»). Поскольку в формировании каждого свойства особи участвуют четыре гена, то естественно принять, что значение свойства по четырехбальной шкале соответствует числу генов находящихся в состоянии «True». С точки зрения генетики такое предположение соответствует доминантности генов, находящихся в состоянии «True».

Жизнеспособность или приспособленность особи (FITNESS) определяется не только свойствами самой особи, но и внешними воздействиями, которые в данной модели представлены температурой воды (TEMPERATURA), количеством растительного корма в виде клеток фитопланктона (PHYTOPLANKTON), количеством животного корма в виде планктонных коловраток (ROTATORIA) и потреблением со стороны хищников — рыб-планктофагов (FISH). На рис. 2.6.1.2. представлена схема вычисления приспособленности особи исходя из ее свойств и условий среды.

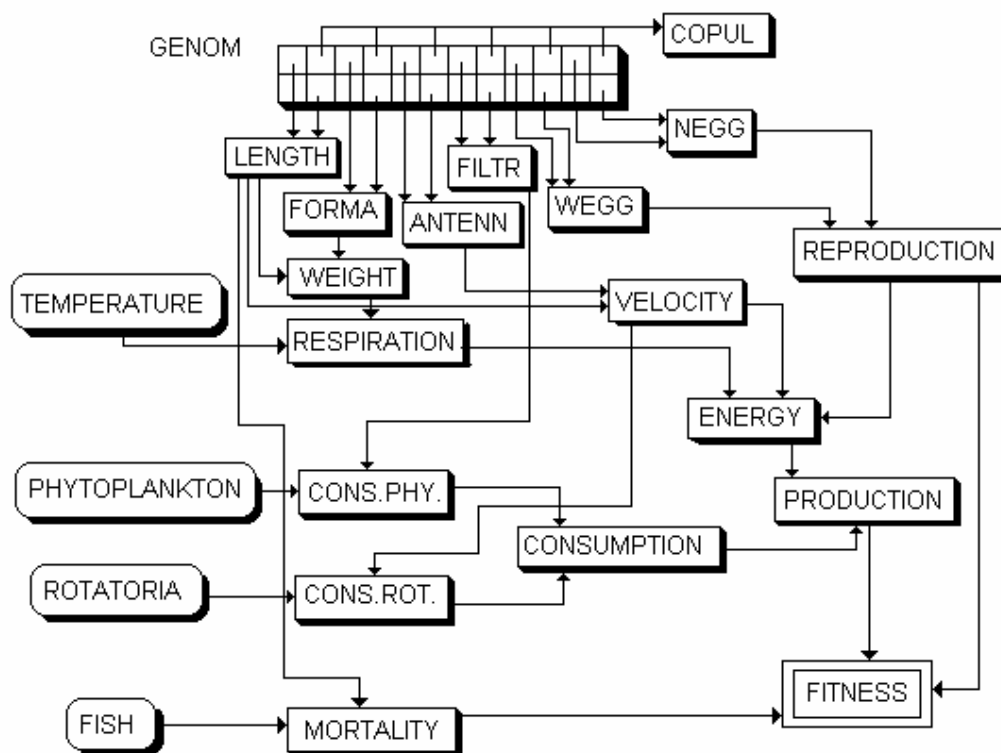


Рис. 2.6.1.2. Блок-схема преобразования свойств генотипа особи копеподы в характеристики фенотипа и вычисления функции приспособленности

Масса тела особи (WEIGHT) определяется в зависимости от линейного размера особи и формы тела.

$$\text{WEIGHT} = \text{LENGTH} \times \text{FORMA} \quad (2.6.1.1.)$$

Интенсивность дыхания в состоянии покоя (RESPIRATION) полагается зависящей от массы тела копеподы в степени 0.75 и температурной поправки, которая полагалась линейной функцией температуры воды.

$$\text{RESPIRATION} = (\text{WEIGHT} ^{0.75}) \times (0.2 + 0.8 \times \text{TEMPER}) \quad (2.6.1.2.)$$

Скорость перемещения особи (VELOCITY) была принята как функция от степени развития плавательного аппарата (ANTENN) и формы тела животного, причем при более вытянутой форме тела достигалась более высокая скорость перемещения.

$$VELOCITY = (ANTENN \times (5 - FORMA)) \quad (2.6.1.3.)$$

Траты энергии на движение особи полагались пропорциональными квадрату скорости и линейным размерам животного.

$$ENERGY\_MOTION = LENGTH \times VELOCITY^2 \quad (2.6.1.4.)$$

Генеративная продукция (затраты энергии на размножение) считались пропорциональными плодовитости и массе яйца.

$$ENERGY\_GENERATION = WEGG \times NEGGS \quad (2.6.1.5)$$

Общий расход энергии слагался из трат на обмен в состоянии покоя, трат на движение и генеративной продукции.

$$ENERGY\_OUTPUT = ENERGY\_MOTION + RESPIRATION + ENERGY\_GENERATION \quad (2.6.1.5.)$$

Питание за счет фильтрации фитопланктона полагалось зависящим от развития фильтрационного аппарата и плотности фитопланктона.

$$CPHYTO = FILTR \times (0.2 + 0.8 \times PHYTO) \quad (2.6.1.6.)$$

Питание за счет поедания животного корма (коловраток) полагалось зависящим скорости движения и плотности кормовых объектов.

$$CROT = (0.2 + 0.8 \times ROT) \times VELOCITY \quad (2.6.1.7.)$$

Суммарный рацион слагался из потребления животного и растительного корма.

$$CONSUMPTION = CPHYTO + CROT \quad (2.6.1.8.)$$

Соматическая продукция, идущая на увеличение биомассы животного, определялась как разность между приходной и расходной частью энергетического баланса особи.

$$PRODUCTION = CONSUMPTION - ENERGY\_OUTPUT \quad (2.6.1.9.)$$

Смертность считалась зависящей от давления рыб-планктофагов и размеров копеподы, при этом особи минимальных размеров были наименее уязвимыми от действия хищников.

$$MORTALITY = FISH \times LENGTH \quad (2.6.1.10.)$$

Репродукционные свойства самки оценивались с учетом того, что яйца с большей массой обладают более высокой выживаемостью.

$$REPRODUCTION = NEGGS \times (0.5 + 0.5 \times WEGG) \quad (2.6.1.11.)$$

Приспособленность особи (FITNESS) определяется фактором выживания особи до репродукционного возраста, что, в свою очередь, зависит от вероятности поедания планктофагами и времени достижения половой зрелости, а так же количества и качества откладываемых самкой яиц. Время достижения половозрелой стадии развития обратно пропорционально темпу роста и прямо пропорционально конечной массе тела особи. Кроме того, следует принять во внимание, что с ростом температуры среды скорость развития увеличивается.

$$FITNESS\_1 = (0.5 + 0.5 \times TEMPERATURE) \times PRODUCTION \times (1 - WEIGHT)$$

$$FITNESS\_2 = REPRODUCTION \times (1 - MORTALITY)$$

$$FITNESS = FITNESS\_1 \times FITNESS\_2 \quad (2.6.1.12.)$$

Конечно, все эти формулы носят скорее качественный, нежели количественный характер и призваны только отразить тенденции во взаимосвязи величин, а никак не точное описание жизни каждой особи.

Теперь перейдем к описанию моделирующего алгоритма, блок-схема которого приведена на рис. 2.6.1.3. Начальное состояние популяции копепод могло формироваться из особей с произвольным набором свойств и произвольной степенью их разнообразия от полного единообразия до задания всех свойств от датчика случайных чисел с равномерным распределением (RND). Численность особей в популяции диктовалась исключительно техническими возможностями применяемого компьютера и могла достигать 10000 особей.

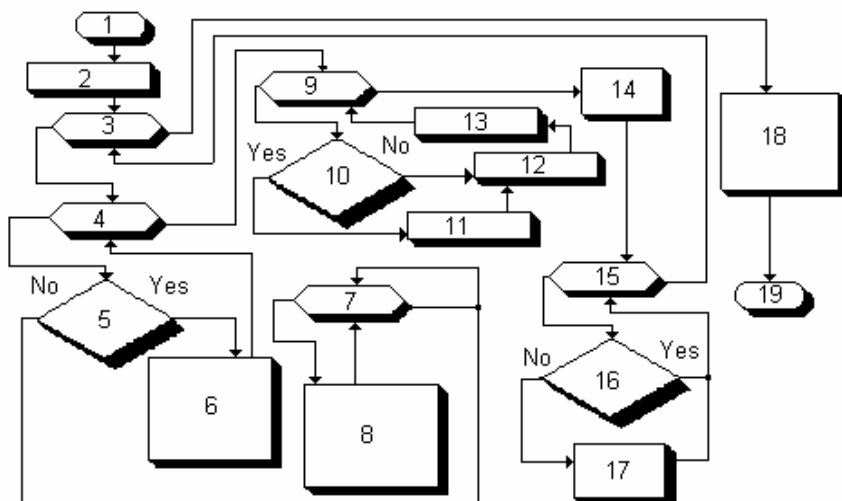


Рис. 2.6.1.3. Блок-схема моделирующего алгоритма:

1 — начало программы, 2 — ввод начального состояния популяции, 3 — цикл по поколениям, 4 — цикл по особям, 5 — является ли данная особь самкой?, 6 — случайный поиск брачного партнера, 7 — цикл по числу потомков, 8 — формирование генотипа потомка, 9 — цикл по особям, 10 — меньше ли псевдослучайное число (RND) вероятности мутации?, 11 — мутация с равновероятным выбором локуса, 12 — определение фенотипических характеристик особи, 13 — вычисление приспособленности особи, 14 — определение среднего значения функции приспособленности по всей популяции, 15 — цикл по особям, 16 — ниже ли приспособленность данной особи уровня, определенного средней приспособленностью и коэффициентом отбора?, 17 — гибель особи, 18 — статистическая обработка результатов моделирования, 19 — конец программы)

В рамках одного поколения производился просмотр всех особей и, если была обнаружена самка, то на основании предположения о панмиксии происходил выбор ее брачного партнера с использованием процедуры случайного выбора. Условие панмиксии нарушается только в том случае, когда различие в свойстве COPUL между предполагаемыми брачными партнерами было больше критического значения RIS.

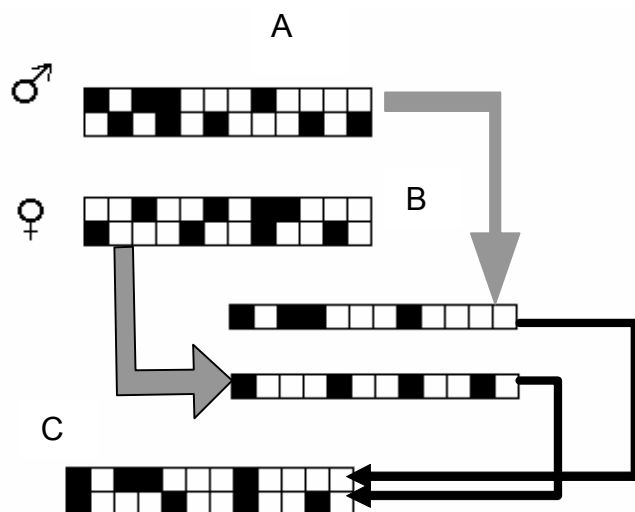


Рис. 2.6.1.4. Схема передачи наследственной информации от геномов родителей (А, В) к геному потомства (С)

После определения брачного партнера происходит формирование геномов потомков исходя из геномов родительской пары. Для этого, согласно закону Менделя, имитируется расхождение хромосом и равновероятное копирование по одному генному набору от каждого родителя в геном новой особи (рис. 2.6.1.4.). При этом предполагается, что все рассматриваемые гены локализованы

ны в одной хромосоме и явление кроссинговера не происходит. Вся указанная процедура повторяется столько раз, сколько яиц откладывает данная самка (NEGGS).

Мутации в генофонде популяции копепоид имитируются в модели при помощи равновероятного случайного поиска мутирующего гена с вероятностью m , с последующей заменой его состояния на «False», если первоначальное состояние было «True», или на «True», если первоначальное состояние было «False».

Для имитации в модели процесса естественного отбора, по уже разобранной выше схеме, вычисляются приспособленности (FITNESS) для каждой особи. Те особи, у которых значение приспособленности оказываются ниже критического значения (FCRIT), считаются погибшими и выбывают из состава популяции. Жесткость или интенсивность отбора регулируется коэффициентом отбора (s), который связан с критической приспособленностью соотношением:

$$FCRIT = FITNESS_{min} + s \times (FITNESS_{max} - FITNESS_{min}), \quad (2.6.1.13.)$$

где $FITNESS_{max}$ — максимальное значение приспособленности в данном поколении, $FITNESS_{min}$ — минимальное значение приспособленности в данном поколении. Если $s = 0$, то естественный отбор вообще не происходит.

Поскольку разработанная модель имеет вероятностный характер, то для суждения о ее свойствах приходится применять процедуру Монте-Карло (Annan, 2001). При сохранении начального состояния и всех параметров модели компьютерный эксперимент с жизнью популяции копепоид заданное число генераций мог повторяться до 1000 раз, причем вычисляются средние значения и дисперсии приспособленности и разнообразия генофонда для и всех поколений. Одиночная реализация, особенно при небольших размерах популяции копепоид (20—30 особей) могла сильно отличаться от среднего поведения модели и судить по одной такой реализации о свойствах модели просто нельзя.

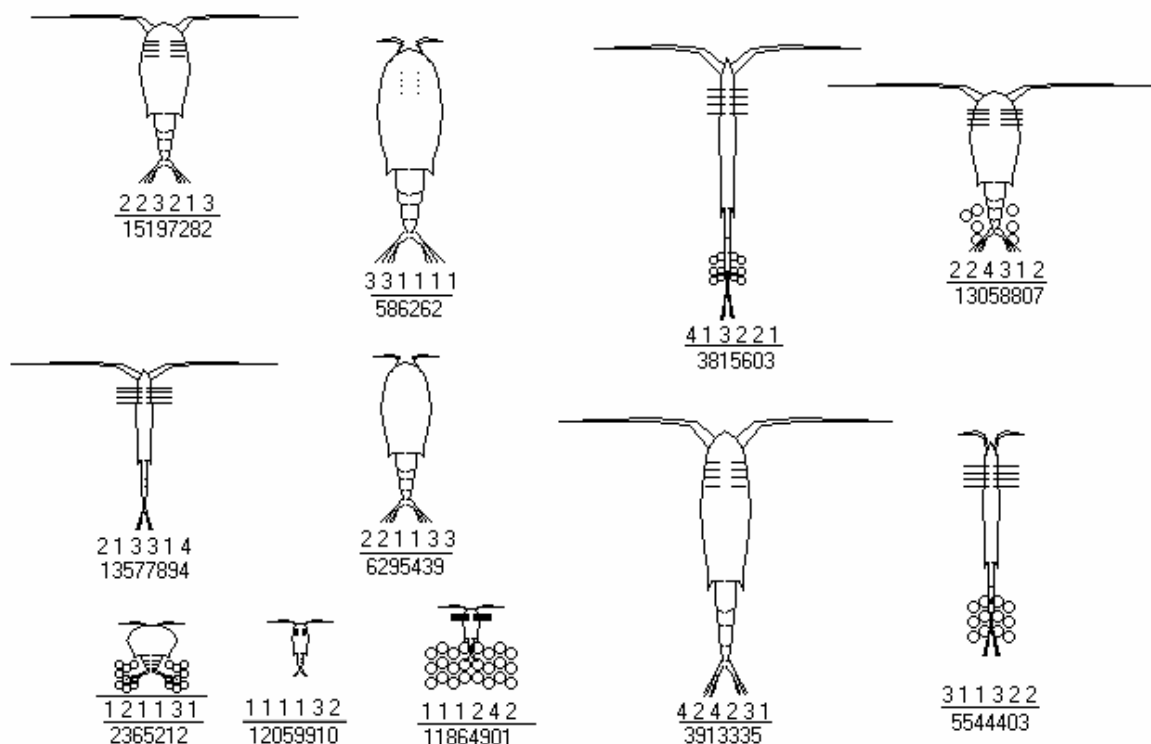


Рис. 2.6.1.5. Примеры модельных особей:

Числитель — код фенотипа, знаменатель — код генотипа

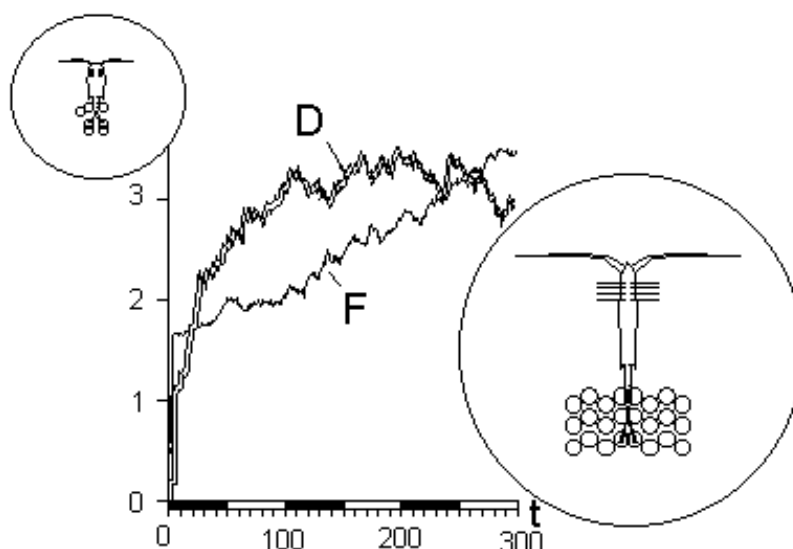


Рис. 2.6.1.6. Адаптация копепод к условиям изобилия животного корма при отсутствии пресса рыб-планктофагов:

D — биоразнообразие популяции, F — средняя приспособленность

Таблица 2.6.1.1.

Результаты функционирования модельной популяции копепод в течение 100 поколений из одного и того же начального состояния при $k_{sel}=0.05$, $m=0.02$ и различных сценариях внешних условий

ПЕРЕМЕННЫЕ	СЦЕНАРИИ							
	1	2	3	4	5	6	7	8
TEMPERATURE	1	4	4	3	1	4	4	4
PHYTOPLANKTON	1	4	1	2	2	3	4	4
ROTATORIA	1	1	4	2	3	2	4	4
FISH	1	1	1	2	4	1	1	4
LENGTH	1.1	2.0	1.5	1.32	1.1	1.4	2.3	1.0
FORM	1.2	1.1	1.4	1.3	1.8	1.4	1.1	1.8
ANTENN	4.7	2.4	2.6	3.1	3.9	3.7	2.8	3.9
FILTR	3.4	3.7	2.1	3.3	2.1	1.1	3.1	1.9
NEGGS	4.0	3.2	2.7	3.2	3.8	3.4	2.8	3.6
WEGG	1.5	2.8	3.5	3.1	3.9	3.7	2.8	3.2

Результаты исследования модели приведены в таблице 2.6.1.1. Сценарий 1 предусматривал минимальное значение всех характеристик внешней среды ($TEMPERATURE=1$, $PHYTOPLANKTON=1$, $ROTATORIA=1$, $FISH=1$), которые сохранялись неизменными во времени. По прошествии 100 поколений от начального состояния, которое характеризовалась равновероятным распределением состояний всех генов в генофонде популяции, модельная популяция оказалась состоящей целиком из особей с малыми размерами и узкой, вытянутой формой тела. Плавательный аппарат был развит очень хорошо, а развитие фильтрационного аппарата варьировало в широких пределах. Преобладало питание животным кормом, численность яиц у самок была максимальной, а размеры яйца — минимальными.

В сценарии 2 была увеличена температура воды и концентрация фитопланктона по сравнению с условиями сценария 1. Это привело к возрастанию размеров тела особей, уменьшению длины антенн при усилении развития фильтрационного аппарата. Увеличение репродукционных характеристик самок произошло за счет повышения массы яйца при сокращении количества яиц в кладке.

Условия сценария 3 отличались высокой концентрацией животного корма, что привело к выделению в популяции двух устойчивых групп особей, которые морфологически отличались друг от друга. Особи одной группы характеризовались большей скоростью передвижения и потребляли,

в основном, животную пищу. Особи другой группы имели более развитый фильтрационный аппарат. По существу, это начало процесса симпатрического видообразования. (рис.2.6.1.6.).

В сценарии 4 приняты средние условия окружающей среды. Выделения устойчивых групп, как в сценарии 3, не наблюдалось. Особи с большой скоростью движения перестали встречаться.

В сценарии 5 введен сильный пресс селективных хищников — рыб-планктофагов. Это привело к исчезновению из популяции копепоид особей крупных размеров, остались только мелкие особи, которые рыбами не потребляются.

Повышение температуры воды при средних кормовых возможностях водоема и отсутствии сильного воздействия хищников (сценарий 6), привело, как и в случае сценария 3, к появлению группировок внутри популяции с различными преобладающими типами питания. Предельное улучшение кормовых условий (сценарий 7) ведет к увеличению размеров копепоид, но этот эффект может быть нивелирован сильным воздействием хищников (сценарий 8).

Микроэволюция рыб

Проблема изменения генетической структуры облавливаемой популяции рыб под воздействием селективного промысла известна достаточно давно (например, Suterland, 1990) и с феноменологической точки зрения описана неоднократно для самых различных популяций промысловых рыб. Для популяции дальневосточных лососей, в частности нерки *Oncorhynchus nerka*, селективный вылов крупных особей японским промыслом отразился в виде преобладания в нерестовом стаде ранненерестующих особей и сокращением продолжительности морского периода жизни, что привело к генетическим изменениям в самой популяции (Крогиус и др., 1987). В настоящем разделе делается попытка количественного модельного подхода к рассматриваемому процессу. В качестве конкретного примера выбран промысел ставриды *Trachurus trachurus* у западных берегов Африки, который привел к резкому омолаживанию нерестового стада и сокращению продолжительности жизни особей (Kerstan, 1995). Выбор популяции ставриды для модельного исследования так же связан с относительной простотой структуры популяции этой рыбы.

Примером модели, в которой описывается изменение генетической структуры популяции, может служить исследование, посвященное классическому генетическому объекту — дрозофиле (Loebel et al., 1992). Применительно к популяциям рыб так же разработаны концепции микроэволюционного подхода (Karuscinski, Lannan, 1986), частично использованные в настоящей работе.

Основным элементом рассматриваемой модели является особь рыбы, которая наделена следующими свойствами: полом (S), возрастом (A), фенотипом (P) и генотипом (G1 и G2). Предполагается, что особь ставриды может достигать возраста 8+ и участвовать в нересте начиная с возраста 3+. Особи в популяции ставриды отличаются друг от друга сроками полового созревания. Всего в модели выделено 5 фенотипических групп от ранненерестующих (P=0) до поздненерестующих (P=4). Предполагается, что способность к раннему или позднему нересту определяется генетически и это свойство передается по наследству. В данной модели предполагается, что свойство скорости полового созревания кодируется при помощи четырех двухаллельных генов, т.е. каждый ген может принимать значения 0 или 1. При этом набор генов считается диплоидным, как это принималось в первой модели настоящего раздела (рис. 2.6.1.4.).

Процедура ONTOGENES определяет по генному набору данной особи ее фенотип. Гены скорости полового созревания ставриды полагаются доминантными, т.е. если в данном локусе есть хоть один ген в состоянии 1, то вклад данного локуса в формирование свойства P составляет 1, в противном случае этот вклад равен 0. Состояние фенотипа определяется, как сумма вкладов всех локусов.

Нерестовое стадо ставриды формируется только из половозрелых особей в предположении полной панмиксии. Это означает, что встреча любых двух брачных партнеров равновероятна, что имитируется в модели при помощи датчика случайных чисел (RND) с равномерной функцией распределения вероятности.

Формирование генотипов потомства из генотипов родителей осуществляется в модели согласно законам Менделя, т.е. имитируется расхождение хромосом и равновероятный вы-

бор гаплоидного набора генов от каждого из родителей. Полагается, что генные наборы определяющие скорость полового созревания ставриды расположены в одной хромосоме и эффект кроссигвера не учитывается.

Создание новой особи ставриды осуществляется в модели при помощи процедуры CREATE_FISH, которая предусматривает равновероятное появление самцов ($S=0$) и самок ($S=1$), а также устанавливает положение свойства «возраст» (A) в положение «0+».

Гибель особи в результате естественной или промысловой смертности имитируется процедурой DELETE_FISH, которая исключает объект, соответствующей данной особи, из множества объектов, формирующих популяцию ставриды. Событие гибели особи имитируется при помощи сравнения вероятности ее гибели (M) с текущим состоянием датчика случайных чисел (RND). Если $M \leq RND$, то особь гибнет, если $M > RND$, то она остается жить. Величина вероятности естественной смертности полагается зависящей от фенотипа особи — у ранненерестующих особей она выше, а у поздненерестующих — ниже. При многократном нересте ранненерестующие особи имели бы при постоянстве вероятности гибели от естественных причин явное эволюционное преимущество, которая для сохранения устойчивого разнообразия генофонда популяции должна быть компенсирована изменением естественной смертности.

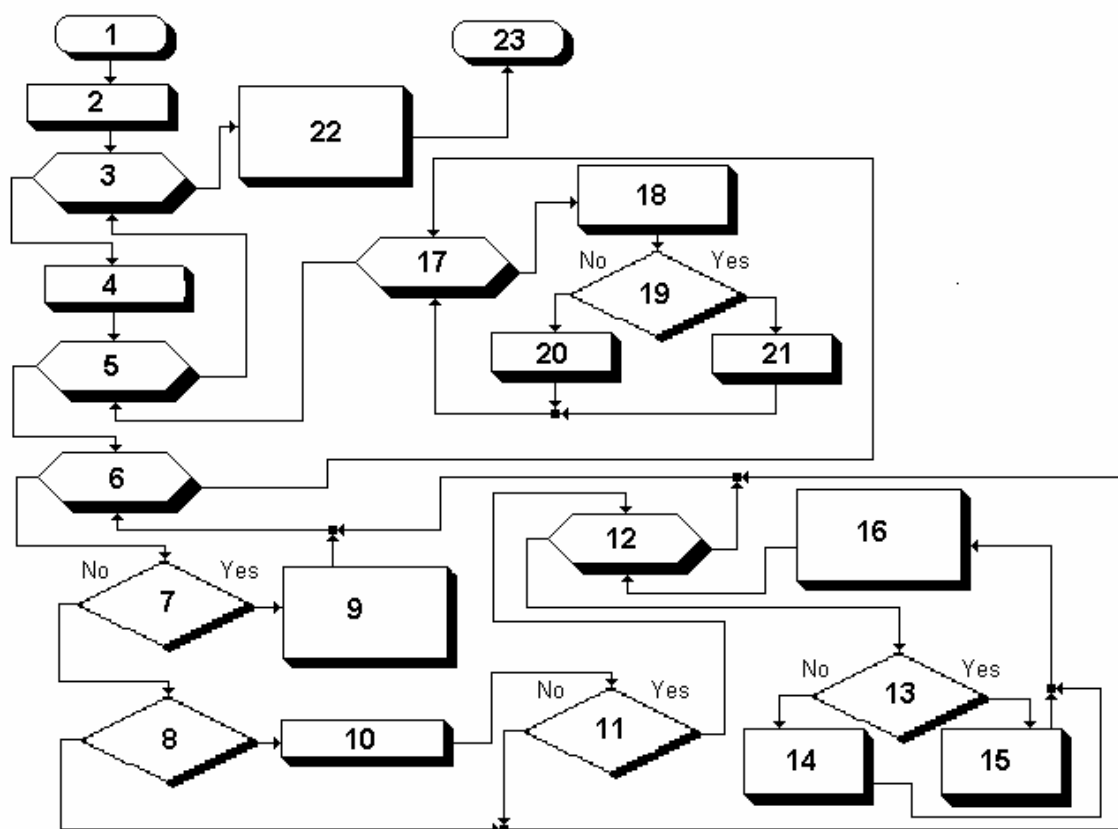


Рис. 2.6.1.6. Блок-схема моделирующего алгоритма:

1 — начало программы, 2 — ввод параметров модели, 3 — перебор по всем реализациям случайного процесса, 4 — ввод начального состояния популяции, 5 — цикл по годам исследования модели, 6 — цикл по всем особям популяции, 7 — меньше ли вероятность гибели особи случайного числа RND ?, 8 — является ли данная особь половозрелой самкой?, 9 — процедура уничтожения особи DELETE_FISH, 10 — случайный выбор брачного партнера, 11 — является ли выбранный партнер половозрелым самцом, 12 — цикл по выжившему потомству данной родительской пары, 13 — равновероятный выбор ($RND > 0.5$), 14 — первый вариант формирования генома потомства, 15 — второй вариант формирования генома потомства, 16 — процедура создания новой особи — CREATE_FISH, 17 — цикл по всем особям, которые подвержены мутации, 18 — случайный выбор локуса, 19 — имеет ли мутлирующий ген состояние «1»? 20 — мутлирующий ген принимает состояние «0», 21 — мутлирующий ген принимает состояние «1», 22 — статистическая обработка реализаций случайного процесса, 23 — конец программы, Yes — переход в случае выполнения условия, No — переход в случае невыполнения условия

Промысловое воздействие на популяцию ставриды характеризуется интенсивностью (F) и селективностью (SEL) промысла. В рамках настоящей модели интенсивность промысла интерпретируется как вероятность захвата особи орудиями лова. Предполагается, что для промысла ставриды применяются отцеживающие орудия лова. Функция зависимости размеров ставриды от возраста полагается постоянной, поэтому можно говорить об избирательности промысла относительно возрастных групп популяции.

Процесс воспроизводства ставриды имитируется с применением формулы Бивертон и Холта, поскольку икра у ставриды пелагическая и оснований для учета эффекта переполнения нерестилищ нет.

Временной шаг модели равнялся одному году. Естественная смертность особей самой старшей возрастной группы полагалась равной 1.

Блок-схема моделирующего алгоритма приведена на рис. 2.6.1.6. Предельное число особей в популяции составляло 1000 и диктовалось исключительно техническими возможностями применяемого компьютера. Поскольку созданная модель имеет ярко выраженный вероятностный характер, то для оценки результатов моделирования применялся метод Монте-Карло многократной прогонки модели с одними и теми же значениями параметров и из одного и того же начального состояния с последующей статистической обработкой результатов моделирования.

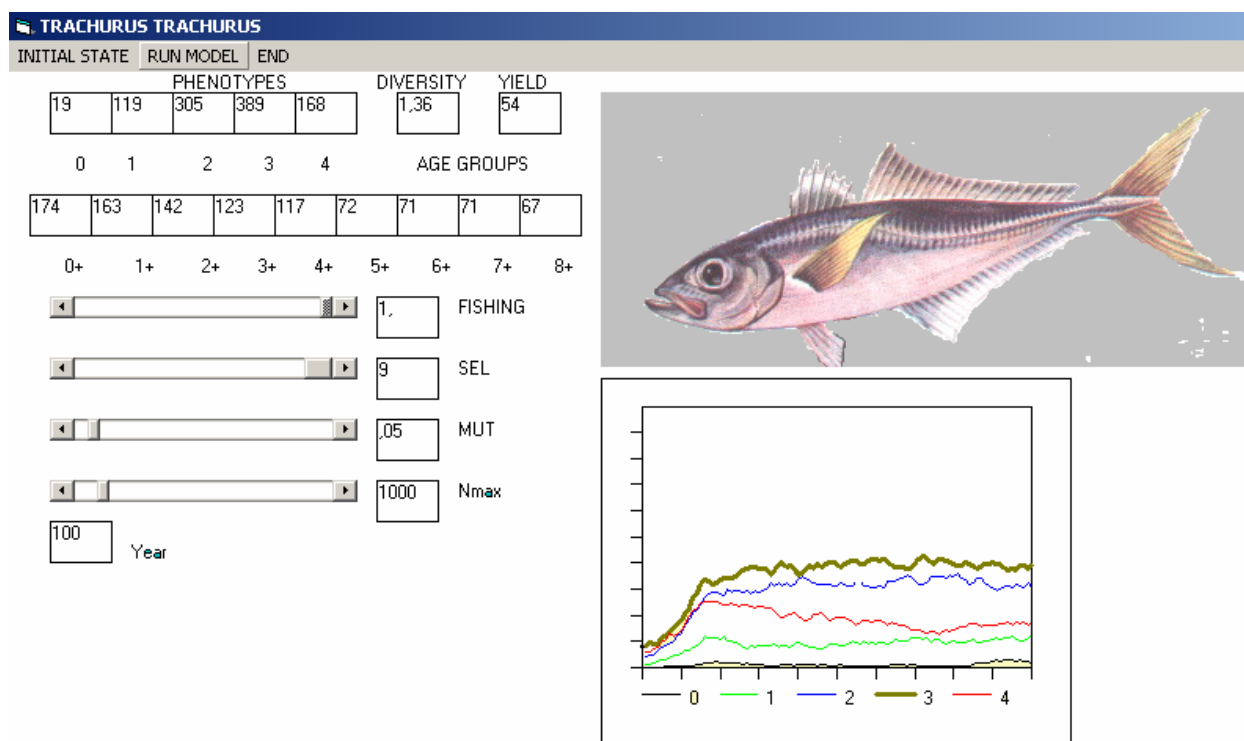


Рис. 2.6.1.7. Интерфейс программы модели популяции ставриды

Начальное состояние популяции при всех компьютерных экспериментах задавалось случайным, как в отношении состава генофонда, так и в отношении возрастного состава популяции, однако соотношение полов выдерживалось в отношении 1:1. Через 20—30 лет после начального состояния популяция выходила на стационарный режим, который характеризовался во всех случаях колебаниями возрастного и генетического состава популяции. Переходные режимы, ввиду их фантастического разнообразия, не рассматривались. Статистической обработке подвергались только стационарные режимы функционирования модели. Экспериментально было найдено, что 20 реализаций случайного процесса работы модели достаточно для надежной оценки средних значений распределения числа особей по фенотипам скорости полового созревания.

На рис. 2.6.1.7. представлены структуры фенетического состава популяции ставриды в зависимости от селективности промысла при постоянной его интенсивности ($F=0.5$). Если облов производится мелкочейстым тралом и из популяции изымаются особи возрасте 3+ и старше ($S=3$), то в

популяции остаются только рано нерестующие особи. По мере увеличения ячеи орудий лова генетический состав популяции ставриды становится более равномерным и приближается к естественному распределению, характерному для не облавливаемой популяции.

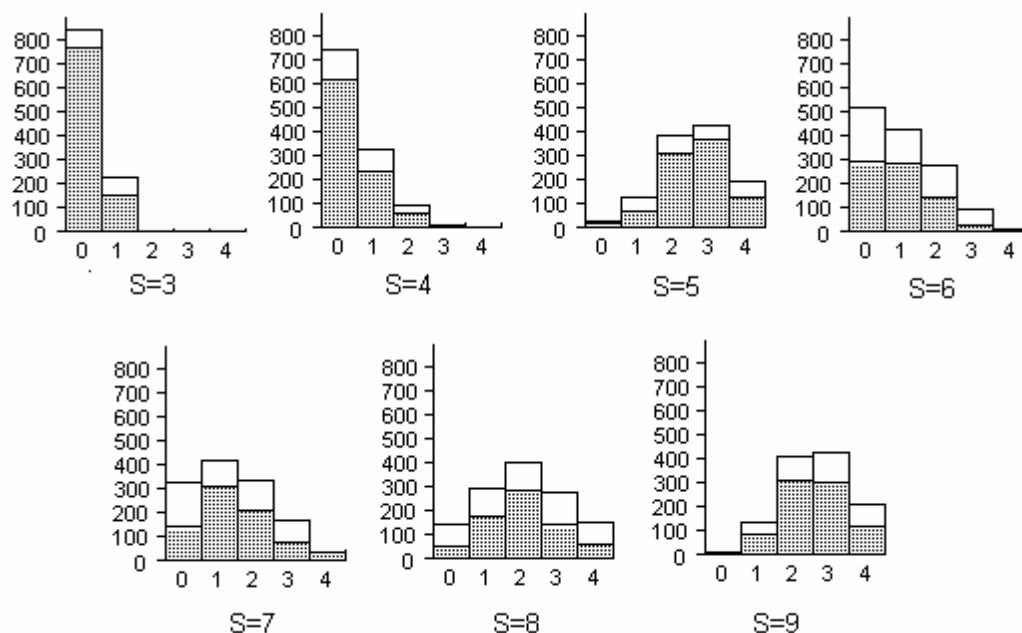


Рис. 2.6.1.7. Зависимость распределения фенотипов в популяции ставриды в зависимости от селективности промысла:

S — возрастная группа рыбы, начиная с которой особи попадают в орудия лова. Интенсивность промысла постоянна ($F=0.5$). По оси ординат — численность особей, по оси абсцисс — номер фенотипа (0 — ранненерестующий, 4 — поздненерестующий). Незатененная часть столбиков соответствует вариациям распределения при 20 реализациях

Изменение интенсивности промысла при постоянной его селективности (рис. 2.6.1.8.) действует на изменение генетического состава облавливаемой популяции подобно изменению селективности, только в более мягкой форме. Увеличение промыслового изъятия рыб старших возрастных групп приводит к доминированию в популяции особей способных нереститься в более раннем возрасте.

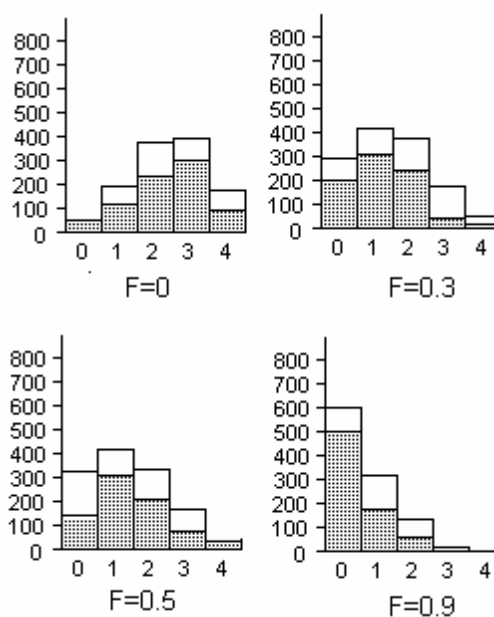


Рис. 2.6.1.8. Зависимость распределения фенотипов в популяции ставриды в зависимости от интенсивности промысла:

F — доля особей, изымаемая промыслом за один год. Селективность промысла постоянна ($S=6$). Остальные обозначения как на рис. 2.6.1.7

Генетическое разнообразие популяции ставриды подсчитывалось по формуле Шеннона. По мере увеличения ячеи орудий отцеживающего лова разнообразие популяции в стационарном режиме ее существования увеличивается (рис. 2.6.1.9.). Увеличение интенсивности промысла при постоянной его селективности, наоборот, приводит к сокращению разнообразия генетического состава популяции. Характерно, что область максимума вылова совпадает с областью минимальной вариабельности разнообразия популяции.

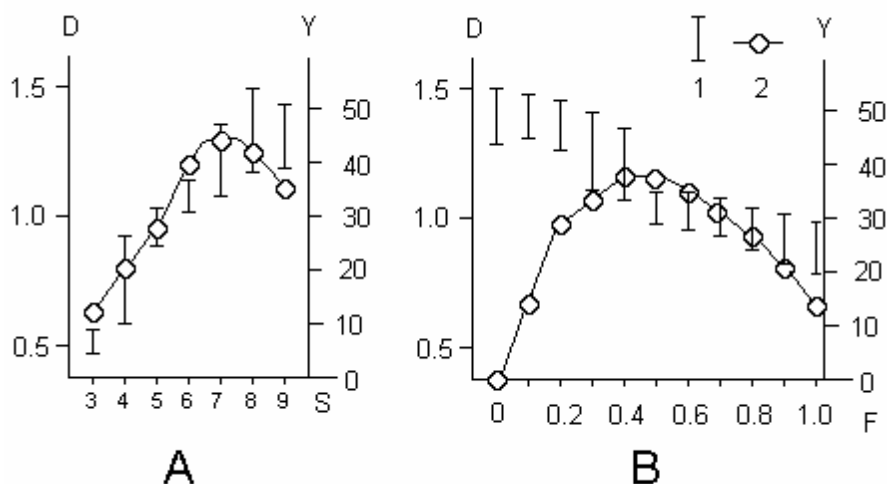


Рис. 2.6.1.9. Зависимость вылова (Y) и разнообразия генофондов популяции (D) в зависимости от селективности (A) и интенсивности (B) промысла:

1 — вариации разнообразия, 2 — вылов

Варьирование размера моделируемой популяции от 100 до 1000 особей показало, что зависимость характеристики разнообразия популяции от режимов рыболовства при этом не изменяется, а вариабельность всех характеристик популяции существенно увеличивается по мере сокращения размера популяции. Более того, у популяций размером менее 50 особей появляется вероятность гибели популяции при тех режимах промысла, которые безопасны для больших популяций. В рамках настоящей модели популяция размером менее 100 особей даже при отсутствии промысла может погибнуть из-за дрейфа генов.

Все описанные выше результаты исследования модели получены в предположении наличия случайных ненаправленных мутаций с вероятностью появления 0.01 на один локус одной особи. В предположении полного отсутствия мутаций, описанные выше эффекты изменения генетического состава популяции при изменении условий промыслового воздействия, становятся более резкими и могут привести к полной потере генетического разнообразия популяции. При этом вероятность гибели популяции возрастает и распространяется на те режимы рыболовства и те размеры популяции, которые при учете мутаций были совершенно безопасными.

Уменьшение числа генов, контролирующих скорость полового созревания у ставриды, до одного приводит к резкому ухудшению стабильности популяции. Вариабельность характеристик существенно увеличивается и для популяций размером менее 10 особей возможность гибели популяции при всех исследованных режимах рыболовства. Наоборот, увеличение числа генов, определяющих сроки нереста ставриды до 8, привело к большей стабильности популяции, но и увеличению времени адаптации популяции к изменению режима рыболовства.

Разработанная модель достаточно примитивна, хотя бы потому, что в ней не учитываются изменения темпа роста рыбы, которые так же в значительной степени обусловлены генетически. Опыт создания моделей популяций лососевых рыб с применением метода индивидуального моделирования (Favro et al., 1982; VanWinkle et al., 1998.) свидетельствует о больших и еще мало использованных возможностях этого подхода к изучению динамики популяций. Особенно перспективно применение метода индивидуального моделирования при

исследовании пространственного распределения и миграций рыб (Hermann et al., 1996; Nibbeling, Carpenter, 1998).

Полученные при исследовании модели промысла ставриды результаты не противоречат классической теории рыболовства (Beverton, Holt, 1957), а являются ее дальнейшим развитием. Если сделать в предложенной модели скорость полового созревания независимой от генотипа особи, а задавать ее с помощью датчика случайных чисел с постоянным законом распределения (такой компьютерный эксперимент действительно проводился), то модель повторяет результаты, которые могут быть получены при использовании уравнений динамики численности и темпа роста для всей популяции. Эти результаты существенно отличаются от полученных на настоящей модели, при тех же параметрах промыслового воздействия. Особенно велико различие при высокой интенсивности и селективности промысла, где классическая теория предсказывает катастрофический перелов, а модель с учетом изменения генетической структуры стада, только перестройку генофонда популяции. С другой стороны, классическая теория никак не учитывает абсолютные размеры облавливаемой популяции, и сходные результаты получаются только для больших популяций и при умеренном промысле. Для малых популяций классическая теория дает неоправданно оптимистические рекомендации. Это же относится и ко времени восстановления популяции после прекращения или существенного ослабления интенсивного промысла. По классической теории время такого восстановления соизмеримо с продолжительностью жизненного цикла рыбы. При использовании модели с учетом изменений генетического состава популяции время восстановления первоначального состояния растягивается на десятилетия (в данном конкретном случае со ставридой), причем не исключается вероятность необратимых изменений.

При всей заманчивости метода индивидуального подхода к моделированию популяций промысловых рыб, его основным недостатком следует считать большую неопределенность в описании механизма наследования и генетической обусловленности экологических характеристик особей. Прямые экспериментальные данные в этой области являются редким исключением, и приходится довольствоваться косвенными соображениями.

Применение индивидуально-ориентированного моделирования при исследовании динамики численности рыб открывает новые возможности в изучении перестройки генетической структуры стада под воздействием изменения природных и антропогенных условий. Применительно к популяциям тихоокеанских лососей вопрос о подобных изменениях поднимался давно (Крогиус, 1978; Алтухов и Варнавская, 1983), однако исследования носили, в основном, описательный характер. Метод индивидуального или объектно-ориентированного программирования позволяет подойти к этой проблеме с другой стороны — путем компьютерного моделирования. В качестве конкретного объекта моделирования выбрано стадо красной — нерки (*Oncorhynchus nerka*) нерестующей в озере Дальнем (Камчатка). Это одна из наиболее хорошо изученных популяций дальневосточных лососей, по которой имеется многолетний фактический материал (Крогиус и др., 1987) и опыт компьютерного моделирования (Крогиус и др., 1969), один из первых в ихтиологической практике. Модель 1969-ого года была основана на балансовых биоэнергетических соотношениях и предполагала полную однородность всех особей в популяции, за исключением возраста и массы тела. Модель была детерминированной. В настоящей работе применен совершенно иной подход — каждая особь в популяции имеет собственные, отличные от других особей, характеристики, а, значит, и собственную судьбу. Обобщение историй жизни всех особей дает картину динамики всей популяции. Естественно, что такая модель должна быть стохастической, что адекватнее отображает свойства живой природы, чем детерминированный подход.

Структура популяции красной в озере Дальнем представлена на рис. 2.6.1.10. Максимальная продолжительность жизни особи в озере составляет 4 года, но обычно молодь красной живет в озере меньше и может скатываться в море в возрасте одного, двух и трех лет. Образование карликов (особей достигающих половой зрелости в пресной воде) может начинаться с двухлетнего возраста. Морская часть популяции красной различается по числу лет проведенных рыбами в озере.

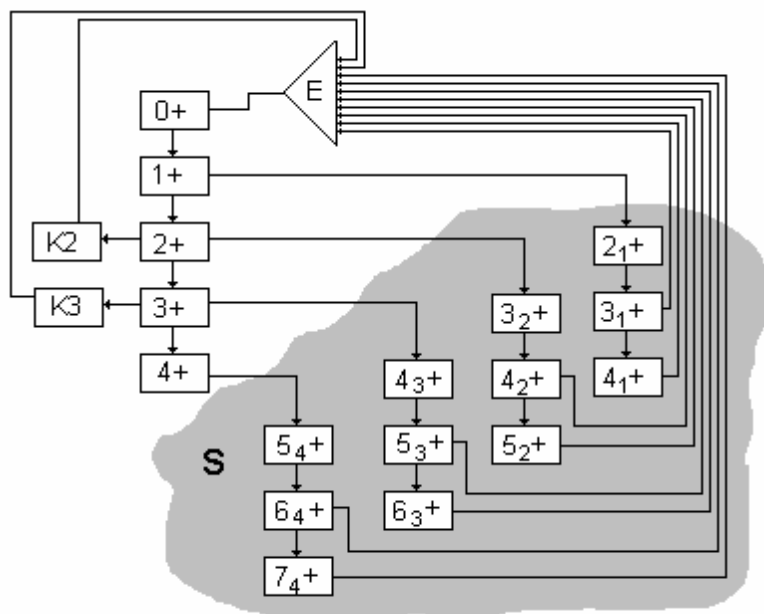


Рис. 2.6.1.10. Схема популяции красной нерестующей в озере Дальнем:

Е — нерестовое стадо, K2 и K3 — карлики, S — морской период жизни красной, 0+...4+ — возрастные группы молоди красной, 2₁+...7₄+ — возрастные группы красной в море (индекс — число лет проведенных в пресной воде)

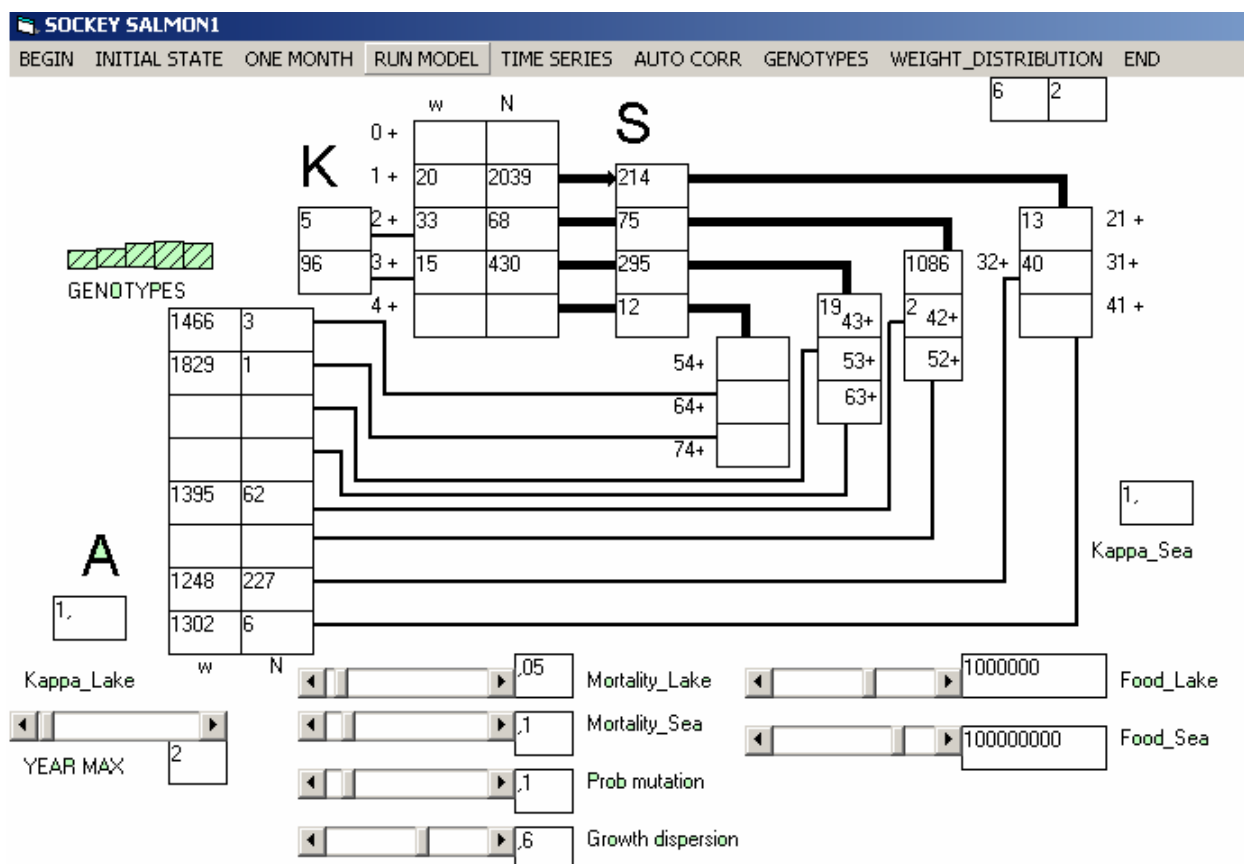
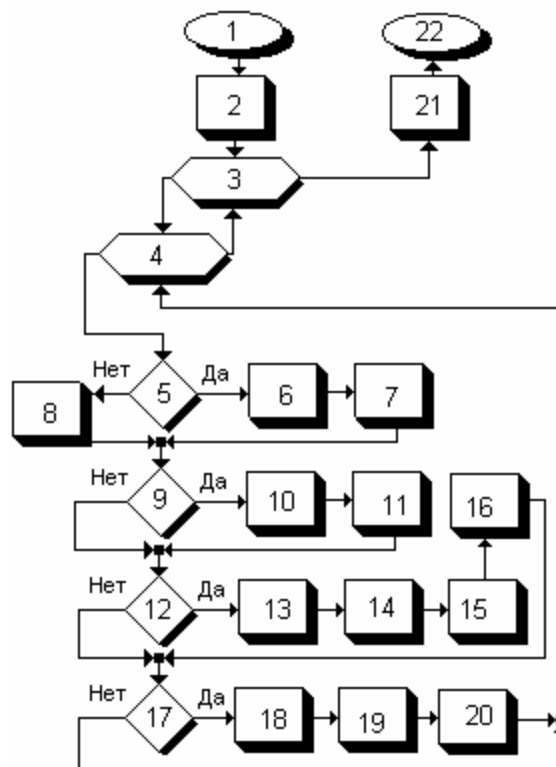


Рис. 2.6.1.11. Интерфейс программы модели популяции нерки

Элементом модели является особь рыбы, которая наделена следующими свойствами: пол (**sex**), возраст (**age**), число лет, проведенных в пресной воде (**ageL**), местоположение особи в данный момент времени — в море или озере (**Loc**), масса тела особи (**weight**), степень половой зрелости (**maturity**) и генотип (**genotype**). Временной шаг модели предполагался для пресноводного периода жизни красной равным одному месяцу, а для морского периода — одному году. Более мелкий временной шаг для озерного периода жизни красной связан с тем, что сроки ската молоди и нереста производителей не совпадают, а сезонные изменения в динамике численности и роста молоди существенны для характеристики поведения всего стада.

Рис. 2.6.1.12. Блок-схема моделирующего алгоритма:

1 — начало, 2 — ввод исходного состояния популяции, 3 — цикл по годам функционирования модели, 4 — цикл по месяцам, 5 — является ли данный месяц июнем, когда происходит скат молоди?, 6 — формирование массива особей в возрасте 1+ по данным результатов выживания икры и личинок в прошлом году, 7 — скат молоди и образование карликов, 8 — гибель молоди красной в результате естественной смертности, 9 — происходит ли в данном месяце питание и рост молоди красной?, 10 — определение напряженности трофических отношений в озере отношений в данном месяце, 11 — определение прироста каждой особи в данном месяце, 12 — является ли данный месяц сентябрем, когда происходит нерест?, 13 — формирование нерестового стада, 14 — индексация нерестующих самцов и самок, 15 — определение численности и генотипического состава потомства, 16 — гибель производителей после нереста, 17 — закончена ли имитация пресноводного периода жизни красной в данном году?, 18 — определение напряженности трофических отношений в море, 19 — определение прироста каждой особи в море за данный год, 20 — гибель красной в море в результате естественной и промысловой смертности и переход всех особей популяции в следующую возрастную группу, 21 — статистическая обработка и выдача результатов компьютерного эксперимента на экран дисплея или печать, 22 — конец



Блок-схема моделирующего алгоритма приведена на рис. 2.6.1.12. Ввиду того, что численность икринок и личинок красной даже для такого, относительно небольшого стада, как стадо озера Дальнего, исчисляется десятками, а то и сотнями миллионов штук, то строгое применение индивидуального подхода для первого года жизни оказывается технически невозможным. Поэтому индивидуализация особей начинается только для особей в возрасте 1+, тем более что скат в море может начаться именно с этого возраста. Другая условность, определяемая исключительно техническими характеристиками применяемого компьютера, заключается в том, что в модели фигурирует только каждая сотая рыба. Иными словами, модель выполнена в масштабе 1:100, что, в данном случае, вполне достаточно.

Скат молоди приурочивался в модели к июню месяцу, хотя в действительности он мог растягиваться и дольше. Вероятность ската данной особи полагалась зависящей только от массы ее тела. Формально при скате изменяется свойство особи **Loc** с озерного на морской.

Вероятность полового созревания особи в озере (образование карликов) полагалась зависящей не только от массы тела, но и от пола. Для самок эта вероятность была существенно ниже.

Процесс роста молоди красной полагался зависящим как от кормовых условий в данном месяце, так и от генетических особенностей данной особи. Напряженность трофических отношений определяется как наличным количеством корма (продукция зоопланктона), так и пищевыми потребностями всех планктофагов. Если пищевые потребности оказывались меньшими или равными доступному количеству пищи, то все особи могли полностью реализовать генетически предопределенный темп роста. В противном случае удастся осуществить только часть возможного прироста.

та. При катастрофической нехватке корма повышается вероятность гибели особи. Предполагается, что процесс активного питания молоди красной продолжается с июня по сентябрь.

Событие гибели особи молоди красной полагается случайным, причем вероятность этого события вычисляется в зависимости от массы тела особи. Само событие гибели особи разыгрывается при помощи датчика случайных чисел.

Рост и смертность красной во время морского периода ее жизни моделируются аналогично тому, как это описано для пресноводного периода, с соответствующими отличиями во временном шаге и численных параметрах темпа роста и смертности. Темп роста красной в море, особенно в первый год после ската, почти на порядок выше, чем в озере. Внешними параметрами при описании в модели морского периода жизни красной является обилие корма, а так же вероятности естественной и промысловой смертности. В отличие от озера Дальнего, где продукция зоопланктона изучена достаточно подробно, кормовые условия питания красной в море — величина достаточно неопределенная.

Вероятность хода особи красной на нерест определяется как массой тела особи, так и ее генотипом. Нерест происходит в сентябре, причем в нем участвуют не только особи пришедшие из моря, но и карлики. Плодовитость самок определяется как функция массы их тела.

При определении генетического состава потомства предполагается равновероятность встречи любой самки с любым самцом, т.е. полная панмиксия, что вполне правдоподобно для условий озера Дальнего, где (в отличие от озера Азабачего (Коновалов, 1980)), локальных стад не обнаружено. Передача генотипа потомству от самца или самки предполагалась равновероятной и никаких гипотез о доминантности или рецессивности признаков определяющих темп роста рыбы не делалось в виду неопределенности и недостаточности сведений по этому вопросу. Никаких мутационных явлений в модели так же не предусматривалось.

Выживание молоди определялось по эмпирической зависимости Риккера, определенной для условий озера Дальнего по данным от 1937 по 1980 год (Крогиус и др., 1987).

В исследованном варианте модели предусматривалось существование пяти различных генотипов (1 — среднего, 2 — повышенного, 3 — очень высокого, 4 — пониженного и 5 — очень низкого темпа роста), хотя конструкция модели допускает возможность рассмотрения более широких вариаций генетического состава популяции красной.

Все численные значения параметров модели определялись на основании результатов работ выполненных на озере Дальнем в 1937—1980 годах (Крогиус и др., 1969; 1987).

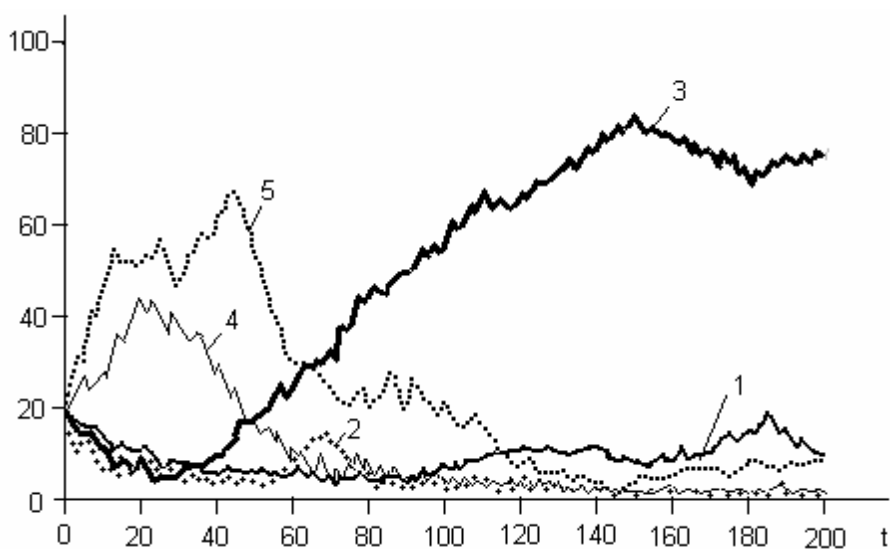


Рис. 2.6.1.13. Изменение во времени генотипического состава популяции красной при высокой смертности и в море, и в озере:

1 — процентное содержание в популяции особей со средним темпом роста, 2 — с повышенным темпом роста, 3 — с очень высоким темпом роста, 4 — с пониженным темпом роста, 5 — с очень низким темпом роста

Начальное состояние популяции красной при исследовании модели было всегда представлено равномерным распределением всех генетических типов. Численность особей в начальном состоянии соответствовала средним значениям, наблюдавшимся в 50-60-х годах, когда стадо находилось в депрессивном состоянии, но проходы на нерест еще не стали катастрофически низкими как в 70-х годах. Компьютерные эксперименты обычно имели продолжительность в 200 лет.

На рис. 2.6.1.13 представлен результат только одной реализации случайного процесса динамики популяции. Другая реализация из того же самого начального состояния и при тех же значениях параметров будет отличаться от представленной. Исходя из предположения об эргодичности исследуемого процесса, для исследования свойств модели бралась целая совокупность таких реализаций (практически не более 20) и в расчет принимались только осредненные величины. В основном массиве исследованных траекторий вариации составляли не более 10% от средних, однако на границе существования популяции эти вариации существенно возрастали.

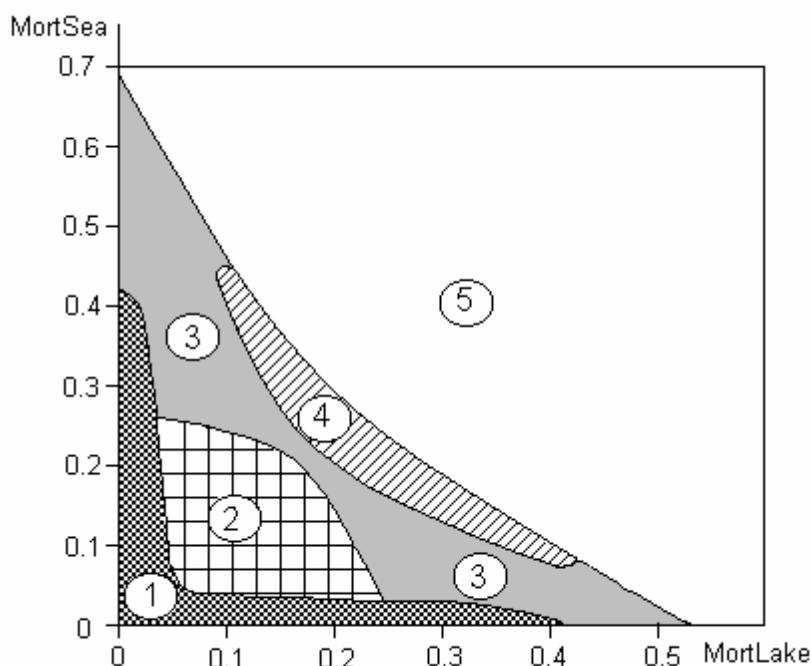


Рис. 2.6.1.14. Фазовая диаграмма зависимости состояния популяции красной от смертности в море (MortSea год^{-1}) и озере (MortLake мес^{-1}):

1 — область 12-ти летних циклических колебаний численности с большими амплитудами и периодическими случаями переполнения нерестилищ, 2 — область 4-х летних циклических колебаний численности и доминированием медленнорастущих особей, 3 — область беспорядочных (хаотических) колебаний численности красной, 4 — область 5-ти летних циклических колебаний при низкой численности стада и доминировании быстрорастущих особей, 5 — область такого сочетания параметров смертности, при котором длительное существование популяции красной становится невозможным

Для создания полной картины зависимости динамики популяции красной от условий в пресной и соленой воде были перепробованы все возможные комбинации параметров смертности в озере и море и по полученным данным построена фазовая диаграмма, приведенная на рис. 2.6.1.14. При очень низких значениях смертности в озерных или морских условиях, популяция испытывает очень сильные колебания численности связанные с эффектом переполнения нерестилищ, площадь которых в озере Дальнем ограничена. Эти колебания имеют случайный характер, однако доминирует и хорошо выделяется как на глаз, так и при помощи корреляционного или спектрального анализа, 12-летняя периодическая составляющая (область 1 на рис. 2.6.1.14). Данный режим, в отличие от рассмотренного выше, характерен доминированием в популяции красной особей с замедленным темпом роста и с присутствием в нерестовом стаде рыб с одним, двумя, тремя и даже изредка четырьмя пресноводными годами.

Увеличение параметров смертности красной как в морской, так и в пресноводный период жизни до некоторых средних значений (например, $Mort_{Sea}=0.1 \text{ год}^{-1}$ и $Mort_{Lake}=0.1 \text{ мес}^{-1}$) приводит к замене 12-летнего цикла колебаний на 4-летний (область 2 на рис. 2.6.1.14). Заметим, что именно этот цикл колебаний был характерен для популяции красной озера Дальнего в 1945-1965 годах. Этот режим сопровождается преобладанием в нерестовом стаде особей с одним и двумя пресноводными годами, периодическим появлением небольшого числа карликов и доминированием в популяции рыб с генетически обусловленным средним и низким темпом роста.

Дальнейшее увеличение смертности красной приводит к разрушению периодической структуры колебаний численности и появлению режима хаотических изменений числа рыб, приходящих на нерест (область 3 на рис. 2.6.1.14). Даже при помощи построения автокорреляционной функции (рис. 2.6.1.15) не удастся выявить доминирующую периодическую составляющую этих колебаний. Этот режим характерен присутствием в популяции всех генотипов, связанных с темпом роста, хотя их процентное соотношение может сильно варьировать во времени.

Область 4 (рис. 2.6.1.14) соответствует режиму с 5-ти летним циклом колебаний численности красной, с которого было начато описание исследования модели. Заметим, что этот режим примерно соответствует тому, что происходило с популяцией красной озера Дальнего в 70-х, начале 80-х годов. Рассматриваемое состояние популяции непосредственно граничит с областью, в которой длительное существование популяции вообще не возможно (область 5 на рис. 2.6.1.14). При очень высокой смертности молоди красной в озере или взрослой красной в море можно попасть в эту область, минуя режим 5-ти летних циклических колебаний прямо из области, которая характерна хаотическим характером динамики численности популяции.

Приведенное выше описание свойств модели популяции красной озера Дальнего далеко не является исчерпывающим. В стороне остались такие важные вопросы как влияние на динамику популяции изменений кормовой базы, селективного промысла, периодических и аperiodических изменений внешних воздействий (описанное исследование предполагало постоянство внешних воздействий — это удобно для интерпретации, но далеко от реальности). Все это темы для специальных исследований, а задача настоящей публикации только в том, чтобы показать возможности разработанной модели.

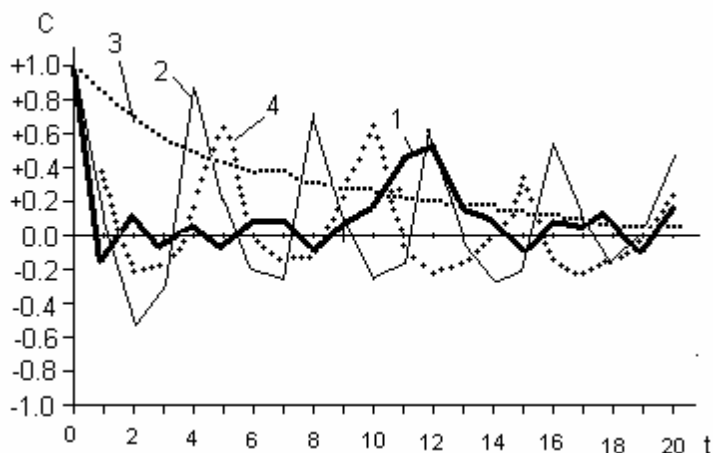


Рис. 2.6.1.15. Автокорреляционные функции колебаний численности молоди красной:

1 — очень низкая смертность красной в озере или море, 2 — средние значения смертности ($Mort_{Sea}=0.1 \text{ год}^{-1}$ и $Mort_{Lake}=0.1 \text{ мес}^{-1}$), 3 — промежуточные значения смертности, соответствующие хаотическому режиму динамики численности красной, 4 — высокие значения смертности ($Mort_{Sea}=0.25 \text{ год}^{-1}$ и $Mort_{Lake}=0.2 \text{ мес}^{-1}$)

Исследование предложенной модели популяции красной озера Дальнего показало, что эта модель не продемонстрировала никаких свойств, которые бы принципиально противоречили результатам исследования детерминированной модели этой же популяции (Крогиус и др., 1969). Исключение составляет лишь появление 80-ти летних циклов, но это свойство относится не к популя-

ции красной, а ко всему сообществу пелагических рыб озера Дальнего, которое включает в себя популяции гольца и колюшки.

Настоящая модель позволила исследовать критические режимы существования популяции в экстремальных условиях снижения общей численности, что было невозможно при детерминированном подходе. В пользу модели свидетельствует воспроизведение перехода от 4-х к 5-ти летней периодичности, которая подробно описана для реальных условий (Крогиус и др., 1987). Факт изменения генетического состава популяции красной в озере Дальнем так же можно считать установленным (Муске, 1983). Однако вопрос о связи этих изменений с наследуемым свойством высокого или низкого темпа роста или сроков полового созревания еще нельзя считать до конца решенным и предположения положенные в основу настоящей модели остаются на уровне гипотезы. Исследования размерного и генетического состава молоди красной (Подлесных и Пашенко, 1997; Островский, 1998) позволяют уточнить параметры модели, которые базировались на результатах более ранних исследований.

Ближайшими аналогами популяции красной озера Дальнего являются популяции красной нерестующей в водоемах Британской Колумбии и Аляски, по которым известен многолетний фактический материал (Ricker, 1997) и опыт компьютерного моделирования, в том числе и с применением индивидуально-ориентированного метода (Atkinson et al., 1996; Rand et al., 1997; Stockwell, Jonson, 1997; Walter et al., 1997). В исследованиях американских популяций красной фигурируют те же 4-х летние циклы (Kogman et al., 1995), которые отмечались в озере Дальнем и были воспроизведены на детерминированной и стохастической моделях. Для американских популяций нерки изучены различия генетического состава карликов и нерестующих в море производителей (Wood, Foote, 1996), которые подтверждают принятую в настоящей модели концепцию. Механизмы роста (Muller-Feuga, 1999) и естественной смертности молоди красной в озерах Аляски и Британской Колумбии (Myers et al., 1997) описаны гораздо более полно и обосновано, чем это принято в разработанной модели. Учет зависимости смертности молоди не только от условий питания, но и от других факторов внешней среды, является одним из первоочередных путей совершенствования данной модели.

Эволюция сообществ рыб

В заключение этого раздела рассмотрим модель эволюции сообществ рыб, которая по своему существу уже ближе к модели макроэволюции, но рассматривается здесь для продолжения ихтиологической тематики.

Исследование современного состояния популяций и сообществ рыб не может быть полноценным, если оно не учитывает истории формирования ихтиофауны в тех или иных условиях. Исторический или эволюционный подход становится особенно актуальным при интенсивных антропогенных воздействиях, как на сами популяции рыб, так и водоемы, в которых они обитают. При решении рыбохозяйственных вопросов эволюционный аспект или вовсе не принимается во внимание, или рассматриваются только адаптационные и микроэволюционные явления (Suterland, 1990; Heino, 1998).

Эффективное управление сложной вероятностной системой (а популяция или сообщество рыб, безусловно, являются сложными системами) невозможно без знания путей ее эволюционного развития (Князева, Курдюмов, 1994). От того, как сложилось сообщество рыб данного моря, озера или водохранилища, во многом зависит будущее этого сообщества и его способность или неспособность противостоять резким изменениям внешних условий, которые представляются неизбежными (Ehrich, 1997).

В настоящем разделе делается попытка разработки аппарата для компьютерной имитации эволюционных процессов происходящих в сообществах рыб. Выбор именно сообщества, а не популяции, как это обычно делается при моделировании эволюционного процесса, диктуется тем, что в эволюции рыб большую роль играют явления коэволюции (например, хищников и жертв), которые невозможно исследовать на примере изолированной популяции.

Конкретной основой для разработки данной модели послужила монография Л. А. Жакова о сукцессии ихтиоценозов озер Вологодской области (Жаков, 1984), в которой, помимо большого фактического материала, описывается концептуальная модель эволюции ихтиоценозов Северо-Запада России со времен последнего оледенения до настоящего времени.

Моделируемая эволюционирующая система представляет собой сообщество рыб, трофическая схема которого представлена на рис. 2.6.1.16. Сообщество подразделяется на шесть групп: крупных и мелких хищников, крупные и мелкие бентофагов, крупных и мелких планктофагов. Предполагается, что крупные хищники могут поедать мелких хищников и крупных планктофагов и бентофагов. Питание мелких хищников происходит за счет мелких планктофагов и бентофагов. Бентос и зоопланктон водоема составляют внешнюю кормовую базу сообщества.

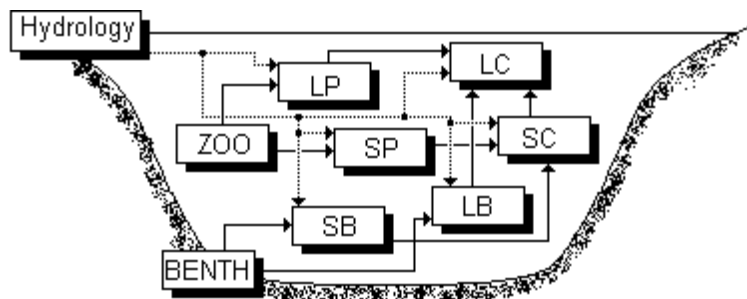


Рис. 2.6.1.16. Структура моделируемого сообщества рыб:

Hydrology — гидрологические условия в водоеме, влияющие на воспроизводство рыб, BENTH — бентос, ZOO — зоопланктон, LC — крупные хищники, SC — мелкие хищники, LB — крупные бентофаги, SB — мелкие бентофаги, LP — крупные планктофаги, SP — мелкие планктофаги

Элементом модели является видовая популяция рыб. Такой выбор сделан исходя из того, что именно на популяционном уровне разыгрываются основные эволюционные события (Тимофеев-Рессовский и др., 1977). Популяция характеризуется морфологическими и экологическими свойствами вида и численностью особей. К морфологическим свойствам, учитываемым в модели, относятся: длина тела рыбы, высота тела рыбы, степень развития плавникового аппарата, конструкция ротового аппарата и окраска тела рыбы. К экологическим свойствам: плодовитость и особенности нереста. Каждое из перечисленных свойств имеет шесть градаций или состояний, которые кодируются целыми числами. Например, код 1341533 означает, что имеется в виду популяция рыб с очень маленькой длиной тела ($L=1$), средней относительной высотой тела ($H=3$), с сильно развитыми плавниками ($P=5$), ротовым аппаратом, характерным для планктофагов ($Mouth=1$), очень темной окраской тела ($C=5$), средней плодовитостью ($Fert=3$) и донной, неохраняемой икрой ($S=3$).

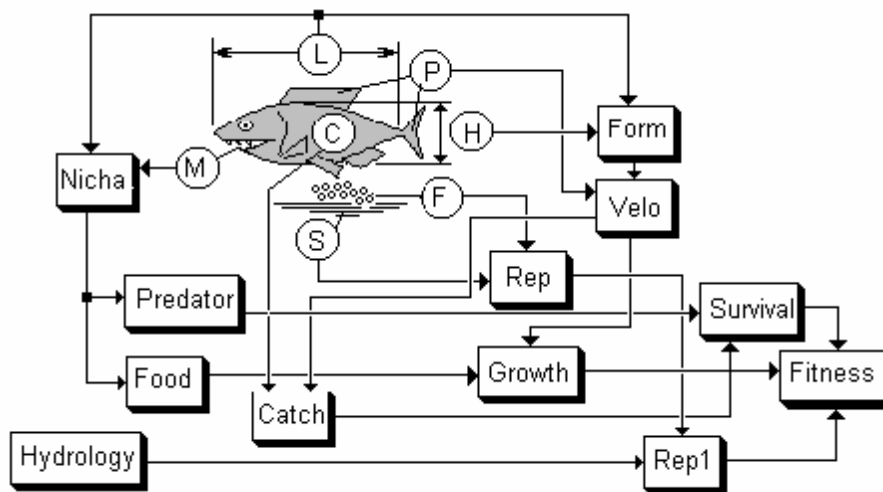


Рис. 2.6.1.17. Схема определения степени приспособленности (Fitness) данной популяции:

L — длина тела рыбы, H — высота тела рыбы, P — степень развития плавникового аппарата, M — конструкция ротового аппарата, C — окраска тела рыбы, F — плодовитость, S — особенности нереста, Form — форма тела рыбы, Velo — скорость перемещения рыбы, Catch — способность рыбы избежать воздействия хищников, Rep — потенциальные возможности воспроизводства, Rep1 — реальное воспроизводство с учетом гидрологических условий нереста, Mortality — потенциальные возможности избежать воздействия хищников, Survival — реальная степень выживания при наличии хищников, Growth — темп роста рыбы, Hydrology — гидрологические условия нереста, Nicha — занимаемая популяцией экологическая ниша, Food — кормовая база

Исходя из характеристик популяции, вычислялась относительная приспособленность данной популяции к данным внешним условиям (Fitness). Схема этих вычислений представлена на рис. 2.6.1.17. Экологическая ниша (Niche) или место данной популяции в сообществе определяется исходя из размера рыбы и способа питания. Кормовая база популяции зависит от занимаемой экологической ниши и внешних (бентос или зоопланктон) или внутренних (для хищников) условий питания. Успешность роста зависит для планктофагов и хищников не только от кормовой базы, но и от скорости движения рыбы (Velo). Последняя величина определяется формой тела рыбы и степенью развития плавникового аппарата.

Воспроизводство популяции определяется не только плодовитостью и типом нереста, но и гидрологическими условиями, влияющими на выживание икры и молоди рыбы. Способность жертвы избегать воздействия хищника (Catch) в модели полагалась зависящей от окраски тела рыбы и скорости ее перемещения. Результирующая величина всех перечисленных действий — степень приспособленности данной популяции учитывала как условия роста и питания, так и воздействие хищников, и успешность воспроизводства. Технически, в программе для вычисления степени приспособленности использовался аппарат многозначной логики, и вся информация об описанных выше зависимостях была сосредоточена в десяти матрицах двухместных операций с логическими переменными.

В качестве примера приведем матрицу для определения степени приспособленности в зависимости от темпа роста и выживания:

$$Fitness (Survival, Growth) = \begin{vmatrix} 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \\ 1 & 2 & 2 & 2 & 2 & 2 \\ 1 & 2 & 2 & 3 & 3 & 3 \\ 1 & 2 & 3 & 4 & 4 & 5 \\ 1 & 3 & 2 & 5 & 6 & 6 \\ 1 & 3 & 4 & 5 & 6 & 6 \end{vmatrix}$$

Если, например, выживание особей оценивается в четыре балла, а темп роста в шесть, то степень приспособленности популяции составляет пять баллов (пересечения четвертой строки и шестого столбца матрицы).

Для имитации конкуренции и естественного отбора внутри каждой экологической ниши, степени приспособленности популяций, которые входят в данную нишу, ранжировались по величине. Те популяции, которые имели наивысшие степени приспособленности, получали преимущества в увеличении своей численности и формировании новых популяций. Популяции, имеющие минимальную степень приспособленности, просто погибали.

Имитация макромутаций, т.е. изменения морфологических и экологических свойств рыб, составляющих данную популяцию, производилось с помощью датчика псевдослучайных чисел (Rnd). При этом предполагалось, что эти изменения не являются направленными, и выбор изменяющегося свойства был равновероятным для всех мутирующих характеристик. Изменения могли происходить только в принятой шкале описания каждого свойства, не выходя за его пределы.

Для исследования работы предложенной модели был создан блок описания получаемых результатов. Этот блок занимался видовым описанием сообщества в каждый интервал времени. Описание нового вида в модели производилось исходя только из морфологических характеристик рыб, как это практикуется в реальности. Предполагалось, что отличие любой морфологической характеристики на одну градацию, является достаточным основанием для описания нового вида. В списке видов сохранялись не только существующие в данный момент виды, но и вымершие.

Начальное состояние моделируемого сообщества рыб полагалось состоящим из одной популяции планктофагов или бентофагов. Начинать с популяции хищников не имело смысла, т.к. эта популяция погибала от отсутствия корма. Типичный график изменения численности рыб и общего числа существующих видов в сообществе представлен на рис. 2.6.1.18. Характерно, что число видов сначала быстро растет, достигая максимума к сотому времен-

ному шагу существования сообщества, а затем существенно сокращается. Только к концу компьютерного эксперимента число видов медленно возрастает. Во время спада числа видов происходит полная смена видового состава сообщества. После начальной вспышки численности мелких планктофагов в условиях изобилия корма, их численность постепенно сокращается, но до конца эксперимента они сохраняют свое доминирующее положение в сообществе. Мелкие бентофаги появляются с первых шагов существования сообщества, а вот мелкие хищники появляются только к 30-50 шагам, а крупные хищники после 1-ого шага.

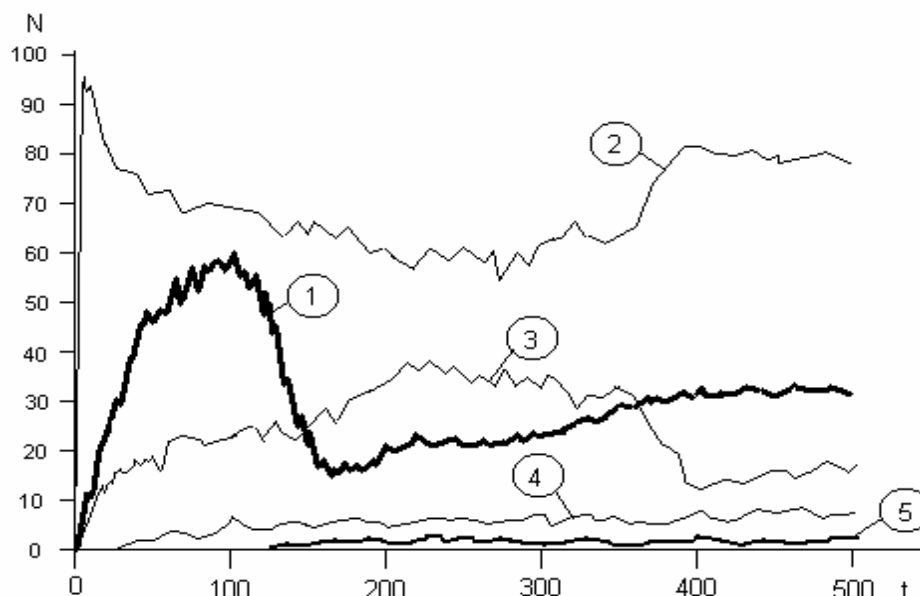


Рис. 2.6.1.18. Изменение во времени общего числа видов в сообществе (1), численности планктофагов (2), бентофагов (3), мелких (4) и крупных (5) хищников:

Начальное состояние — популяция мелких планктофагов. Внешние условия — изобилие зоопланктона и бентоса, постоянство во времени гидрологических условий

Следует отметить большую вариабельность отдельных реализаций эволюционного процесса при сохранении общей картины. Так максимум числа видов может наступать значительно раньше, чем это показано на рис. 2.6.1.18 или мелкие бентофаги могут утратить свое доминирующее положение в сообществе и уступить место крупным бентофагам.

На рис. 2.6.1.19 представлен начальный фрагмент эволюционного древа, полученного в результате одной реализации функционирования модели. К сожалению, графические возможности публикации не позволяют воспроизвести это древо полностью, так как число видов достигало 2—3, а число видовых популяций могло достигать 200—300. Однако на приведенном фрагменте можно продемонстрировать характерные черты процесса. Например, время существования вида может варьировать от одного временного шага (вид 21 или 28 на рис. 2.6.1.19) до десятков временных шагов (вид 1 или 12 на рис. 2.6.1.19). Трансформация одного вида в другой — явление относительно редкое (переход вида 14 в вид 19), гораздо более распространенным способом видообразования является формирование нового вида при сохранении вида прародителя. Например, от вида 1 произошли виды 2, 3, 4, 5, 8 и 10, от вида 17 берут начало виды 33, 35 и 44. Есть виды, которые, существуя длительное время, не дают начало новым видам (например, вид 27).

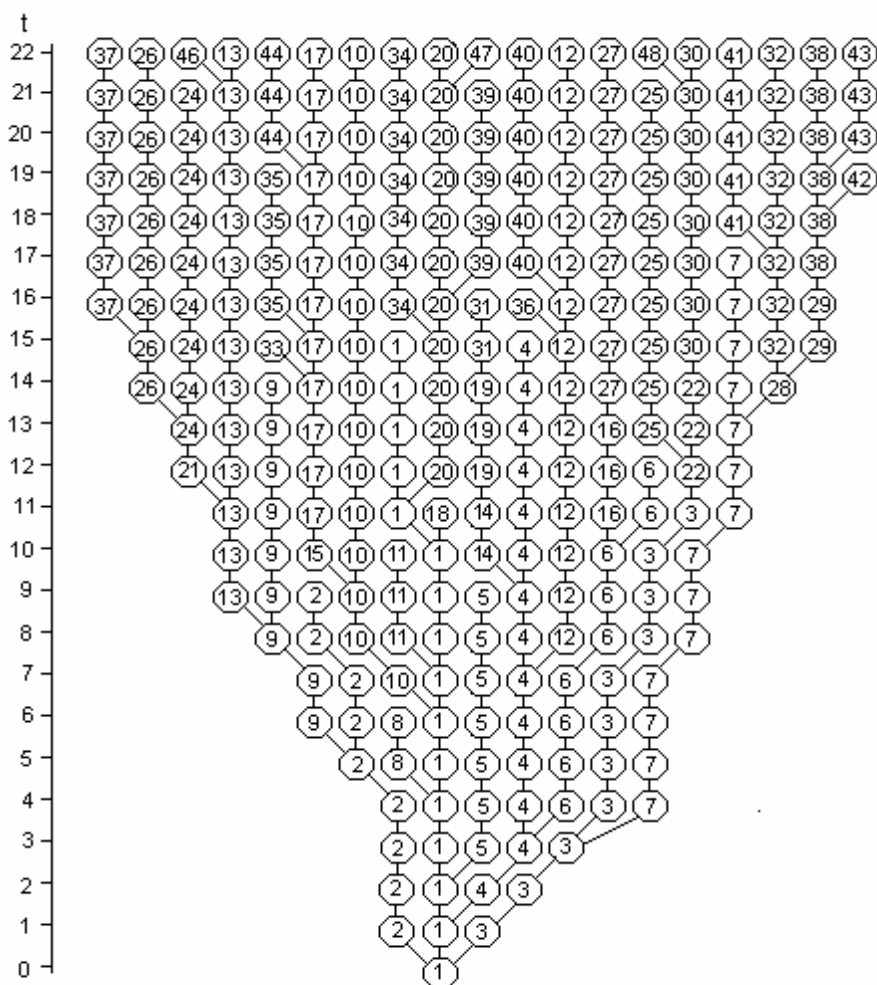


Рис. 2.6.1.19. Фрагмент эволюционного древа сообщества рыб:

Числа в кружках означают номер вида в порядке его описания. Вертикальная ось — время существования сообщества. Если из кружка вверх отходят две линии — это означает образование нового вида при сохранении существующего. Если из кружка вверх отходит одна линия — это означает сохранение существующего вида или его трансформацию в новый вид. Если из кружка вверх не отходит ни одной линии — это означает гибель вида

Функции распределения встречаемости видов рыб от численности особей в них представлены на рис. 2.6.1.20. Тот факт, что в любом достаточно большом животном или растительном сообществе существует небольшое число доминантных видов и много видов встречающихся относительно редко, известен давно и будет обсуждаться в разделе 2.6.3 на примере гаммарид. Воспроизведение этой закономерности на модели, в конструкцию которой условия доминирования одного или двух видов никак не закладывалось, свидетельствует о том, что модель отражает некоторые весьма общие свойства сложных эволюционирующих систем. Характерно, что на начальных стадиях развития сообщества это распределение далеко от гиперболического, а в зрелом сообществе очень близко к идеальному.

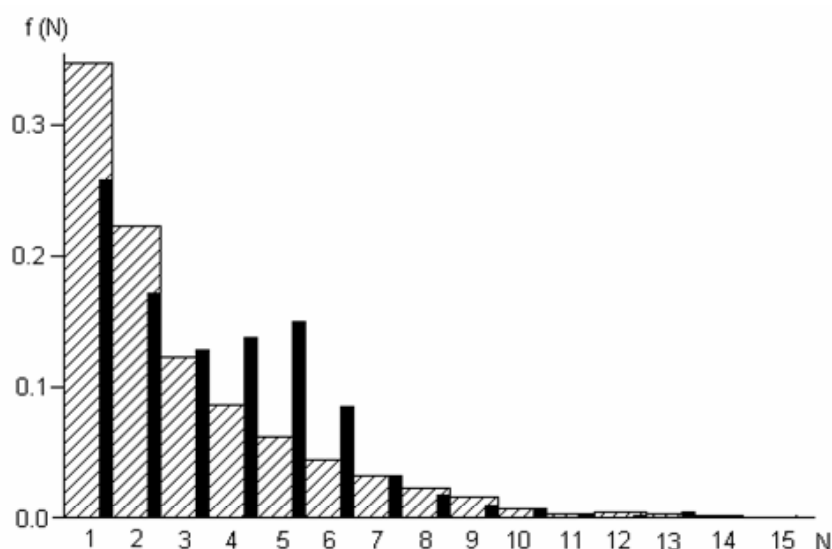


Рис. 2.6.1.20. Функция распределения встречаемости видов рыб от численности особей в них:

$N=1$ — означает, что вид представлен в сообществе только одной популяцией, $N=2$ — означает, что таких популяций две и т.д. Зачерненные столбики соответствуют начальному периоду эволюции сообщества ($t=1$), а заштрихованные столбики — установившемуся состоянию ($t=5$)

Разнообразие сообщества обычно оценивается при помощи индекса Шеннона:

$$D = - \sum_{i=1}^k (P_i / N) \log(P_i / N),$$

где N — число видовых популяций в сообществе, P_i — число популяций i -ого вида, k — число видов в сообществе.

На рис. 2.6.1.21 представлено изменение индекса разнообразия во времени для разных вариантов эволюционирующего сообщества рыб. При высокой интенсивности мутаций (вероятность возникновения макромутации в одной видовой популяции составляет $p_{mut}=0.1$ за один временной шаг) индекс разнообразия имеет максимум, причем время наступления этого максимума зависит от абсолютных размеров сообщества. Для ихтиоценоза крупного водоема, в котором может быть до 100 видовых популяций, максимум индекса разнообразия наступает к 2-ому временному шагу существования сообщества. Для ихтиоценозов меньших размеров этот максимум наступает раньше. При низкой интенсивности мутаций ($p_{mut}=0.01$) индекс разнообразия максимума не имеет и медленно растет со временем до предельного значения. Механизм появления максимума индекса Шеннона связан с процессом внутренней перестройки сообщества. При высоком темпе видообразования в сообществе появляется непропорционально много хищников, которые подавляют рыб-бентофагов и планктофагов. Только со временем структура сообщества принимает сбалансированный вид. При низком темпе видообразования нехищные рыбы успевают приспособиться к воздействию хищников, эволюционный процесс идет медленно, но без крупных нарушений трофической структуры сообщества.

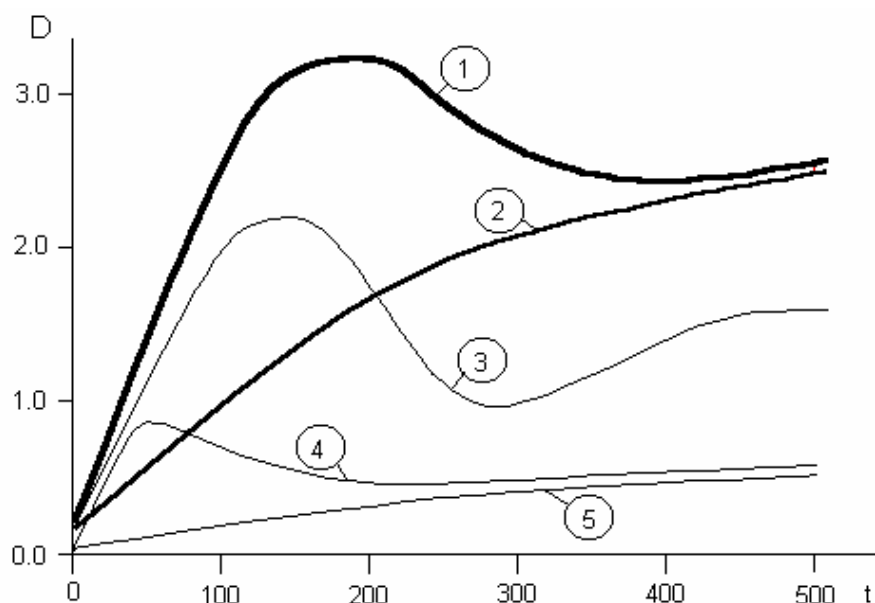


Рис. 2.6.1.21. Зависимость индекса разнообразия сообщества рыб (D) от времени (t):

1 — сообщество крупного водоема (максимальное число популяций $N_{\max}=10$) при высокой интенсивности мутаций ($p_{\text{mut}}=0.1$), 2 — сообщество крупного водоема при низкой интенсивности мутаций ($p_{\text{mut}}=0.01$), 3 — сообщество среднего водоема ($N_{\max}=2$) при высокой интенсивности мутаций ($p_{\text{mut}}=0.1$), 4 — сообщество малого водоема ($N_{\max}=10$) при высокой интенсивности мутаций ($p_{\text{mut}}=0.1$), 5 — сообщество малого водоема при низкой интенсивности мутаций ($p_{\text{mut}}=0.01$)

Все, приведенные выше, свойства модели относились к случаю изобилия пищи в водоеме (Zooplankton = 6 и Benthos = 6). Если водоем, в котором обитает исследуемое сообщество рыб, беден зоопланктоном, но богат бентосом (Zooplankton = 1 и Benthos = 6), а исходный вид, как и ранее, остается планктофагом, то эволюционное развитие планктофагов резко замедляется, крупные планктофаги, если и появляются в водоеме, то на очень короткое время. Зато бентофаги в таких условиях существенно опережают в качественном и количественном отношении планктофагов и обеспечивают кормовую базу для развития хищных рыб.

Крайнюю трофическую бедность водоема (Zooplankton = 1 и Benthos = 1) бентофаги выносят несколько лучше, чем планктофаги, хотя в этом случае скорость эволюционного развития резко замедляется, крупные особи вообще не появляются в сообществе, и весь ихтиоценоз оказывается сформирован из рыб малых размеров.

Если водоем, в котором обитает сообщество рыб, богат планктоном, но беден бентосом (Zooplankton = 6 и Benthos = 1), в первые 10 временных шагов существования сообщества возможно некоторое развитие ихтиофауны рыб-бентофагов (только мелких), но в ходе последующей эволюции сообщества хищники настолько подавляют рыб-бентофагов, что они становятся крайне малочисленными, причем у них вырабатывается защитная окраска под цвет грунта. Естественно, что рыбы-планктофаги в таких условиях процветают, причем группа крупных планктофагов достигает существенного разнообразия. Качественные наблюдения за поведением модели в различных условиях позволяют заметить, что модель не противоречит установившимся закономерностям макроэволюции (Тимофеев-Рессовский и др., 1977). Например, рыбы неуклонно стремились увеличивать свои размеры, за исключением экстремальных случаев низкой кормности водоемов. Хищные рыбы, как правило, не превращались в бентофагов или планктофагов, хотя конструкция модели не запрещала такие переходы. Рассмотрение эволюционных древ, подобных, изображенному на рис. 2.6.1.19., но в более полном объеме, показывает, что наиболее эффективными прародителями, давшим начало многим новым видам, были рыбы с низкой степенью приспособленности и слабой специализацией. Наоборот, виды с высокой степенью приспособленности (Fitness = 5—6), даже после длительного существования, в процессе видообразования не участвовали, а гибли в результате конкуренции с еще более специализированными обитателями той же экологической ниши.

Материал настоящего раздела носит в значительной мере абстрактный характер. Латинские названия видов рыб отсутствуют и никак не уточнено, в каком именно водоеме обитает исследуемое сообщество. На первых шагах построения эволюционных моделей такая абстракция является вынужденной необходимостью, поскольку идентификация вероятностной модели сложной системы представляет большие трудности. И тут дело не только в недостатке палеонтологического материала, а в том, что для суждения о правильности или неправильности модели имеется всего одна реализация случайного эволюционного процесса. Из теории случайных процессов (Пугачев, 1960) известно, что для оценки параметров такого процесса нужен целый ансамбль реализаций. Гипотеза об эргодичности процесса биологической эволюции остается проблематичной.

Конкретизацию модели эволюции рыб целесообразно начинать с примера развития сообщества эндемичных рыб, которые в течение длительного времени развивались самостоятельно без смешения с другими элементами ихтиофауны. Подобным объектом могут служить бычки-широколобки (*Cottocomphoridae*) озера Байкал (Талиев, 1955).

Хотя в предложенной модели никаких запретов на обратные макромутации не налагалось, но появления одного и того же вида дважды в течение одной реализации не отмечалось, что свидетельствует о достаточном разнообразии признаков вида, хотя с точки зрения приближения к реальности этих признаков явно недостаточно.

Описание в модели функции приспособленности (Fitness) в виде небольшого числа дискретных градаций, хотя существенно ускоряет работу модели, но часто приводит к блокированию процесса естественного отбора. Это особенно заметно в тех случаях, когда начальный период заполнения экологических ниш уже пройден и сразу несколько видов имеют одинаковую степень приспособленности, но обладают разными свойствами. Использование математического аппарата дискретной математики в этом случае биологически мало оправдано и имело лишь цель всемерно ускорить работу модели. Тут многое зависит от быстродействия и объема памяти применяемого компьютера. Достаточно сказать, что использованный в настоящей работе алгоритм имитации эволюционного процесса, был в принципе разработан достаточно давно (Меншуткин, 1977), но в 70-е годы в распоряжении автора не было достаточно мощной вычислительной техники для эффективного применения и исследования этого алгоритма.

Формализация процесса адаптации при помощи аппарата математической логики (Hulbrut, 1998) открывает перед моделированием эволюции рыб новые возможности. Характерно, что в последние годы идеи эволюционного развития находят свое приложение к процессам становления ихтиофауны и всей экологической системы вновь создаваемых искусственных водоемов (Metzker, Mitsch, 1997). Развитие теории введения эволюционной составляющей в модели биологических систем (Vincent, 1996) представляется существенным шагом вперед, по сравнению с традиционными моделями популяций и сообществ, в которых эволюционные изменения полностью игнорируются.

Заметим, что рассмотренные в этом разделе модели сообществ рыб имеют много общего с моделями сукцессии древесных сообществ, так называемых «гэп-моделями» (Shugart, 1984; Botkin, 1993). Эти модели так же основаны на объектном подходе (объект — единичное дерево) и имеют стохастический характер. Основное содержание моделирующего алгоритма этих моделей — подробное описание процесса конкуренции деревьев за солнечную энергию, воду и биогены (азот), поступающий из почвы. В отличие от моделей сообществ животных в сообществах фитоценозов отсутствует процесс хищничества, хотя часто учитывается эффект действия паразитов. Практическая работа с такими моделями (Kozak, Menshutkin, 2000, Kozak et al., 2002) позволила внести много усовершенствований в конструкцию моделей ихтиоценозов, особенно обработки результатов компьютерных экспериментов и графического представления результатов моделирования.

2.6.2. Модели начальных этапов эволюции многоклеточных животных

2.6.2.1. Имитационное моделирование процесса эволюции от органических макромолекул к протоклетке и клетке эукариот

В настоящем разделе делается попытка модельной интерпретации предположений о физико-химических факторах эволюции протоклеток, что привело к появлению клеток эукариот животных, а затем и многоклеточных организмов (Наточин, 2006). Эти представления с полным основанием можно рассматривать как ментальную модель (Forrester, 1961) изучаемого процесса. Цель на-

стоящей работы заключается в переходе от ментальной модели, изложенной в виде гипотезы, к динамической имитационной модели, реализованной в виде компьютерной программы. Коренное отличие имитационной модели от ментальной заключается в том, что имитационная модель позволяет проводить численные эксперименты, по результатам которых можно судить о приемлемости и непротиворечивости гипотез, изложенных в ментальной модели.

Образование клеточной оболочки и протоклетки. Принципиально новым в нашем понимании начальных этапов эволюции исходных клеток животных служит их появление не в море, как считает большинство авторов (Гинецинский, 1963; Проссер, Браун, 1967; Шноль, 1979), а в водоемах, где доминировали ионы калия, и была достаточная концентрация ионов магния. Возникновение плазматической мембраны произошло, вероятно, на одном из последующих этапов эволюции. Исходным положением ментальной модели (Наточин, 2005; 2006) является наличие в водной среде, в которой доминируют ионы калия и магния, органических молекул, способных к самовоспроизведению и обеспечивающих синтез макромолекул, которые могут соединяться друг с другом. Упомянутые выше неорганические катионы являются необходимыми компонентами водной среды, определенные значения их концентрации служат необходимым условием для деятельности ферментов, участвующих в синтезе белков из аминокислот.

Рассмотрим условия и возможности реализации процесса образования замкнутой оболочки из отдельных фрагментов, внутри которой находятся компоненты протоклетки. В основу модели положены следующие допущения.

1. Среда полагается плоской и бесконечной. Последнее понятие понимается как отсутствие границ — в программной реализации все события разворачиваются на поверхности тора.
2. В среде находятся фрагменты, состояние которых описывается координатами начальной и конечной точки.
3. Предполагается, что в конечной точке каждого фрагмента имеется сигнальный элемент, к которому может присоединиться начальная точка одного и только одного другого фрагмента. Этот подход соответствует современным представлениям о роли сигнального пептида в направленном движении белка внутри клетки.
4. Для стандартизации задачи предполагается, что все фрагменты имеют одинаковые размеры и представляются в виде четвертей окружности.
5. В точке соединения фрагментов не допускается углов, иными словами, один фрагмент должен быть плавным продолжением другого.
6. Число фрагментов, сцепленных между собой, конечно, но является величиной случайной. Эти предположения легли в основу разработки компьютерной программы.

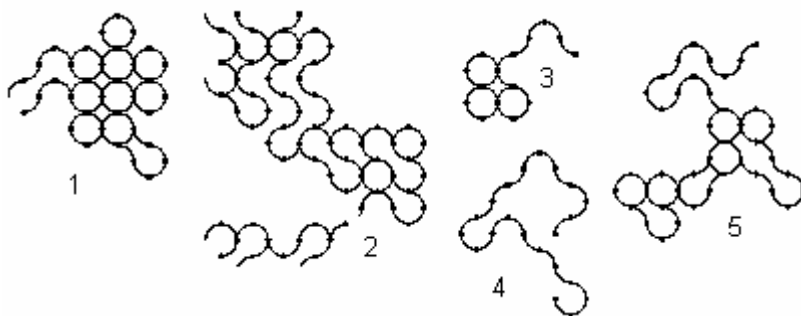


Рис. 2.6.2.1.1. Конфигурации оболочек, полученные в результате функционирования модели

Из различных сочетаний вариантов, представленных на рис. 2.6.2.1.1, только вариант 4 не дал замкнутого контура. Наиболее распространенная форма контура — окружность, хотя встречаются гантелевидные и более сложные структуры (вариант 2, рис. 2.6.2.1.1). Результаты моделирования можно обобщить и для трехмерного пространства и произвольной формы фрагментов. Естественно, что в этих случаях время, необходимое для формирования замкнутой оболочки будет значительно больше, чем в примере с окружностью. В дальнейших построениях использована только оболочка протоклетки в форме окружности (или шара для трехмерного случая).

Следующий этап моделирования заключается в построении модели с функционированием макромолекул, способных к самовоспроизведению. Очевидно, что код генетической информации и система синтеза макромолекул в естественных условиях разделены, но эти блоки не введены в модель в таком виде, а представлены результаты их деятельности — сами макромолекулы. Предположим, что состояние каждой такой макромолекулы описывается ее координатами в системе, включающей код наследственно передающейся информации (1). Макромолекулы могут перемещаться в пространстве случайным образом (2). Диффузия макромолекул описывается только одним параметром — максимальным расстоянием, проходимым за один временной шаг модели. При приближении одной макромолекулы к другой на некоторое критическое расстояние возможно появление новой макромолекулы со свойствами, унаследованными от родительских молекул (3). Макромолекулы имеют конечное время существования (4), предполагается некоторая критическая концентрация макромолекул, при превышении которой наблюдается разрушение этих объектов (5). Свободное перемещение макромолекул в пространстве возможно только в том случае, когда на пути не встречается оболочка, образование которой рассмотрено в предыдущем разделе (6). Оболочка строится из элементов, образовавшихся из макромолекул.

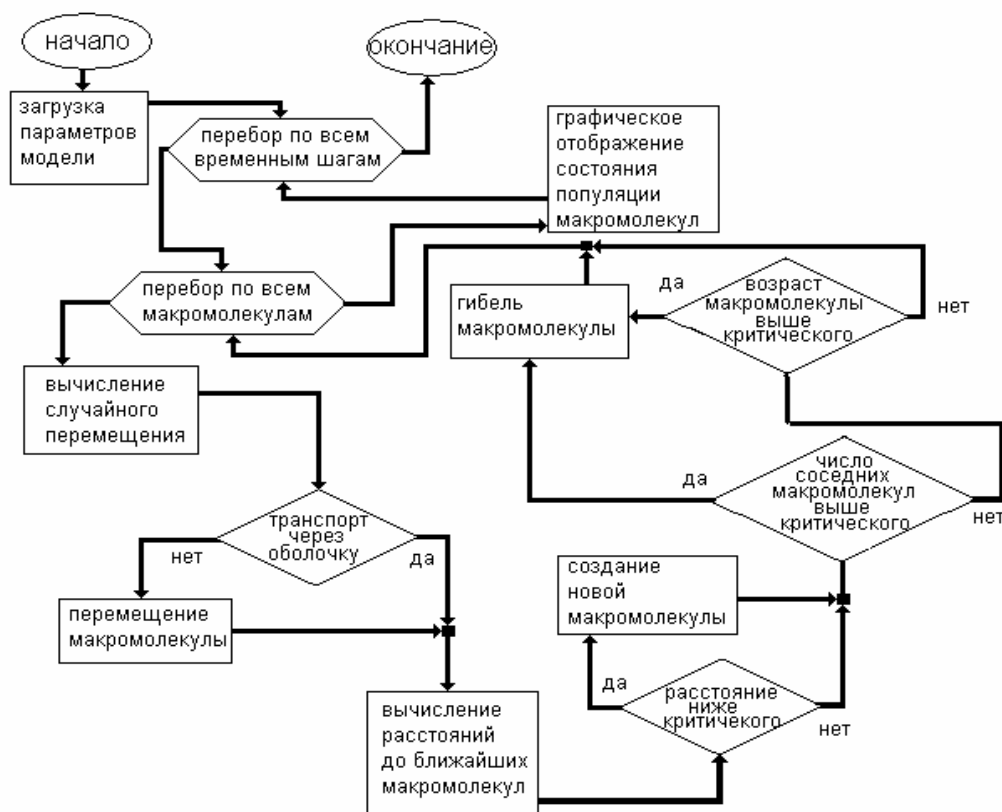


Рис. 2.6.2.1.2. Блок-схема моделирующего алгоритма размножения, гибели и перемещения макромолекул.

Прямоугольники — процедуры и подпрограммы, ромбы — условные операторы, удлиненные шестиугольники — операторы цикла, овалы — операторы входа и выхода

На рис. 2.6.2.1.2 представлена блок-схема моделирующего алгоритма. Модель, построенная на основании рассмотренных выше допущений, является типичной individual-based моделью, которая находит широкое применение в биологических (особенно экологических) исследованиях (DeAngelis, Gross, 1992). Предельное число макромолекул в модели диктовалось техническими параметрами использованного компьютера и составляло 100. Первые этапы исследования продуктивности этой модели были посвящены выяснению численных значений параметров, которые обеспечивают устойчивое существование популяции макромолекул, когда еще не сформирована оболочка. Характерно, что в этом случае распределение макромолекул в пространстве не является равномерным, а имеет явные сгущения и разрежения (рис. 2.6.2.1.3А).

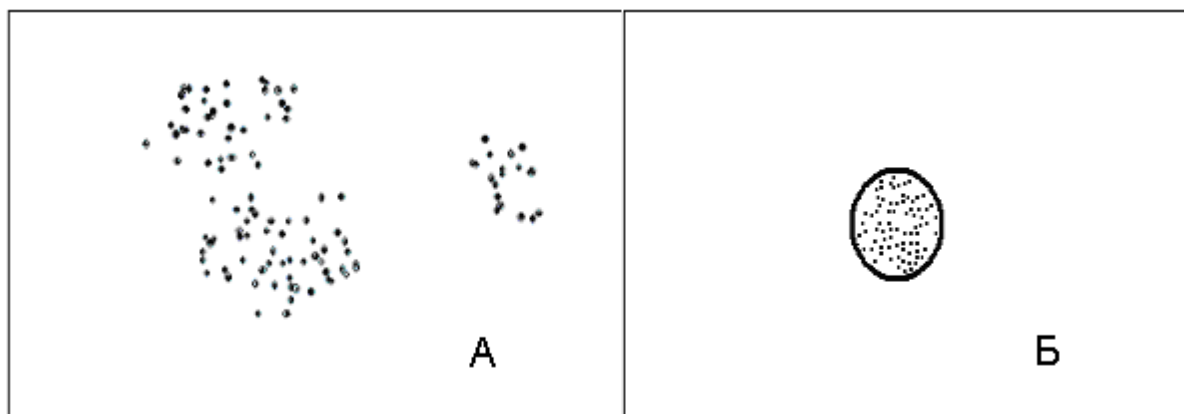


Рис. 2.6.2.1.3. Распределение макромолекул в пространстве:

А — при отсутствии оболочек, Б — при наличии оболочки

Возникновение в модельном пространстве оболочки в виде окружности, показало, что при определенных значениях параметров модели, популяция макромолекул внутри оболочки будет существовать неограниченно долго (рис. 2.6.2.1.3Б). При этих же параметрах, но в отсутствии оболочки, популяция макромолекул оказывается неустойчивой и может существовать только некоторое конечное время из любого начального состояния. Необходимо отметить, что существуют такие комбинации параметров модели, при которых устойчивое состояние популяции макромолекул невозможно ни в оболочке, ни вне нее. Другой крайний случай — это возможность устойчивого состояния популяций макромолекул, как вне, так и внутри оболочки. Таким образом, проведенные модельные эксперименты показали только возможность, но не необходимость, устойчивого состояния популяции макромолекул внутри оболочки.

Модель, рассмотренная выше, предусматривала беспрепятственное увеличение числа (размножение) макромолекул, на основе кода наследственной информации при оптимальных физико-химических условиях среды внутри клетки. Это могло быть образование молекул белков из аминокислот при участии РНК и ДНК (Спирин, 2000). Свободная проницаемость оболочки для неорганических катионов имеет принципиальное значение для ответа на вопрос о физико-химических условиях среды возникновения и развития первых форм жизни. Выше отмечалось, что по распространенной точке зрения жизнь возникла в океане (Гинесинский, 1963; Проссер, Браун, 1967; Шноль, 1979). Но эти представления встречают непреодолимые трудности при анализе соотношения внутриклеточных и внеклеточных катионов в связи с возможностью синтезе белка в клетках, необходимого для построения, в том числе и структур самой мембраны, ионных насосов в ней. По имеющимся данным в эволюции Земли менялась соленость океана, но доминирующим катионом в нем всегда были ионы натрия. Поскольку синтез белка при участии РНК требует определенных физико-химических условий, где ключевое значение имеет присутствие ионов магния и калиевая среда, в то время как ионы натрия препятствуют развитию реакции транспептидации, можно было рассматривать эти условия как обязательные для развития жизни на Земле в этой системе. Действительно, как это показано в модели выше размножение клеток происходит в том случае, когда в среде доминируют ионы калия, а концентрация ионов натрия не превышает некоторого критического уровня (рис. 2.6.2.1.4). Данные палеогеохимических исследований показывают, что в течение длительных периодов истории Земли, начиная с периода около 3 млрд. лет назад, в докембрийских отложениях, в глинистых породах калий доминировал по отношению к натрию (Наточин, Ахмедов, 2005). Эти данные позволяют предполагать, что в небольших водоемах ключевую роль играли катионы солей металлов, доминировавших в глинистых породах на которых располагались водоемы с первыми живыми существами.

Следующим этапом эволюции жизни стала адаптация протоклеток к иным условиям среды, где менялся доминирующий катион. Развитие Земли, извержение вулканов, попадание вулканического пепла в «калиевые» водоемы могло вызывать повышение концентрации ионов натрия, он становился доминантным катионом, свободно проникал внутрь через оболочку протоклеток. Это должно было затруднять синтез белка, требовало участия новых физиологиче-

ских механизмов для выживания и размножения протоклеток в водоемах с меняющимися физико-химическими условиями. Выжить в таких условиях могли лишь те клетки, у которых были изменены свойства оболочки — она превращалась в плазматическую мембрану. В последней формировались ионопроводящие элементы, способные селективно менять проникновение в клетку определенных ионов. Необходимо было удалять натрий из клетки и накапливать эквивалентные количества калия для сохранения осмотической солейности содержимого протоклеток. Для модельной имитации перехода протоклетки из «калиевой» среды в «натриевую», необходимо ввести в модель устройство для прохождения ионов через оболочку — ионные каналы, а также ионные насосы для активного, с затратой энергии, переноса ионов через оболочку. Рассмотрено 12 вариантов таких условий (рис. 2.6.2.1.4). Суть преобразований состояла в формировании системы сохранения и накопления ионов калия и удаления избытка ионов натрия. Это должно было обеспечить оптимальные условия внутриклеточной среды по отношению к меняющейся среде внешней.

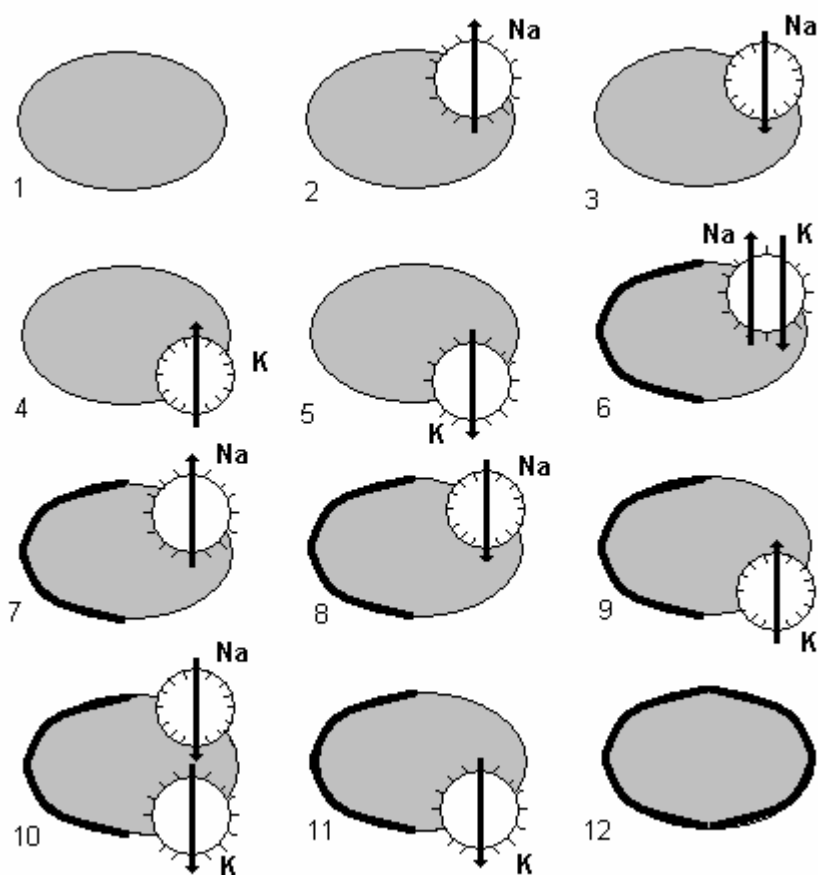


Рис. 2.6.2.1.4. Варианты систем транспорта ионов Na^+ и K^+ в оболочке протоклетки для ионов:

1 — оболочка проницаема для всех ионов, 2 — транспорт ионов Na^+ из клетки в среду, 3 — транспорт ионов Na^+ из среды в клетку, 4 — транспорт ионов K^+ из клетки в среду, 5 — транспорт ионов K^+ из среды в клетку, 6 — транспорт ионов Na^+ из клетки в среду и ионов K^+ из среды в клетку при непрозрачности для ионов остальной части оболочки, 7 — транспорт ионов Na^+ из клетки в среду при непрозрачности для ионов остальной части оболочки, 8 — транспорт ионов Na^+ из среды в клетку, 9 — транспорт ионов K^+ из клетки в среду при непрозрачности для ионов остальной части оболочки, 10 — транспорт ионов Na^+ из среды в клетку и ионов K^+ из клетки в среду при непрозрачности для ионов остальной части оболочки, 11 — транспорт ионов K^+ из среды в клетку при непрозрачности для ионов остальной части оболочки, 12 — полная непрозрачность для ионов всей оболочки

Структура модели выполнена, как и предыдущий вариант, в стиле individual-based, только элементами этой формы модели были не отдельные макромолекулы, а целые протоклетки, содержащие макромолекулы. Каждая протоклетка характеризовалась различными вариантами устройства транспорта ионов через оболочку. Предполагалось, что эта оболочка свободно проницаема для воды, ионов и аминокислот. Это позволяло синтезировать макромолекулы внутри клетки при подходящих физико-химических условиях. Начальным состоянием для всех протоклеток принималась свободная проницаемость для ионов Na и K всей оболочки (вариант 1 на рис. 2.6.2.1.4). Состояние каждой протоклетки кодировалось в макромолекулах, находящихся внутри оболочки. Предполагалось, что эти коды могут испытывать спонтанные, случайные изменения — мутации. На рис. 2.6.2.1.5. приведен граф этих мутаций, причем выбор направления мутации равновероятен для всех ребер графа, исходящих из каждой вершины, соответствующей состоянию протоклетки. Это свойство матрицы переходов не обеспечивает направленности мутационного процесса.

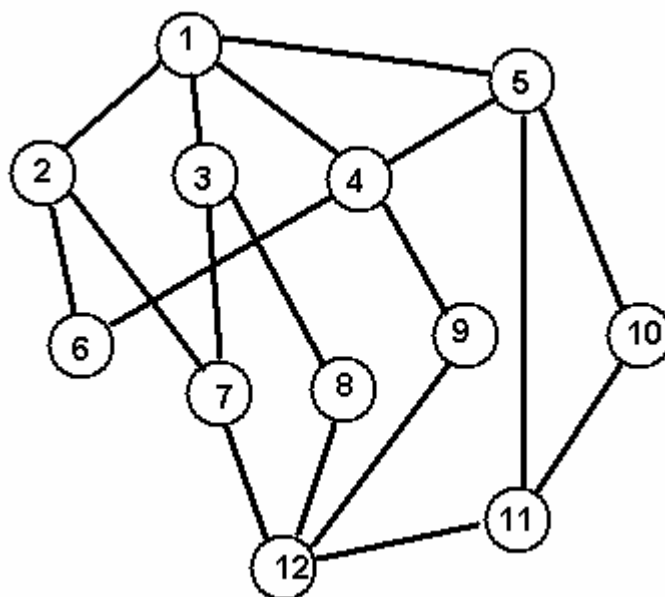


Рис. 2.6.2.1.5. Граф возможных мутационных переходов между состояниями протоклетки

В вершинах графа поставлены номера состояний, соответствующих обозначениям на рис. 2.6.2.1.4

Оценка выживаемости протоклеток производилась, исходя из соображения необходимости успешного синтеза белковых молекул, которое, согласно данным, приведенным в нашей ментальной модели, может происходить только при значительной концентрации ионов калия и магния, но при низкой концентрации ионов натрия. Иными словами, если протоклетка не может поддерживать внутри высокую концентрацию ионов калия и обеспечить низкую концентрацию ионов натрия, то она теряет способность к делению (размножению) и выживанию.

Компьютерные эксперименты проводились на популяции протоклеток, состоящей из 100 единиц. Увеличение числа клеток до 1000, хотя и было технически возможно, но никаких существенных изменений в результаты экспериментов не вносило. Начальные стадии экспериментов проводились в среде с доминированием ионов калия, но при концентрации ионов натрия ниже пороговых концентраций, ограничивающих синтез белковых молекул. При этом, как показано на рис. 2.6.2.1.6А, нежизнеспособными оказались только протоклетки в состояниях 8 и 10. В этих состояниях происходило накопление ионов натрия внутри протоклетки, что блокировало процесс размножения. Время перехода модели из начального состояния (все протоклетки в состоянии 1) к состоянию динамического равновесия, при котором распределение числа протоклеток по допустимым состояниям колеблется около некоторых средних значений, зависело от принятой частоты мутаций.

Когда менялись условия внешней среды, в «калиевые» водоемы поступали в избыточном количестве соли натрия, что сопровождалось сменой физико-химических условий обитания клеток. Введение в модель измененных параметров среды, где находились протоклетки, прежде всего по-

вышения концентрации ионов натрия, приводило к резкому изменению распределения клеток в зависимости от их свойств (рис. 2.6.2.1.6Б). Из популяции исчезают все протоклетки, кроме тех, которые находятся в состояниях 6, 7 и 12. Это как раз те варианты конструкции оболочек протоклеток, которые обеспечивают удаление ионов натрия из внутреннего объема под оболочкой или изоляцию (вариант 12) этого объема от внешней среды. Можно предположить, что на этом этапе эволюции живых систем произошел ароморфоз — преодолен важнейший морфо-функциональный рубеж и на смену оболочке формируется плазматическая мембрана клетки, обладающая свойствами катионной селективности, молекулярными устройствами типа ионных насосов.

Рассмотренный вариант модели перехода популяции протоклеток из калиевой в натриевую среду не учитывает энергетической стороны процесса удаления натрия и синтеза белка, что необходимо для существования клетки. Уточняя созданную модель, будем считать, что во внешней среде модели присутствуют нуклеотиды и аминокислоты, которые могут проникать внутрь через оболочку протоклетки при всех ее конструкциях за исключением варианта 12 — непроницаемых стенок. Это обеспечивает поставку исходных элементов для воспроизведения макромолекул, несущих наследственную информацию, и синтез белков для осуществления основных жизненных функций, включая транспорт ионов через оболочку. При этом учитывается, что одновременный перенос макромолекулой ионов натрия в одну сторону и перенос ионов калия в другую осуществляется молекулами транспортеров с разными свойствами (варианты 6 и 10). Энергетически более экономны, чем перенос только иона калия или только иона натрия, были ионообменные насосы, транспортирующие оба иона в противоположных направлениях. При уточненной таким образом функции выживания протоклеток в модели, при переходе из «калиевой» среды в «натриевую», сохраняются только клетки с конструкцией мембраны по варианту 6. Протоклетки с вариантом мембраны 7 (только удаление из внутреннего объема ионов натрия), хотя и могут существовать в натриевой среде, но оказываются не в состоянии выдержать конкуренцию с клетками варианта 6 и относительно быстро исчезают из популяции (рис. 2.6.2.1.6В).

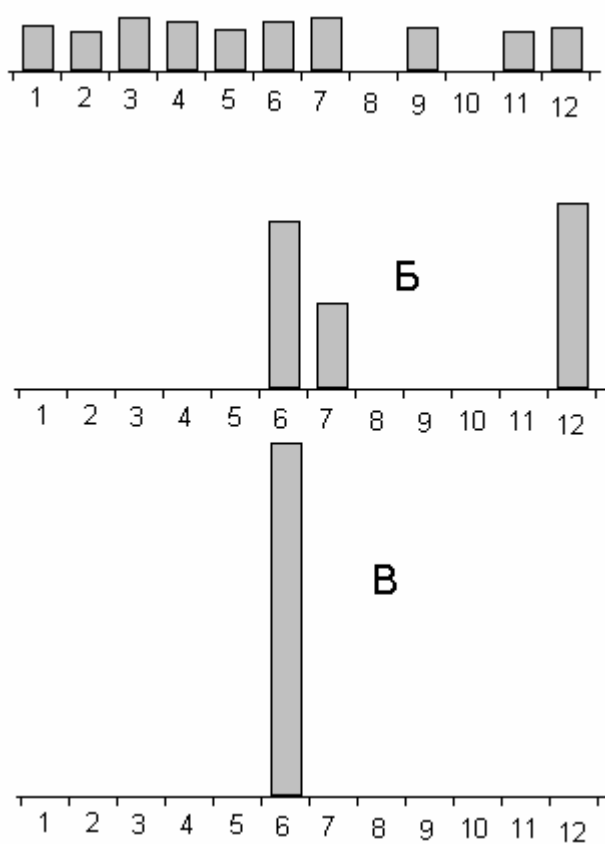


Рис. 2.6.2.1.6. Гистограммы распределения числа протоклеток в популяции:

А — «калиевая» среда, Б — «натриевая» среда (без учета энергетики), В — натриевая среда (с учетом энергетики). Цифры на оси абсцисс соответствуют состояниям, которые представлены на рис. 2.6.2.1.4

Данные измерения концентрации катионов в клетках представителей различных типов животных свидетельствуют о том, что в клетках доминирующим катионом по отношению к окружающей среде является калий. Имеются большие отличия абсолютных значений его содержания в клетке, но он преобладает по сравнению с другими катионами. Единственное известное исключение представляют безъядерные эритроциты овец. У овец некоторых линий на ранних стадиях развития эритроцитов в них, как и в других клетках, преобладают ионы K^+ , а затем доминирующим катионом становится ион Na^+ , (Evans et al., 1958). Концентрация Na^+ растет в этих клетках с 36.1 до 139 мМ, а K^+ падает с 121 до 17.3. Однако у подавляющего большинства животных внутриклеточные концентрации катионов относятся к одной из наиболее постоянных величин (Проссер, Браун, 1967). Однако это исключение из правила подтверждает само правило, поскольку в сформированных эритроцитах у человека, млекопитающих они становятся безъядерными, у них не происходит синтеза белка, имеющийся гемоглобин обеспечивает основную функцию эритроцитов, перенос кислорода, а характер доминантного внутриклеточного катиона в этом случае, по-видимому, не имеет существенного значения для выполнения этих физиологических функций. Высказанное предположение позволяет рассматривать ион натрия как стимул эволюции плазматической мембраны. Это образование необходимо клеткам для защиты своего содержимого от неблагоприятных для реализации потенциалов клеток факторов околоклеточной среды. В частности, преобладание ионов калия и магния по отношению к натрию обеспечивает условия синтеза белков в клетке. В безъядерных эритроцитах этот процесс уже не осуществляется, поэтому смена доминантного иона в процессе развития не только не противоречит, но подтверждает высказанное нами предположение.

Созданная имитационная модель является первым этапом нашей работы, следующие шаги включают моделирование возникновения многоклеточного организма, дифференцировку клеток, возникновения жидкостей внутренней среды. Это позволит сопоставить имеющиеся экспериментальные данные об ионном составе клеток и внеклеточной жидкости с саморазвитием этих компонентов в модели и их численными значениями.

2.6.2.2. Имитационное моделирование процесса образования многоклеточных животных

Создание имитационной модели клетки как самостоятельной особи диктовало необходимость следующего шага — моделирование возникновения простых многоклеточных организмов. Эпитет «простой» отнюдь не затрагивает высочайшей сложности организации и каждой клетки, и даже наиболее просто устроенного многоклеточного существа, будь то колониальный организм или двухслойные существа, подобные кишечно-полостным. Речь идет об этапе, предшествующем органогенезу, возникновению системы жидкостей внутренней среды. Задачей настоящего раздела явилась попытка имитационного моделирования возникновения многоклеточного двухслойного организма из способных к независимому существованию одноклеточных существ.

Модель одноклеточного животного, которая легла в основу дальнейших построений, выполнена на языке моделирования STELLA 8.0. (раздел 1.2.2) Блок-схема модели приведена на рис. 2.6.2.2.1.

Состояние клетки определяется генетической информацией, закодированной в геноме клетки, а также концентрацией белков (PROT), питательных веществ (ACELL), продуктов их распада (BCELL), концентрацией ионов натрия (NaCELL), калия (KCELL) и кислорода (OXYCELL) во внутриклеточном пространстве. Динамика клетки описывается системой дифференциальных уравнений, представляющих собой балансы отдельных компонент клетки и их взаимную связь. Приведем эту систему уравнений в нотации языка STELLA.

$$ACELL(t) = ACELL(t - dt) + (AFLOW - ENERGY - SYNTES) \times dt \quad (2.6.2.2.1)$$

$$AFLOW = kA \times AGR \quad (2.6.2.2.2)$$

$$AGR = AOUT - ACELL \quad (2.6.2.2.3)$$

$$ENERGY = kDES \times ACELL \times OXICELL \quad (2.6.2.2.4)$$

$$SYNTHESIS = kSYN \times ENERGY \times KS1 \times NaS1 \times ACELL \quad (2.6.2.2.5)$$

$$BCELL(t) = BCELL(t - dt) + (ENERGY - DFLOW) \times dt \quad (2.6.2.2.6)$$

$$ENERGY = kDES \times ACELL \times OXICELL \quad (2.6.2.2.7)$$

$$DFLOW = kB \times BGR \quad (2.6.2.2.8)$$

BGR = BCELL -BOUT	(2.6.2.2.9)
KCELL(t) = KCELL(t — dt) + (KFLOWIN — KFLOW) × dt	(2.6.2.2.10)
KFLOWIN = IF KOUT > 0 THEN kNaK×NaFLOWOUT ELSE 0	(2.6.2.2.11)
KFLOW = kK×KGR	(2.6.2.2.12)
KGR = KCELL-KOUT	(2.6.2.2.13)
NaCELL(t) = NaCELL(t — dt) + (NaFLOWIN — NaFLOWOUT) × dt	(2.6.2.2.14)
NaFLOWIN = kNa×NaGR	(2.6.2.2.15)
NaGR = NaOUT — NaCELL	(2.6.2.2.16)
NaFLOWOUT = NaCELL×ENERGY	(2.6.2.2.17)
OXICELL(t) = OXICELL(t — dt) + (OXIFLOWIN — OXICONS) × dt	(2.6.2.2.18)
OXIFLOWIN = kOXI×OXIGR	(2.6.2.2.19)
OXICONS = kOXISYN×OXICELL×(SYNTES+0.1)	(2.6.2.2.20)
PROT(t) = PROT(t — dt) + (SYNTES — DIV) × dt	(2.6.2.2.21)
DIV = if PROT < PROTCRYT then 0 else 1×PROT	(2.6.2.2.22)
KS = KCELL/KCRYT	(2.6.2.2.23)
NaS = NaCELL/NaCRYT	(2.6.2.2.24)
OXIGR = OXIOUT-OXICELL	(2.6.2.2.25)
KS1 = GRAPH(KS)	(2.6.2.2.26)
NaS1 = GRAPH(NaS)	(2.6.2.2.27)

Изменения концентрации питательных веществ в клетке (2.6.2.2.1) определялись балансом между поступлением этих веществ через клеточную мембрану посредством диффузии (2.6.2.2.2) и расходом на образование АТФ (2.6.2.2.4), а также синтез белков (2.6.2.2.22). Полагалось, что диффузия через клеточную мембрану определяется только градиентом и коэффициентом диффузии. Осмотическая составляющая переноса во внимание не принималась, т.к. внутриклеточная жидкость полагалась изотонической по отношению к окружающей среде. Расход на образование энергоносителей был зависим от концентрации диффундирующего в клетку кислорода (2.6.2.2.4) как окислителя.

Синтез белков (2.6.2.2.5) помимо ограничений по наличию исходных веществ и энергии, определяется еще и концентрациями ионов Na и K внутри клетки (коэффициенты KS1 и NaS1). Устанавливается некоторая критическая концентрация ионов натрия (NaCRYT), превышение которой ведет к невозможности синтеза белков. Это положение было основано на данных, что синтез белка возможен в среде, где доминируют ионы Mg^{2+} и K^{+} . Аналогично вводится критическая концентрация ионов калия (KCRYT), ниже которой синтез белков прекращается (2.6.2.2.22), (2.6.2.2.23). Пробная эксплуатация модели показала, что применение резких пороговых функций для зависимости интенсивности синтеза белка от концентрации ионов Na и K, ведет к существенным автоколебаниям в динамике клетки, поэтому пороговые функции были аппроксимированы сигмоидальными кривыми (2.6.2.2.26), (2.6.2.2.27), заданных графически.

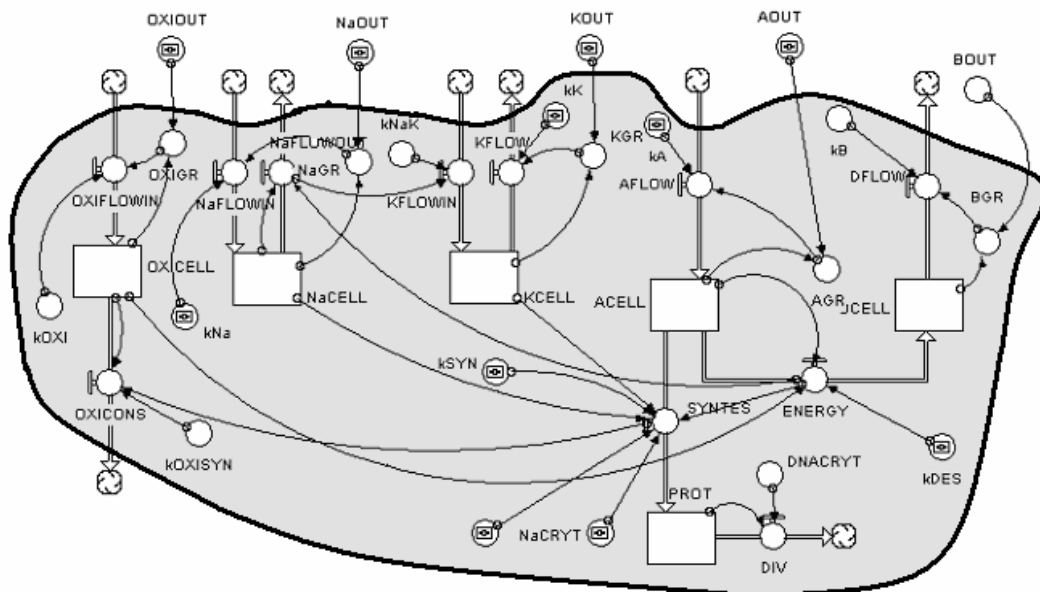


Рис. 2.6.2.2.1. Блок-схема модели клетки:

OXYOUT — концентрация кислорода в окружающей среде, NaOUT — концентрация ионов натрия в окружающей среде, KOUT — концентрация ионов калия в окружающей среде, AOUT — концентрация органических веществ пищи в окружающей среде, BOUT — концентрация конечных продуктов обмена веществ живых существ в окружающей среде, OXYCELL — концентрация кислорода в клетке, NaCELL — концентрация ионов натрия в клетке, KCELL — концентрация ионов калия в клетке, ACELL — концентрация органических веществ пищи в клетке, BCELL — концентрация конечных продуктов обмена веществ в клетке, PROT — концентрация белков в клетке, OXIFLOWIN — поток кислорода в клетку, NaFLOWIN — поток ионов натрия в клетку, NaFLOWOUT — поток ионов натрия из клетки, KFLOWIN — поток ионов калия в клетку, KFLOWOUT — поток ионов калия из клетки, AFLOW — поток органических питательных веществ в клетку, BFLOW — выделение продуктов метаболизма из клетки, ENERGY — энергия, высвобождаемая при окислении питательных веществ, OXYCONS — количество кислорода, потребляемое в процессе окисления питательных веществ, SYNTESIS — интенсивность синтеза белков в клетке, kOXI, kNa, kK, kA, kB — коэффициенты проницаемости клеточной мембраны для кислорода, ионов натрия и калия, органических питательных веществ и продуктов их распада, kNaK — пропорциональность обмена ионов натрия на ионы калия в натриевом насосе, OXIGR, NaGR, KGR, AGR, BGR — градиенты концентраций кислорода, ионов натрия и калия, органических питательных веществ и продуктов их распада, NaCRYT — концентрация ионов натрия в клетке, при превышении которой прекращается синтез белков, KCRYT — концентрация ионов калия в клетке, ниже которой синтез белков становится невозможным, kSYN — коэффициент уровня синтеза белка, kDES — коэффициент скорости утилизации органических веществ пищи, PROTCRYT — критическая концентрация белков в клетке, превышение которой ведет к образованию новой клетки посредством деления, DIV — расход белков на образование новой клетки

Предполагалось, что накопление запасов белка в клетке выше определенного предела (PROTCRYT) ведет к делению и образованию новой клетки с тем же геномом, что у исходной (2.6.2.2.22).

Модель клетки была исследована на чувствительность по отношению к интенсивности синтеза белка в клетке (SYNTESIS) со стороны внешних условий и коэффициентов, описывающих ее устройство (Таблица 2.6.2.2.1.).

$$K(x) = ((SYNTESIS - SYNTESIS0) / SYNTESIS0) / ((x - x0) / x0) \quad (2.6.2.2.28)$$

SYNTESIS0 и x0 — значения синтеза белка и фактора в невозмущенном состоянии, SYNTESIS и x — то же при наличии возмущения.

Как следует из данных таблицы 2.6.2.2.1, наибольшее положительное воздействие на интенсивность синтеза белка в клетке оказывает увеличение концентрации органических веществ пищи и проницаемости клеточной мембраны для питательных веществ, а наиболее сильное отрицательное — увеличение концентрации ионов Na в окружающей среде. Влияние

концентрации кислорода в среде и мембранная проницаемость для кислорода на синтез белка существенно ниже, чем влияние концентрации ионов Na и содержания питательных веществ.

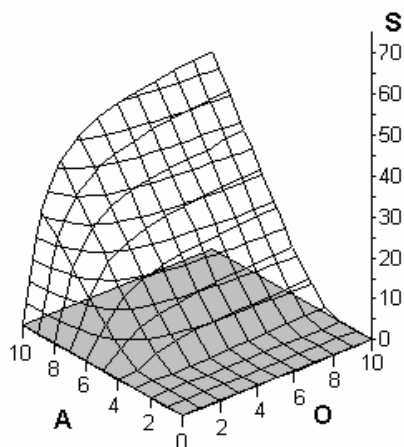


Рис. 2.6.2.2.2. Зависимость интенсивности образования органического вещества в клетке (S) от концентрации кислорода (O) и содержания питательных веществ (A) во внешней среде

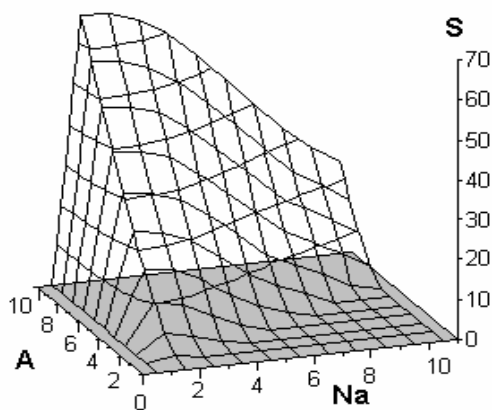


Рис. 2.6.2.2.3. Зависимость интенсивности образования органических соединений в клетке (S) от концентрации ионов натрия (Na) и питательных веществ (A) во внешней среде

Данные таблицы 2.6.2.2.1 относятся только к одной точке равновесного функционирования клетки. Сочетанные воздействия изменения концентрации ионов Na, питательных веществ и кислорода во всем диапазоне исследованных значений представлены на рис. 2.6.2.2.2 и 2.6.2.2.3. Рисунки дают представление об областях таких внешних условий, при которых клетка не может существовать (нулевые значения синтеза белка). Поскольку в модели не предусмотрены внутренние ограничения максимальных значений величины синтеза белка, то этот максимум располагается на границе исследованной области.

Предполагается свободная проницаемость мембран для ионов и тем самым на этом этапе моделирования обеспечивается равенство их концентраций внутри и вне клетки.

Разработанная модель клетки послужила основой для дальнейших моделей образования и эволюции многоклеточных организмов.

Компьютерная программа имитации образования многоклеточных организмов была создана исходя из предположения, что каждая клетка может взаимодействовать не более чем с шестью соседними клетками, расположенными на плоскости. При делении клетки дочерняя клетка могла занимать любую из шести соседних позиций при условии, что это место не занято одной из уже существующих клеток. Выбор места присоединения дочерней клетки происходил случайным образом, причем все возможные варианты считались равновероятными. Естественным ограничением на создание клеточных структур было принятие невозможным существование клетки со всех шести сторон окруженной другими клетками. Это ограничение обусловлено гибелью клетки при отсутствии пути для поступления через клеточную мембрану кислорода и питательных веществ.

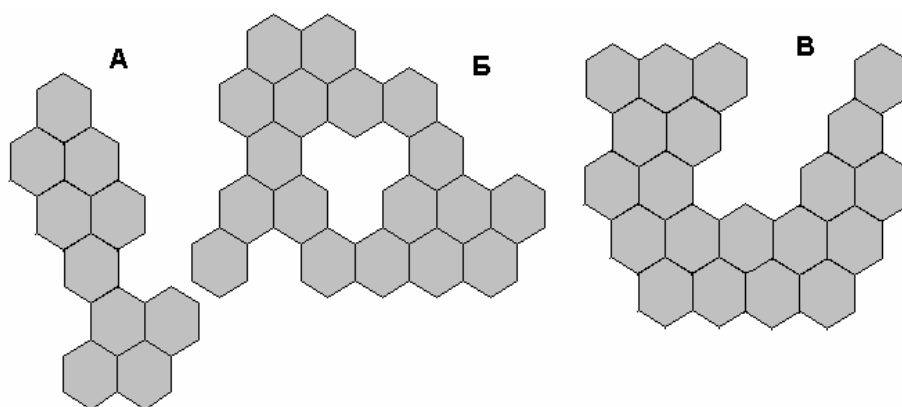


Рис. 2.6.2.2.4. Примеры многоклеточных структур, полученных в результате компьютерных экспериментов

На рис. 2.6.2.2.4. представлены некоторые клеточные структуры, полученные при исследовании функционирования созданной модели. Заметим, что преобладают замкнутые (рис. 2.6.2.2.4Б) и незамкнутые (рис. 2.6.2.2.4А, В) конфигурации толщиной не более двух клеток.

Специализация клеток в организме многоклеточного животного. Следующим этапом модельного исследования было воспроизведение процесса дифференциации клеток на предельно упрощенном примере многоклеточного животного. В качестве исходного был выбран организм, состоящий из 16 одинаковых клеток, расположенных в виде открытого с одного конца двухслойного мешка (рис. 2.6.2.2.5). Модельным прототипом такого животного служила конфигурация клеточного сообщества, описанная выше (рис. 2.6.2.2.4В), а биологическим прототипом гидра.

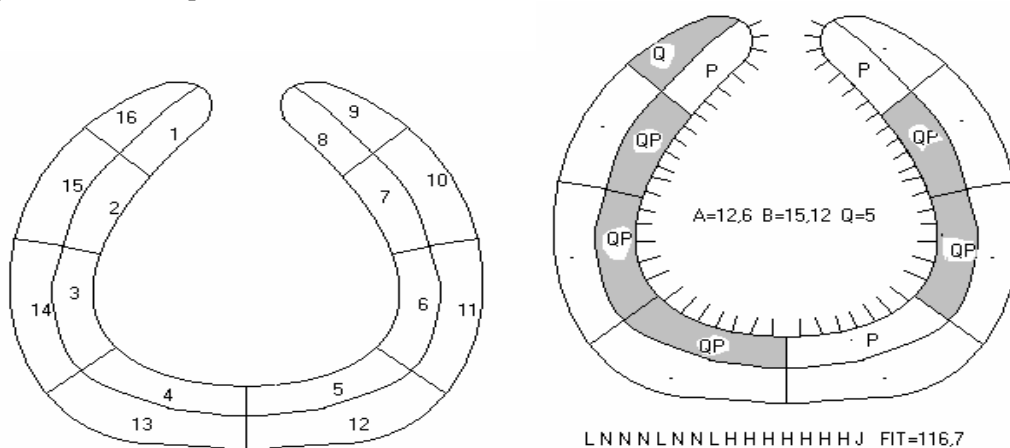


Рис. 2.6.2.2.5. Схема расположения клеток развивающегося организма

Поскольку поставленная задача связана с имитацией эволюционного процесса, требующего значительных размеров популяций и длительных временных интервалов, то пришлось отказаться от наглядного языка STELLA, который плохо приспособлен к решению задач высокой размерности. Целесообразно перейти на более быстрый и универсальный язык программирования (Visual Basic) с сохранением принципиальных основ конструкции модели клетки, которые были рассмотрены выше.



Рис. 2.6.2.2.6. Блок-схема программы имитации дифференциации клеток в процессе эволюции многоклеточного животного

Блок-схема моделирующего алгоритма приведена на рис. 2.6.2.2.6. Рассматривалась популяция животных с численностью N особей, где N могло достигать 100, но большинство компьютерных экспериментов проведено с популяцией численностью в 10 особей. Фенотип эволюционирующего организма кодировался геномом, который представлял собой строку, составленную из нулей и единиц. При этом нулевому значению приписывалось отсутствие у данной клетки фенотипа соответствующего признака, а единице — его присутствие. Например, в начальном состоянии все клетки обладали натриевым насосом и возможностью питания легкоусвояемыми питательными веществами, но у всех клеток отсутствовали признаки ресничного аппарата и способности к секреции пищеварительных ферментов. Для удобства строка генома преобразовывалась в ряд чисел, которые записывались в виде буквенных символов в коде ASCII, как это показано на рис. 2.6.2.2.4.

Геномы особей были подвержены случайным мутациям, что означало замену 0 на 1 или наоборот 1 на 0 в любом локусе. Интенсивность мутационного процесса регулировалась параметром pmut . Предполагается, что во внешней среде могут находиться два типа питательных веществ — легкоусвояемые (А) и трудно усвояемые (В). Механизм питания клетки веществом А уже рассмотрен в разделе 2, он состоит только в проникновении через мембрану вещества В и его непосредственную утилизацию. Жизнедеятельность клеток приводит к постепенной утилизации органического вещества и его концентрация уменьшается. Вещество В может быть трансформировано в вещество А только при наличии ферментов, участвующих в расщеплении органических веществ пищи. Этот фермент может выделять любая клетка организма при наличии соответствующего изменения (Q) ее генома в результате мутации и, естественно, при некоторой затрате энергии.

В начальном состоянии питание всех клеток происходит только за счет вещества А и ни одна клетка не обладает способностью к секреции во внешнюю среду пищеварительного фермента. Концентрация веществ в полости организма и внешней среде полагается одина-

ковой. Очевидно, что изменить это положение в сторону увеличения концентрации вещества возможно только при наличии у клеток ресничного аппарата (Р), который способствует циркуляции воды между полостью в организме и внешней средой. Первоначально все клетки организма такого аппарата не имеют и могут приобрести его только в результате мутаций генома.

В процессе функционирования модели для каждой клетки организма рассматривается энергетический баланс, как это было представлено в разделе 2.6.2.2, но в несколько упрощенном виде исключительно для сокращения времени компьютерного эксперимента. Если баланс оказывался отрицательным, т.е. клетка тратила энергии больше, чем получала, то организм погибал. Критерием жизнеспособности организма принималась сумма положительных энергетических балансов всех его клеток, и, в конечном счете, способность организма к размножению.

«Естественный отбор» в модельном опыте происходил на основе критерия жизнеспособности (fitness) для всех организмов данной популяции. Особи, которые имели минимальные значения этого критерия, погибали, и их место в популяции занимали копии особей с высокими значениями критерия жизнеспособности. Доля погибающих наименее приспособленных особей от общей численности популяции определялась как интенсивность отбора (k_{sel}). Эта величина подбиралась в процессе исследования модели.

Исследование модели заключалось в том, что во внешнюю среду добавлялось вещество В, которое не могло проходить через клеточную мембрану. Только появление у клеток ресничного аппарата и способности секретировать пищеварительный фермент могло обеспечить пищеварение во внутренней полости организма. Коэффициенты модели были подобраны так, что внешнее пищеварение давало существенное энергетическое преимущество организму по сравнению со случаем, когда использовалось только внутриклеточное пищеварение.

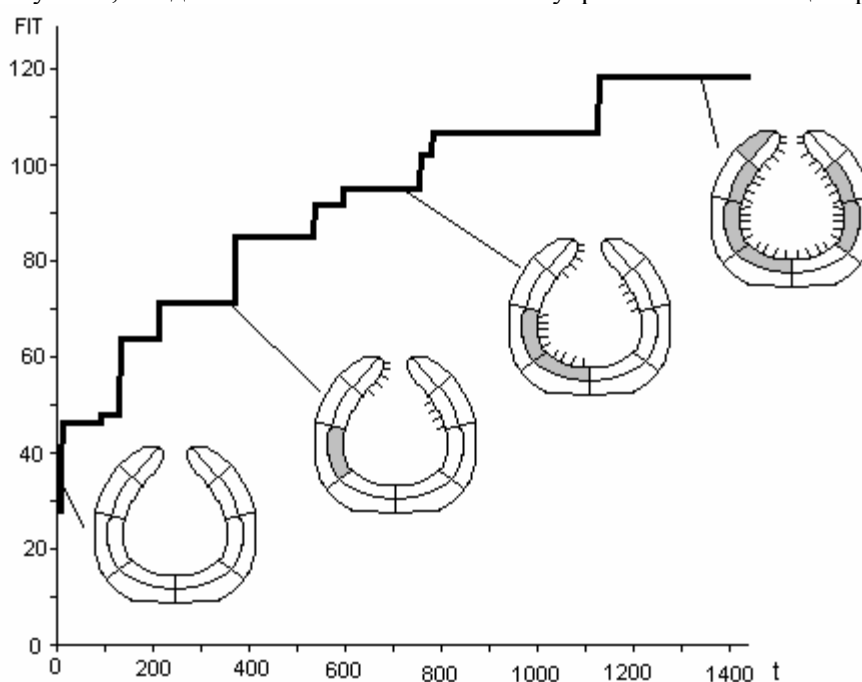


Рис. 2.6.2.2.7. Изменение критерия жизнеспособности (FIT) в ходе компьютерного эксперимента при добавлении во внешнюю среду трудно перевариваемых питательных веществ. Серым цветом отмечены клетки, способные вырабатывать пищеварительный фермент

На рис. 2.6.2.2.7 представлено изменение во времени фенотипов эволюционирующих организмов и рост приспособленности особей при высокой интенсивности мутаций. Несмотря на равную вероятность мутаций во всех клетках организма, наличие ресничного аппарата и способность секретировать пищеварительный фермент закрепилось большинстве случаев у клеток, расположенных во внутреннем слое (энтодерма). Единственное исключение — это

клетка 16 (рис. 2.6.2.2.4), функция которой, связанная с секрецией пищеварительных ферментов во внешнюю среду никакой адаптивной пользы в данной ситуации не приносит. Конечно, это редкий случай, который встретился только в одной из рассмотренных реализаций эволюционного процесса, но он заслуживает внимания, как иллюстрация того факта, что даже в очень простой системе в процессе эволюции могут появиться признаки, не имеющие адаптивной ценности в данных условиях. Однако эта модификация может оказаться полезной и дать новую ветвь живых существ, обитающих на поверхности с твердым кормом. При наличии пищевых веществ на поверхности, выделение фермента в нижней части тела, и постепенное перемещение по этой поверхности дает возможность гидролиза органических веществ пищи и последующее всасывание образующихся мономеров. Такие примеры имеются в эволюции живых систем.

Остановимся на одном из них. В конце XIX века были описаны два вида морских организмов, как потом было показано, что они оказались представителями нового типа пластинчатых животных (Placozoa) — *Trichoplax adhaerens* и *T. reptans* (Догель, 1991). Только в 1971 г. было установлено, что трихоплекс представляет собой взрослый самостоятельный организм. Форма этого животного напоминает пластинку размером несколько миллиметров. Это один из наиболее просто устроенных многоклеточных организмов (Серавин, Гудков, 2005). Он обладает оригинальной организацией процесса пищеварения. Животное скользит по пищевому субстрату, покрывает его своим телом, прижимаясь своей вентральной поверхностью и его клетки, по-видимому, выделяют в это место пищеварительные ферменты (Догель, 1991; Уголев, 1985). Происходит расщепление полимеров органических веществ и всасывание пригодных компонентов пищи клетками эпителия вентральной поверхности тела трихоплекса, не исключено участие в этом процессе фагоцитоза (Серавин, Гудков, 2005). Рассмотренная выше реальная ситуация, возможно, позволяет наметить этапы дальнейшей эволюции гипотетического существа, возникшего в процессе имитационного моделирования, следствие мутации — дальнейшее развитие клеток Q на рис. 2.6.2.2.4 при их размножении и смещении на вентральную поверхность. Эта мутация приобрела адаптивное преимущество при увеличении числа таких клеток на вентральной поверхности благодаря перемещению животного по грунту и использованию находившихся на нем остатков органических веществ растений или животных.

2.6.2.3. Моделирование начальных этапов эволюции пищеварительной и выделительной систем у многоклеточных животных

Появление клетки ознаменовало новый мир, было апоморфозом, исключительным событием в живой природе. Объединение отдельных независимых клеток в целостный многоклеточный организм создавало качественно новые условия для живых существ. Возникла необходимость перераспределения функций, дифференцировки внутри организма и появления органов с определенными функциями, появление транспортной системы для перемещения внутри организма пищевых веществ, кислорода, конечных продуктов обмена. Возникла необходимость в системе регуляции отдельными клетками, органами для обеспечения поведения организма как целого, императивом стало появление жидкостей внутренней среды, которые стали истинной средой для клеток организма, и она была отграничена от внешней среды. Таков предельно краткий перечень задач, которые возникли на пути эволюции при переходе от одноклеточных к многоклеточным организмам. Задачей настоящей статьи явилось имитационное моделирование многоклеточного животного, решение задач, касающихся.

Настоящая работа представляет собой развитие идей, изложенных в работе Ю. В. Наточина (2006) и детализированных в других исследованиях (Меншуткин, Наточин, 2007). Методологической основой данного модельного исследования является представление о целостности эволюционирующего организма. Эволюцию системы выделения нельзя рассматривать в отрыве от эволюции других систем, в том числе, пищеварения, дыхания и кровообращения.

Авторы руководствовались принципом максимального упрощения модели с сохранением только самых существенных черт моделируемых систем. «Исследователь имеет или простую модель, или не имеет никакой модели» (Козн, 1978).

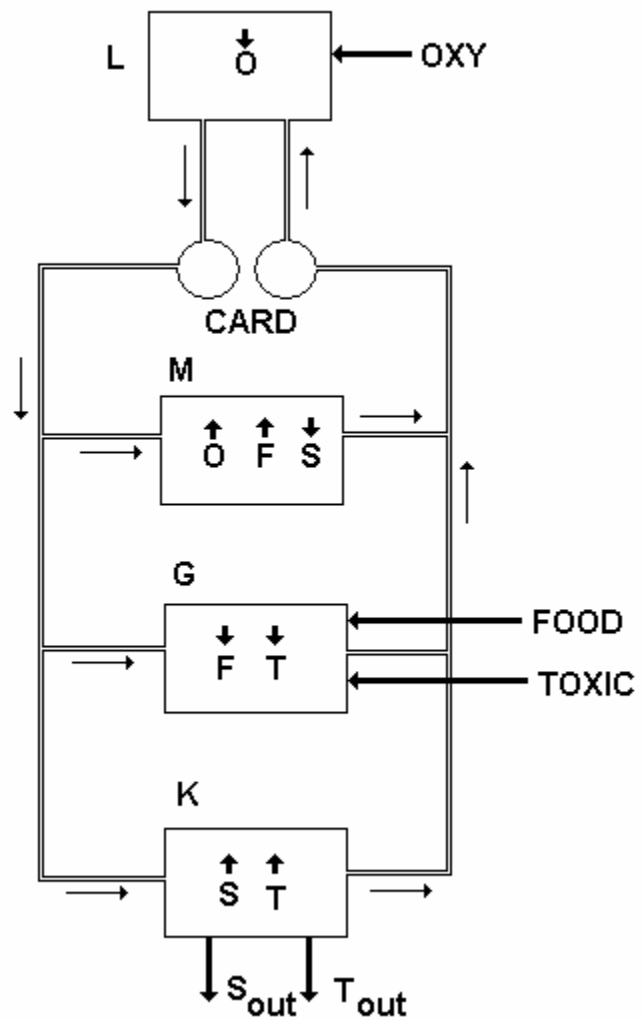


Рис. 2.6.2.3.1. Общая схема модели:

L — легкие, CARD — сердце, K — почка, G — пищеварительная система, M — двигательная и другие системы, потребляющие кислород (O) и питательные вещества (F) и выделяющие конечные продукты метаболизма (S), OXY — поступление кислорода в легкие, FOOD — поступление пищи в кишечник, TOXIC — поступление токсических веществ (T) в кишечник, S_{out} — выделение шлаков, T_{out} — выведение токсических веществ

В основу модели положена схема системы кровообращения. В данной модели существенную роль играет ответвление потока крови к органам выделения (K на рис. 2.6.2.3.1) и к пищеварительному аппарату. Предполагается, что в систему кровообращения и кровь поступают питательные вещества (F), шлаки (S), кислород (O) и токсические вещества (T). Кислород поступает в кровь в малом круге кровообращения и расходуется во время прохождения крови по большому кругу при окислении питательных веществ для выработки энергии. Затраты энергии на кровообращение полагаются пропорциональными кровотоку (CARD) и некоторому постоянному коэффициенту (kECARD).

В процессе окисления питательных веществ (F) образуются продукты распада или шлаки (S), которые поступают в кровь. Почки удаляют шлаки из крови в мочу. Интенсивность этого процесса описывается коэффициентом kKOUT, а энергетические затраты полагаются пропорциональными количеству перемещенных шлаков, умноженных на коэффициент kEK.

В модели предусмотрена возможность попадания чужеродных токсических веществ (T) в кровь через кишечник (TOXIC). Наличие в крови этих веществ, как и наличие конечных растворенных продуктов обмена веществ замедляет процессы переваривания пищи, а при высоких концентрациях может вовсе остановить эти процессы (функции TS и FR). Почка обладает способностью выведения чужеродных токсических веществ и кетоболитов из крови (коэффициент kKT), что связано с дополнительным расходом энергии (коэффициент kEKT).

На каждом временном шаге работы модели определяются суммарные затраты энергии на работу систем кровообращения, пищеварения и выделения, а так же иные потребности организма (ENERGY). Разность между энергетическим эквивалентом потребленной пищи и энергетическими

затратами (В) принимается в качестве критерия жизнеспособности всего организма. Если этот критерий отрицателен, то организм вообще не может существовать.

Модель реализована при помощи языка STELLA 8.0, общая блок-схема и частичная ее детализация приведена на рис. 2.6.2.3.2. Блок STATISTICA служил для статистической обработки результатов компьютерных экспериментов. Во всех случаях исследовались только равновесные, устойчивые состояния системы, а переходные процессы из начального состояния во внимание не принимались.

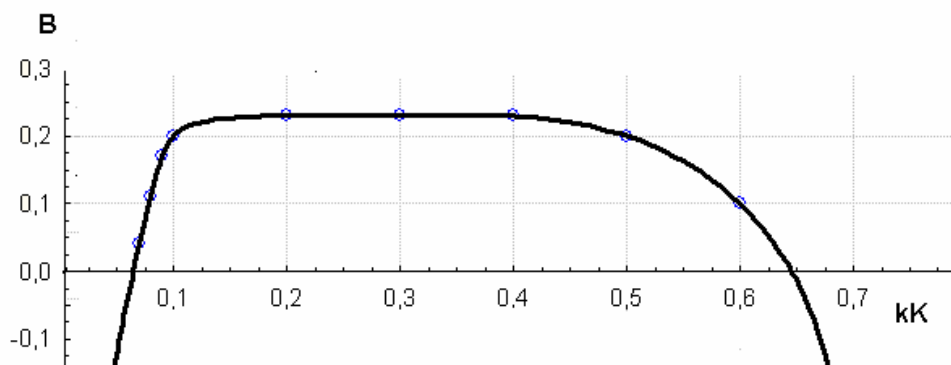


Рис. 2.6.2.3.3. Зависимость энергетического баланса организма (В) от доли кровотока, направляемого в почку (кК)

Первоначальное исследование модели проводилось согласно стандартному приему изменения одного фактора при постоянстве всех прочих. Для устойчивой жизнедеятельности организма требуется некоторый минимальный проток крови через почку (рис. 2.6.2.3.3). При превышении этого порога эффективность всей системы резко возрастает, затем достигает насыщения. При очень высоких скоростях протекания крови через почку организм теряет свою жизнеспособность из-за высоких энергетических затрат.

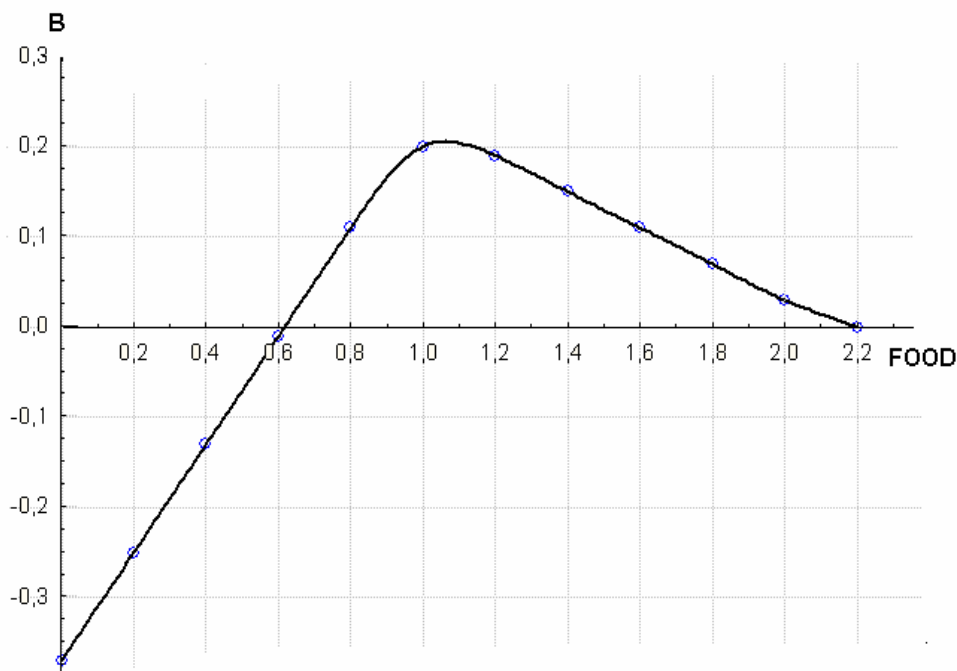


Рис. 2.6.2.3.4. Зависимость энергетического баланса организма (В) от количества потребляемой пищи (FOOD)

Увеличение количества потребляемой организмом пищи (рис. 2.6.2.3.4) ведет к росту его эффективности только до некоторого предела. Выше этого предела эффективность падает из-за недостатка кислорода на окисление органических веществ, поступивших с пищей. Аналогично система реагирует и на одностороннее развитие системы дыхания и транспорта кислорода. Без согласованного изменения в системе пищеварения такие изменения не ведут к росту эффективности, а наоборот снижают ее.

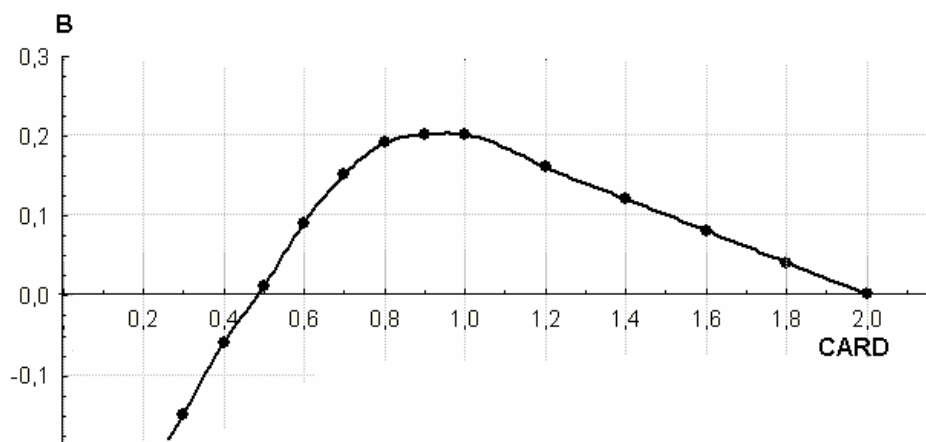


Рис. 2.6.2.3.5. Зависимость энергетического баланса организма (В) от интенсивности кровотока (CARD)

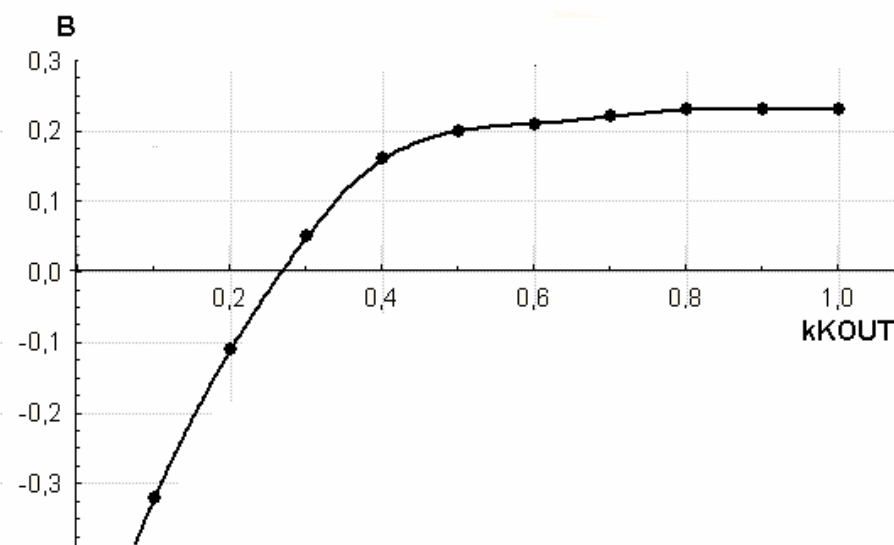


Рис. 2.6.2.3.6. Зависимость энергетического баланса организма (В) от интенсивности выведения шлаков почкой из крови (kKOUT)

Интенсивность кровотока (CARD) также имеет некоторый оптимум при неизменности всех остальных параметров (рис. 2.6.2.3.5). Более того, при очень малых и очень больших скоростях кровотока по сосудистой системе, организм оказывался нежизнеспособным. В первом случае это связано с недостатком транспорта питательных веществ и накоплением шлаков, а во втором — с излишне большими энергетическими тратами.

В отличие от предыдущих параметров, интенсивность выведения шлаков почкой (рис. 2.6.2.3.6) резко очерченного максимума не имеет и плавно выходит на плато. Это соответствует представлению о том, что чем лучше почка выводит конечные продукты обмена и токсические вещества из крови, тем лучше для эффективности работы всего организма, дело только за физиологической реализацией этого свойства.

Дальнейшее исследование модели заключалось в том, что изменению подвергались все ее параметры одновременно. При этом подбирали такое состояние модели организма, при котором критерий эффективности был бы максимальным. По существу, имитировался процесс прогрессивной эволюции с модусом интенсификации функций (Северцов, 1939). Выяснилось, что одновременным изменением параметров можно достичь гораздо большего увеличения эффективности, чем при изменении каждого из параметров по одному (таблица 2.6.2.3.1).

Таблица 2.6.2.3.1

Величины, характеризующие состояние модели в базовом и оптимальном варианте, а также коэффициенты чувствительности по отношению к изменению энергетического баланса организма

Физиологический параметр	Обозначение	Значение в базовом варианте	Значение в оптимальном варианте	Коэффициент чувствительности в базовом варианте	Коэффициент чувствительности в оптимальном варианте
Доля кровотока, направляемого в почку	KK	0.10	0.16	+1.36	+0.14
Количество потребляемой пищи	FOOD	1.0	2.0	-0.91	+0.46
Кислород, поступающий в кровь	OXY	1.0	2.0	-0.91	+0.46
Минутный объем крови	CARD	1.0	2.0	-0.82	-0.24
Доля шлаков, выводимых почкой из крови	KKOUT	0.5	0.79	0.0	0.0
Кислород, необходимый для окисления единицы питательных веществ	KOXS	1.0	0.2	-1.52	-0.27
Энергетический баланс организма	B	0.22	0.90		

По сравнению с исходным (базовым) состоянием организма для достижения оптимального уровня потребовалось существенно увеличить потребление пищи и интенсивность дыхания, повысить степень выведения шлаков и кровотоков почки. Снижение количества кислорода, необходимого для окисления единицы питательных веществ, это, скорее, фактор химический, а не физиологический и существенно изменить его в процессе эволюции вряд ли возможно. Путь в смене типа питательных веществ либо переходе от гликолиза к аэробному метаболизму.

В процессе оптимизации определялись коэффициенты чувствительности модели к изменению параметров. Под коэффициентом чувствительности понимается отношение относительного изменения выходной величины (в данном случае эффективности) к относительному изменению возмущающего параметра.

$$K(B, x) = ((B_0 - B_1)/B_0)/(x_0 - x_1)/x_0,$$

где B_0 и x_0 — невозмущенные значения входной и выходной величины, B_1 и x_1 — возмущенные значения входной и выходной величины.

Характерно, что при оптимальном состоянии организма коэффициенты чувствительности меньше по значению, чем в базовом. Теоретически они вообще должны быть равны нулю в случае достижения глобального максимума. Для питания и дыхания коэффициенты чувствительности меняют свой знак, что свидетельствует о достаточно сложной форме адаптационного рельефа.

В заключение рассмотрим свойство помехоустойчивости исследуемой системы. Для этого вход модели (например, количество поступающего в организм пищи) представим в виде стационарной случайной функции времени с нормальным распределением. В языке STELLA есть для этого специальная встроенная функция NORMAL. На рис. 2.6.2.3.7 показано изменение во времени концентрации шлаков в крови (S) при случайных колебаниях поступления пищи (FOOD) в зависимости от времени в одном и том же масштабе. Колебания в составе крови существенно ниже и не синхронизированы с колебаниями внешних воздействий. Таким образом, созданная модель отражает существенное свойство реальных организмов — гомеостаз.

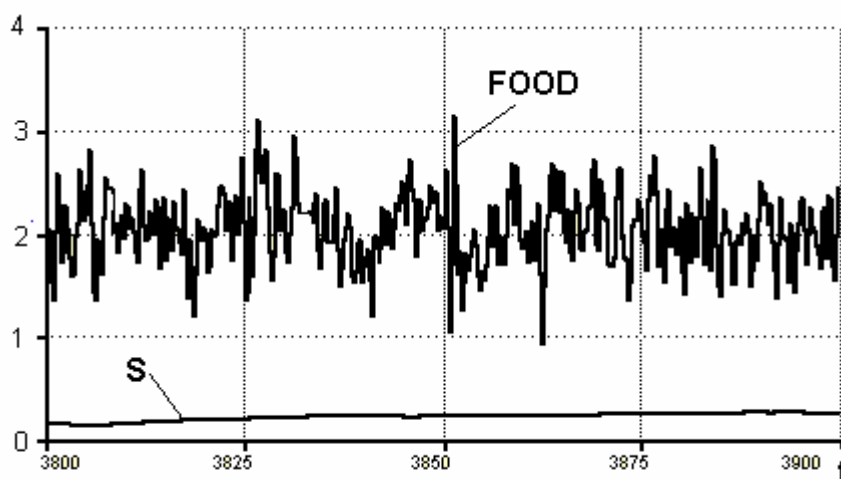


Рис. 2.6.2.3.7. Изменение во времени концентрации шлаков в крови (S) при случайных колебаниях поступления пищи (FOOD) в зависимости от времени (t)

Существенное значение имеет фактор энергетических трат на очищение крови, стабилизацию состава жидкостей внутренней среды. Естественно, чем идеальнее ее состав, тем лучше клетки всех органов выполняют свои функции. Однако эта работа требует расход энергии обмена веществ. Какова же оптимальная доля энергетических затрат на работу системы выделения от общего количества образующейся в организме энергии?

2.6.2.4. Моделирование эволюции пространственной организации животных

Потребление пищи многоклеточным организмом должно включать в себя минимум два компонента. Первый из них — преобразование полимеров в мономеры, которые можно использовать в каждой клетке для энергетических затрат и пластических нужд. Под последним понимается построение собственного тела клетки, размножение, воспроизведение матрицы для развития. Второй — доставка мономеров к каждой клетке. Для этого возможны три варианта: 1) внутриклеточное пищеварение; 2) примыкание каждой клетки к источнику пищевых субстратов и их гидролиз; 3) полостное и простеночное пищеварение и всасывание при наличии транспортной системы, обеспечивающей перемещение мономеров (моносахара, аминокислоты, нуклеотиды, жирные кислоты и т.п.) от органа пищеварения к каждой клетке. Очевидно, что в данном случае речь идет об аналоге системы кровообращения.

Приведенные выше рассуждения в отношении транспортного пути применимы к случаям доставки кислорода (система дыхания) и удаления конечных продуктов обмена веществ, таких как углекислота, мочевины, мочевая кислота и другие вещества (система выделения). Исследование модели позволило судить о правильности предпосылок, точности выбора типа модели, и в итоге получить ответ о возможных путях эволюции исследуемых систем. Предлагаемый подход к изучению эволюции функций живых организмов, по существу, является конкретизацией идей эволюционной кибернетики (Турчин, 1993; Редько, 2005).

На рис. 2.6.2.4.1 представлена блок-схема модели пищеварения и выделения, выполненная при помощи языка моделирования STELLA 8.0. Состояние клетки (CELL) определяется концентрацией в ней легко расщепляемых веществ (ACELL), идущих на образование источников энергии, на пластический обмен (образование структур клеток) (BCELL), поступление в нее кислорода (OXYCELL) и образование конечных продуктов обмена (XCELL), подлежащих выведению из клетки. Энергия, вырабатываемая в клетке (ENERGY), расходуется на функционирование систем транспорта питательных веществ и кислорода в клетке (OXYNRANS, ANRANS, BTRANS), а также на выведение продуктов распада (XTRANS). Кроме этого энергия расходуется на синтез ферментов (FERM), которые, в частности, секретируются в пищеварительную систему. Эти ферменты определяют интенсивность внеклеточного пищеварения (CA), в результате которого полимеры органических веществ пищи (C) пе-

реходят в более легко усвояемую форму (AGAST), поступающую в клетку и используемую в ней. Предполагается, что потоки питательных веществ, поступающих из внешней среды в систему пищеварения (CINFLOW, BINFLOW), пропорциональны градиенту концентрации этих веществ во внешней среде (COUT, BOUT) и пищеварительной полости (CIN, BIN). Аналогичная конструкция предусмотрена и для механизма снабжения клетки кислородом.

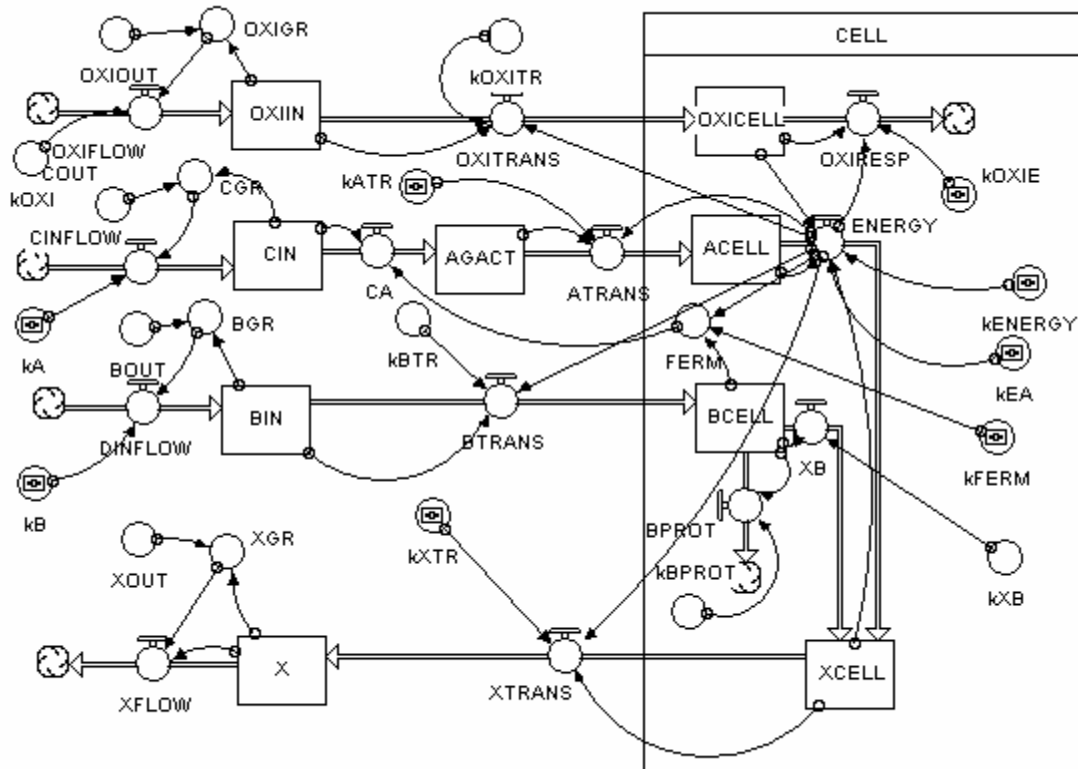


Рис. 2.6.2.4 1. Блок-схема модели пищеварения и выделения, выполненная при помощи языка моделирования STELLA 8.0

Продукты распада (XCELL) образуются и накапливаются в клетке в результате расхода энергоносителей и расщепления белков (XB). Накопление конечных продуктов метаболизма в клетке ведет к замедлению усвоения питательных веществ, что регулируется коэффициентом k_{EA} . Выведение продуктов обмена веществ из клетки в полость системы выделения (XTRANS) сопровождается затратой энергии, а удаление этих конечных продуктов метаболизма в окружающую среду зависит от состояния этой среды и содержания в ней аналогичных веществ (XOUT).

При исследовании модели было установлено, что она обладает устойчивой работой в широком диапазоне параметров и начальных условий. На рис. 2.6.2.4.2. показана зависимость количества энергии, вырабатываемой в клетке (ENERGY), концентрации легко усваиваемых веществ (ACELL) и продуктов их распада (XCELL) в зависимости от количества трудно усвояемой пищи в окружающей среде (COUT). Характерно, что ниже некоторой пороговой концентрации пищи, клетка вообще не может существовать. При низких концентрациях пищи возрастает концентрация конечных продуктов метаболизма в клетке, поскольку ощущается недостаток энергии и для выведения метаболитов из организма. Концентрация легко усвояемых компонентов пищи в гастральной полости обеспечивается ферментативными процессами и поддерживается на постоянном уровне за счет изменения количества пищи, поступающей из внешней среды. По существу, это зачатки системы регуляции в самой примитивной форме.

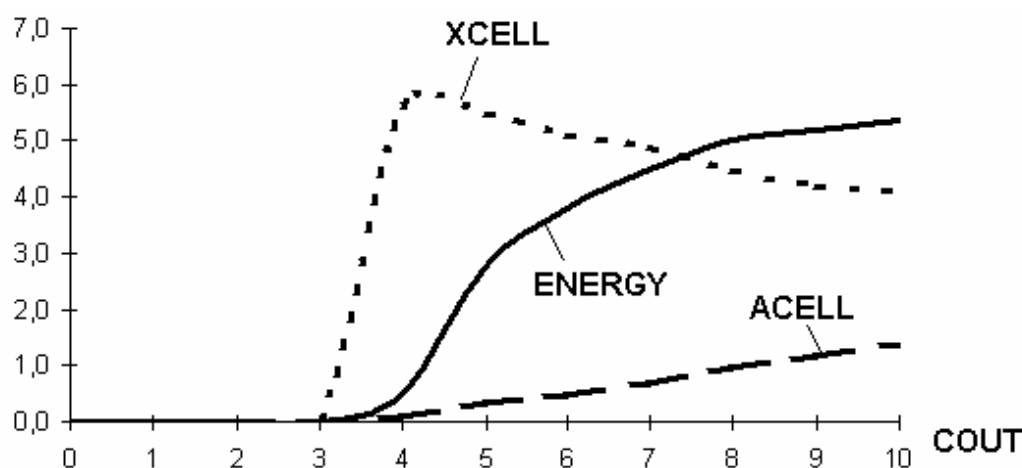


Рис. 2.6.2.4.2. Зависимость количества энергии, вырабатываемой в клетке (ENERGY), концентрации в ней легко усваиваемых веществ (ACELL) и продуктов их распада (XCELL) от концентрации полимеров пищевых веществ в окружающей среде (COUT)

Интенсификация функций клетки находит выражение в увеличении продукции белков и тесно связанной с ним выработки энергии, она наблюдается только при одновременном увеличении коэффициентов, регулирующих поступление пищи (kA, ATRANS, BTRANS), ее переработку (kENERGY), и выведение конечных продуктов обмена веществ (XTRANS). Увеличение только количества органических веществ в результате расщепления белков, углеводов, липидов в процессе пищеварения существенного эффекта не дает, поскольку ведет к накоплению в клетке продуктов распада, что ингибирует производственные процессы. С другой стороны, ускорение выделения не приводит к прогрессу всей системы.

В рассматриваемой модели функции поступления пищи в клетку и удаления из нее конечных продуктов обмена описаны коэффициентами транспорта веществ (kA, ATRANS, BTRANS, XTRANS), что не сопоставлено с физиологической и морфологической реализацией этих процессов в многоклеточном организме. Поэтому для пространственной интерпретации модели в многоклеточном организме требуется применение совершенно иного математического аппарата.

Для имитации процесса эволюции в условиях пространственной организации систем пищеварения и выделения применена методика моделирования при помощи математического аппарата клеточных автоматов (раздел 1.2.4.). В дальнейшем изложении, чтобы различать биологическое понятие клетки с «клеткой» в теории автоматов, будем именовать ее ячейкой, подобный термин применяется в математической литературе.

Плоская модель системы пищеварения и выделения

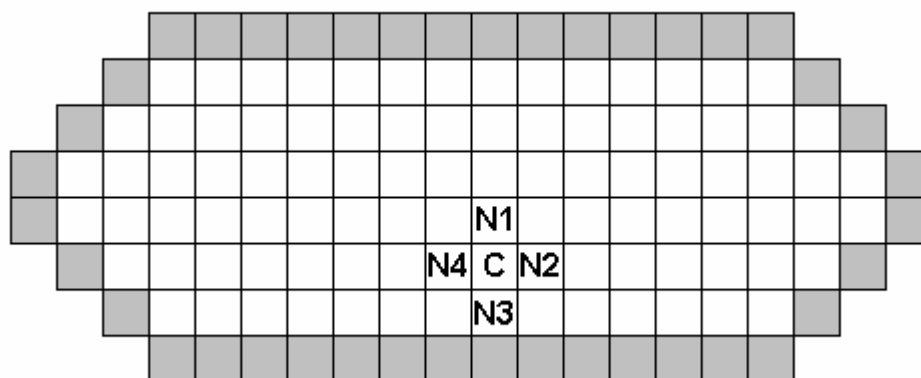


Рис. 2.6.2.4.3. Исходное состояние многоклеточного животного:

Серой заливкой отмечены ячейки, граничащие с окружающей средой. С — произвольная ячейка, N1, N2, N3, N4 — соседние с ней ячейки

Моделируемый организм состоит из компактного множества ячеек, расположенных на плоскости (рис. 2.6.2.4.3). Под ячейкой понимается группа клеток организма, характеризующая тем, что через нее может проходить ($C \neq 0$) или не проходить ($C=0$) пищеварительный канал. Форма расположения этого канала (прямо, под углом, с разветвлением) определяется состоянием ячейки (рис. 2.6.2.4.4).

Начальное состояние предусматривает отсутствие каналов пищеварительной системы у всех особей данной популяции. Блок-схема моделирующего алгоритма приведена на рис. 2.6.2.4.5. Предполагается, что переход любой ячейки организма из нулевого состояния в другое, допустимое в данном конкретном случае, является равновероятным. Область допустимых значений определяется состоянием соседних ячеек. Если данная ячейка не граничит с окружающей средой или к ней подходит более одного пищеварительного канала от соседней ячейки, то такая «мутация» считается летальной и никакой переход в новое состояние невозможен.

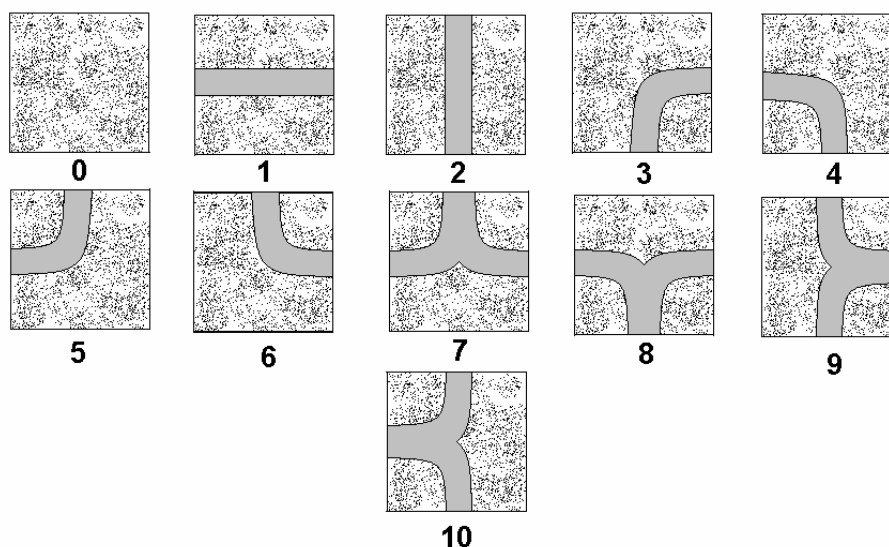


Рис. 2.6.2.4.4. Возможные состояния ячейки автомата, имитирующего конфигурацию пищеварительного канала в теле животного

Оценка эффективности пищеварительной системы у каждой особи оценивается как взвешенная сумма всех ячеек организма. Исследование модели, описанной выше, показало, что внеклеточное пищеварение существенно эффективнее внутриклеточного. Это позволило использовать для ячеек, имеющих пищеварительные каналы, весовой коэффициент 10, а для ячеек, не имеющих каналов, но контактирующих с внешней средой, коэффициент 1, а ячейки, не контактирующие с ячейками и не имеющие выхода к окружающей среде, имели весовой коэффициент 0. На каждом временном шаге работы модели оценивалась эффективность пищеварения всех особей. После этого особи, имеющие минимальные значения эффективности, уничтожались, а их место занимали копии тех особей, которые имели максимальные значения эффективности пищеварения.

На рис. 2.6.2.4.6 приведены некоторые примеры конфигурации пищеварительной системы, полученные в компьютерных экспериментах с моделью. Обращает внимание, что во всех случаях развитой системы, она всегда имеет один единственный вход (ротовое отверстие), причем это свойство никак специально не предусматривалось в алгоритме моделирования. Проведенные эксперименты с моделированием показали, что на первых шагах эволюционного процесса отмечались особи, которые имели несколько изолированных друг от друга пищеварительных систем, но в процессе моделирования «эволюции» одна из таких систем неизменно оказывалась эффективнее других, остальные быстро отмирали.

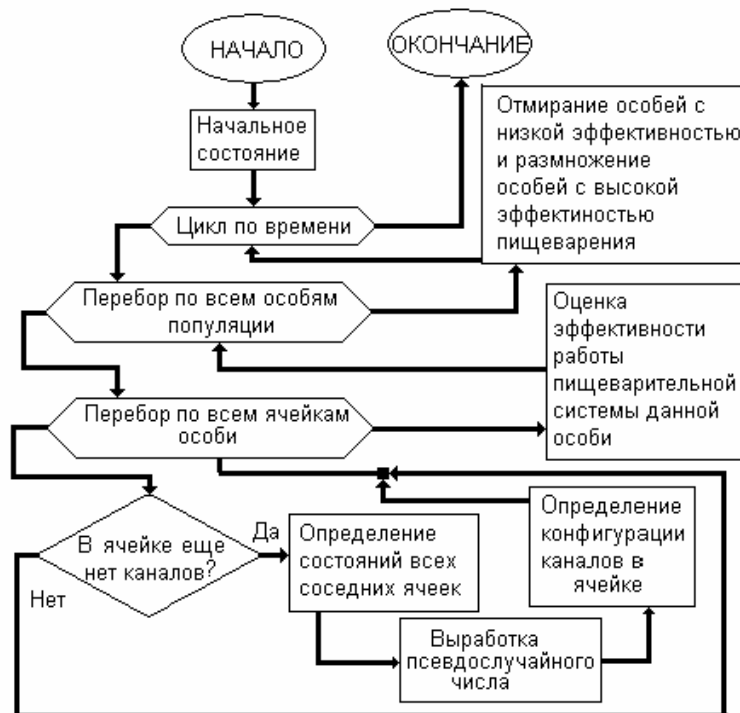


Рис. 2.6.2.4.5. Блок-схема программы модели эволюции двухмерного организма

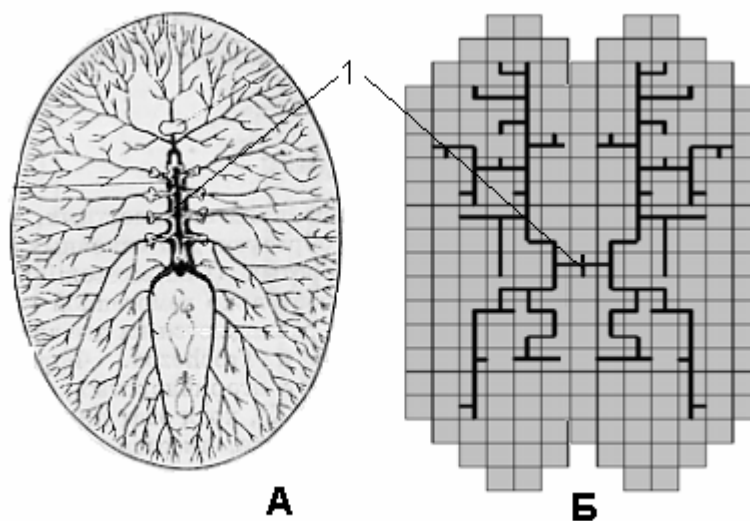


Рис. 2.6.2.4.6. Конфигурации пищеварительной системы у поликлады *Planocera graffi* (Acotylea) (Беклемишев, 1964, рис. 49) А и полученной в результате компьютерных экспериментов Б (1— глотка)

Другая отличительная особенность полученных конфигураций заключается в том, что они не имеют циклов. Запрет на образование циклов неявно заложен в конструкции моделирующего алгоритма, который требует единственного источника роста пищеварительных канальцев, что исключает их слияние.

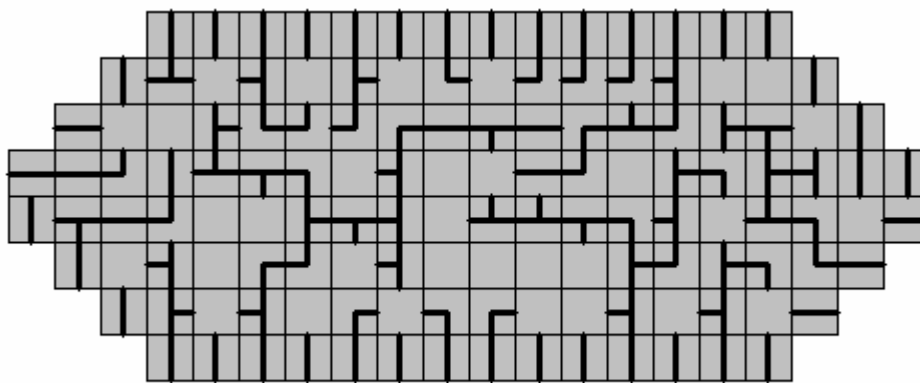


Рис. 2.6.2.4.7. Конфигурация выделительной системы полученной в результате компьютерного эксперимента

Эволюция выделительной системы моделировалась аналогично эволюции пищеварительной систем с одной особенностью. При вычислении эффективности работы системы все ячейки, от которых осуществлялся отток конечных продуктов обмена во внешнюю среду, имели одинаковый весовой коэффициент. В результате получились конфигурации, пример которых приведен на рис. 2.6.2.4.7. Результат существенно отличается от полученного для системы пищеварения, поскольку имеется не один вход в виде глотки, а много выходов во внешнюю среду для выведения продуктов обмена. Это в известной мере напоминает организм животных, имеющих много метанефридов при единой системе пищеварения.

Трехмерная модель системы пищеварения и выделения. Пространство, в котором происходит построение модели эволюционирующего организма, является конечным и дискретным. Для каждого организма использовалось пространство с размерами 20 x 20 x 20 ячеек. Анализируются 3 варианта элементов — клетка организма, внешняя среда и внутренняя среда организма. Если в данной ячейке располагалась клетка организма, то это соответствовало состоянию 1, если окружающая среда, то состоянию 0, а если полость внутренней среды организма, то 2. Начальное состояние задавалось как одна клетка в центре пространства. Блок-схема моделирующего алгоритма приведена на рис. 2.6.2.4.8.

Каждая клетка могла породить другую клетку с вероятностью ps . Для этого одна из соседних ячеек должна быть свободной, т.е. занятой окружающей средой или полостью внутренней среды организма. Вероятность размножения клеток убывала с ростом их суммарного количества в организме. В данном случае предельное число клеток в организме составляло 10. Выбор места расположения новой клетки при числе свободных ячеек более единицы, полагался случайным и равновероятным.

Если все соседние ячейки около данной клетки оказывались занятыми другими клетками, то клетка гибла, и на ее месте возникала полость внутренней среды организма. Это положение связано с представлением о том, что для поддержания жизнедеятельности клетки необходим обмен с внешней или внутренней средой для получения питательных веществ и удаления конечных продуктов обмена веществ.

Кроме процессов размножения и гибели клеток в модели учитывались еще и мутации, без чего невозможен процесс естественного отбора и эволюции. Предполагалось, что каждая, случайно выбранная клетка организма может изменить свое положение в пространстве. Это перемещение может произойти только в соседнюю, свободную ячейку. При этом выдвигается требование сохранения целостности организма. Это означает, что при перемещении клетки в результате мутации не должно быть нарушено правило разграничения внешней и внутренней среды организма. Алгоритмически это правило означает, что никакими перемещениями во внешней среде нельзя попасть в ячейку, занятую внутренней средой, не проходя через ячейку, где находится клетка организма. Если при мутации это правило нарушалось, то образовавшейся проход занимала новая клетка.

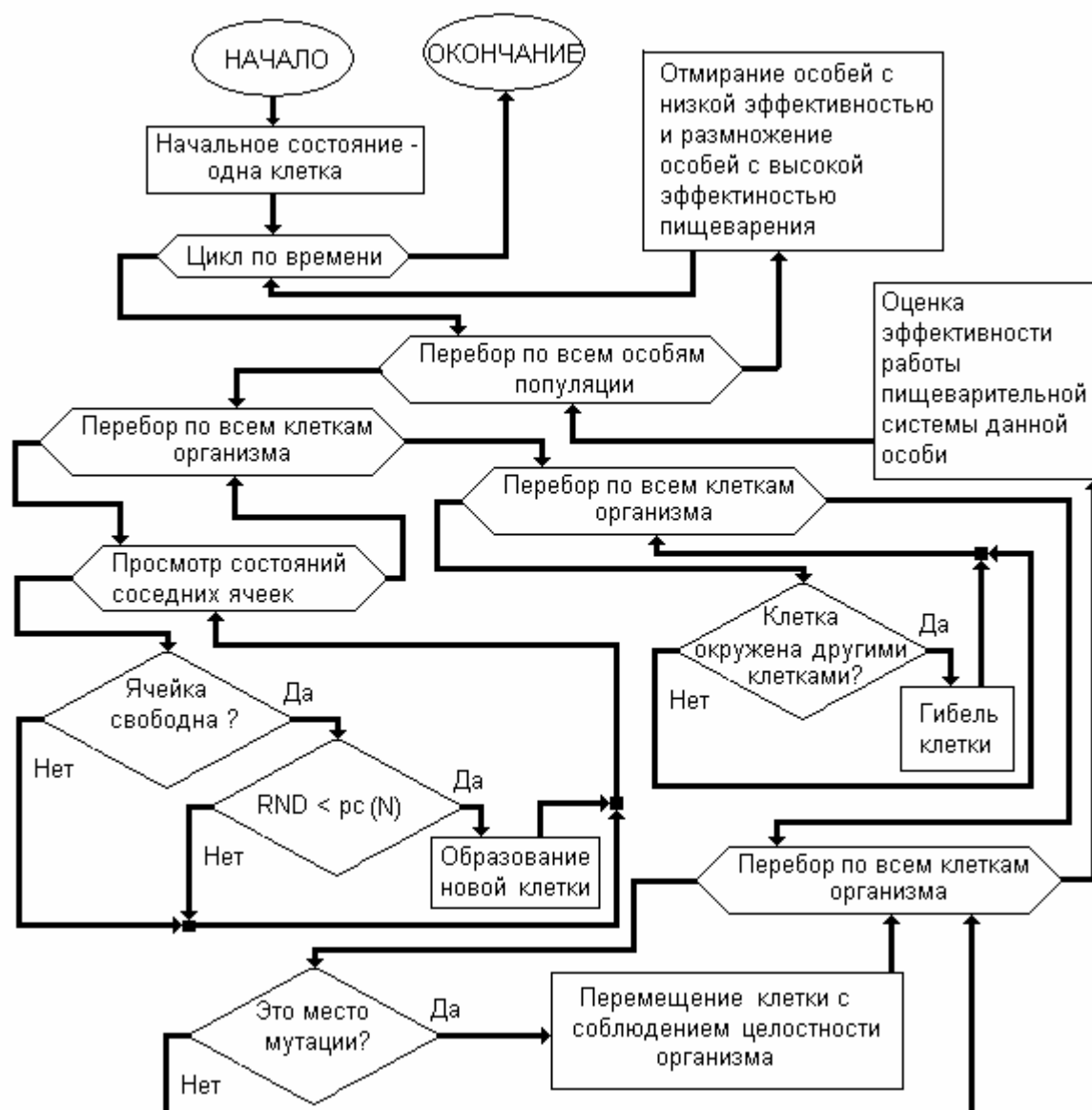


Рис. 2.6.2.4.8. Блок-схема программы моделирования пространственной структуры организма

На каждом этапе изменений, вызванных мутацией (что соответствует смене поколений в популяции организмов), оценивалась эффективность функционирования этого организма. В основу полагалась трофическая функция. Одна грань поверхности клетки, граничащая с внешней средой, оценивалась баллом 1. Это предполагало поступление питательных веществ в клетку непосредственно из внешней среды. Одна грань поверхности клетки, граничащая с частично изолированной внешней средой, оценивалась баллом 10. Под частичной изоляцией понималось, что ячейка, занятая внешней средой, соседствует более чем с четырьмя ячейками, занятыми клетками. Это предполагало секрецию ферментов в образующуюся полость для гидролиза полимеров пищи либо наличие ферментов на мембране в случае пристеночного (мембранного) пищеварения, что увеличивало интенсивность пищеварения (Уголев, 1985).

В моделирующем алгоритме был предусмотрен случай возможного образования не только слепых впадин и канальцев, но и проточных трубок. Под трубкой понимается множество ячеек, занятых внешней средой, которые окружены клетками организма и имеют больше одного выхода в основной массив ячеек окружающей среды. Алгоритмически это устанавливалось по определению степени связности графа, вершины которого соответствовали ячейкам внешней среды. В случае обнаружения подобной трубки, грани клеток организма, которые соседствовали с ячейками трубки, оценивались баллом 1. Это соот-

ветствовало представлению о принципиальном преимуществе прямоточной системы пищеварения, в которой достигается не только высокая скорость поступления питательных веществ в клетки, но и не смешиваемость продуктов выделения с питательными веществами.

Критерий эффективности организма представлял собой сумму оценки трофической активности всех клеток организма. Организмы, которые на данном шаге эволюционного процесса имели минимальные значения критерия эффективности, уничтожались. На их место становились копии организмов с более высоким критерием эффективности. Число организмов, одновременно участвующих в процессе, было постоянным. Мощность применяемого компьютера ограничивала это число до 10, но оказалось, что процесс идет и при значительно меньшем числе организмов.

Начальным состоянием во всех случаях была одна клетка. На первых шагах эволюционного процесса быстро увеличивалось число клеток, причем образовывалась некоторая внутренняя полость за счет отмирания изолированных клеток (рис. 2.6.2.4.9)

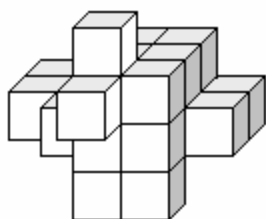


Рис. 2.6.2.4.9. Организм, состоящий из 23 клеток с минимальным объемом внутренней полости

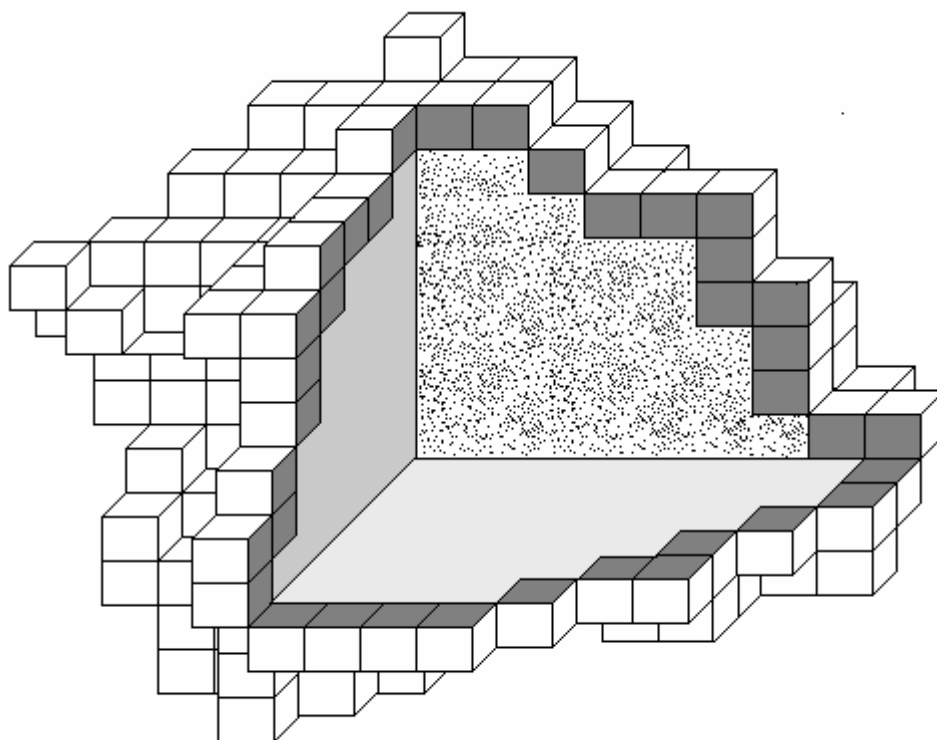


Рис. 2.6.2.4.10. Организм, состоящий из 512 клеток с обширной внутренней полостью

Дальнейшее развитие организмов приводило к появлению замкнутых оболочек неправильной и довольно разнообразной формы с обширной внутренней полостью (рис. 2.6.2.4.10). Дальнейшее увеличение числа клеток в организме замедлялось, и темп увеличения критерия эффективности снижался. Образование на поверхности организма впадин причудливой формы ускоряло процесс эволюции за счет появления одной или нескольких областей с интенсивной пищеварительной деятельностью. Во многих компьютерных экспериментах процесс эволюции на этом завершался. Форма организма менялась, но эффективность достигала предела и колебалась около некоторой постоянной величины.

Только в единичных компьютерных экспериментах наблюдалось появление трубки с прямой структурой системы пищеварения. Для этого в моделирующий алгоритм пришлось внести дополнение, которое разрешало прорыв стенки организма в том случае, когда пищеварительный каналец подходил вплотную к клеткам, соприкасающимся с внешней поверхностью организма. Такой случай представлен на рис. 2.6.2.4.11. Заметим, что «кандидатов» на образование пищеварительной трубки обычно было несколько, и располагались они в разных плоскостях, что трудно изобразить на плоском чертеже. Как только происходил прорыв пищеварительной трубки, все остальные «кандидаты» начинали понемногу исчезать в ходе мутационного процесса, так как уже не могли конкурировать с образовавшейся трубкой в увеличении критерия эффективности для организма как целостного образования.

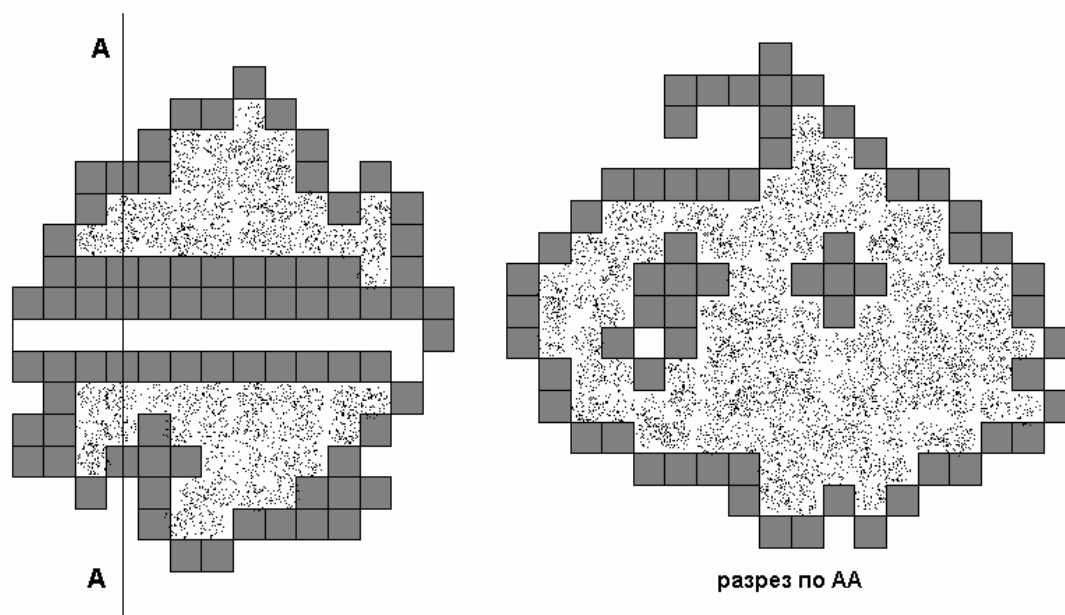


Рис. 2.6.2.4.11. Организм, состоящий из 623 клеток со сквозным пищеварительным каналом

Функционирование модели продемонстрировало ряд существенных решений в развитии у животных пищеварительного тракта и возникновении полости, которая служит предпосылкой появления жидкостей внутренней среды. Органические вещества пищи необходимы гетеротрофным организмам как источник субстратов для пластического обмена, построения тела, источника энергии для осуществления разнообразных функций клеток организма.

Пищеварение может происходить внутри клетки, в полостях органов пищеварительного тракта (желудок, кишка), либо вне организма. В первом из перечисленных случаев гидролиз органических веществ происходит в пищеварительных вакуолях. Гидролиз полимеров органических веществ осуществляется и в лизосомах у одноклеточных организмов, у многоклеточных это происходит в некоторых органах для их нужд либо в интересах организма как целого. В ряде случаев эта функция выполняется специализированными клетками, например в почке, где в клетках эпителия проксимального сегмента нефрона у позвоночных животных и человека происходит гидролиз измененных и чужеродных белков.

Пищеварительный тракт приспособлен для переваривания белков, углеводов, липидов пищи. Для возникновения этой системы в ней должны быть несколько морфо-функциональных элементов — место для поступления пищи (рот или его аналог), система полости для расщепления органических веществ до мономеров, способы их всасывания во внутреннюю среду организма и, наконец, устройство для удаления не переваренных остатков пищи (анальное отверстие). В некоторых случаях этот элемент отсутствует, поступление и удаление осуществляется через одно отверстие (кишечно-полостные), но обычно имеются ротовое и анальное отверстие. В процессе имитационного моделирования в результате функционирования этой системы в ней возникли все три элемента — ротовое отверстие, пищеварительная трубка и анальное отверстие (рис.2.6.2.4.11).

Эволюция трехмерной модели. Внутренняя среда организма. Была предпринята попытка соединения физиологической модели отдельной клетки (раздел 2.6.2.2) с трехмерной моделью эволюции многоклеточного организма (раздел 2.6.2.4). Для получения работоспособной модели пришлось существенно огрубить аппарат дифференциальных уравнений, использованный в разделе 2 для совместимости с аппаратом конечных автоматов.

Состояние каждого организма кодировалось в виде генома, имеющего форму строки «CCCC.....CCCVGN». Локусы «С» кодируют состояние отдельных клеток организма, и их число соответствует числу клеток, которое полагалось постоянным (NMAX) и не менялось в ходе эволюции. Состояние 1 соответствует неспециализированной клетке, которая может самостоятельно питаться, дышать и выделять продукты распада, как в модели раздела 2. Состояние С=2 соответствует специализированной клетке пищеварительной системы, которая способна секретировать пищеварительные ферменты и эффективно расщеплять полимеры пищи в мономеры, транспортируемые через мембрану в клетки (например, глюкоза, аминокислоты), естественно с соответствующей затратой энергии. Состояние С=3 соответствует специализированной клетке, которая при дополнительной затрате энергии, способна к реабсорбции необходимых организму веществ из канальца выделительного органа и транспорту этих веществ во внутреннюю среду организма.

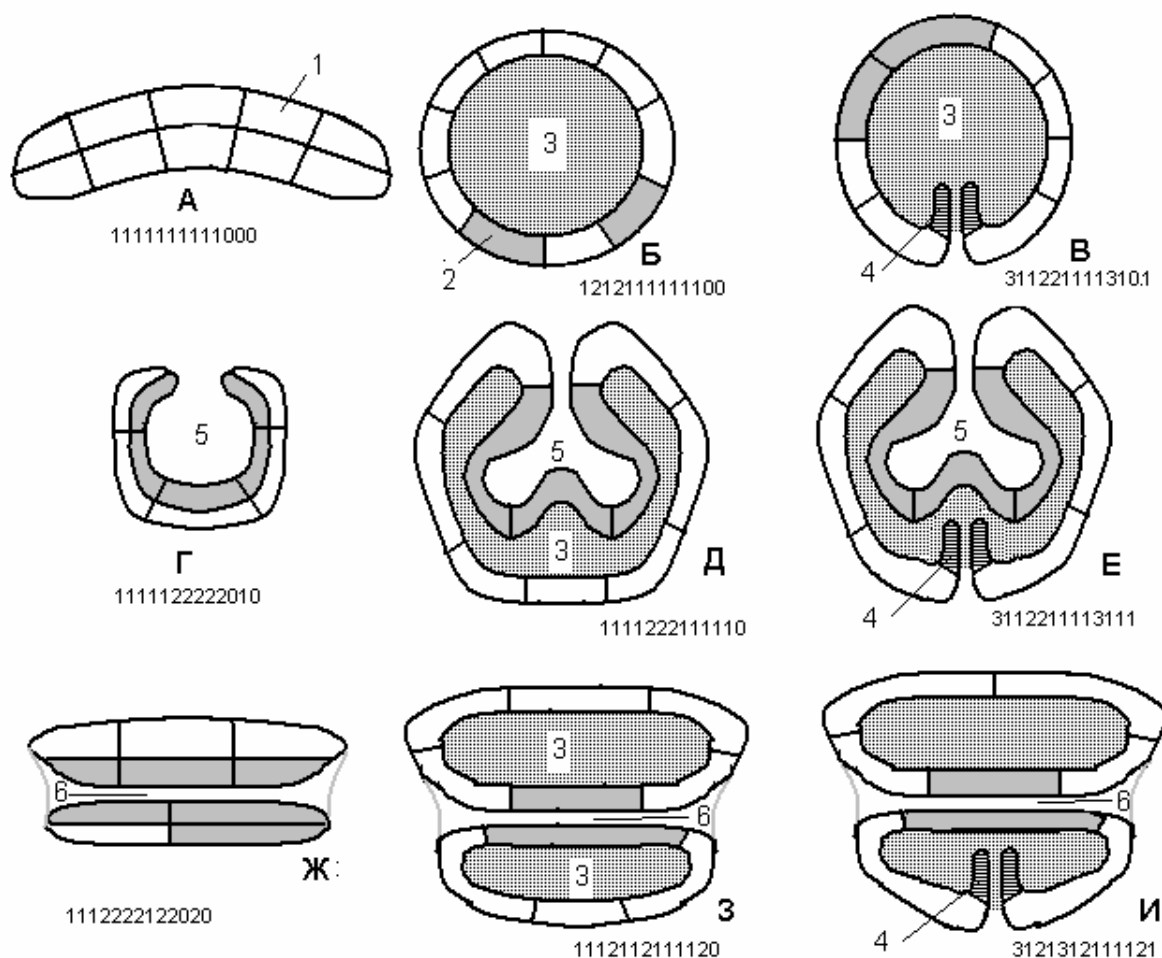


Рис. 2.6.2.4.12. Усложнение многоклеточных организмов в процессе эволюции:

А — примитивный организм (V=0, G=0, N=0). Б — организм с внутренней средой (V=1, G=0, N=0). В — организм с внутренней средой и выделительным каналом (V=1, G=0, N=1). Г — организм с пищеварительной полостью (V=0, G=1, N=0). Д — организм с пищеварительной полостью и внутренней средой (V=1, G=1, N=0). Е — организм с пищеварительной полостью, внутренней средой и выделительным каналом (V=1, G=1, N=1). Ж — организм с пищеварительным каналом (V=0, G=2, N=0). З — организм с пищеварительным каналом и внутренней средой (V=1, G=2, N=0). И — организм с пищеварительным каналом, внутренней средой и выделительным каналом (V=1, G=2, N=1)

Условные обозначения: 1 — неспециализированная клетка, 2 — пищеварительная клетка, 3 — внутренняя среда, 4 — клетка, способная к реабсорбции необходимых особи веществ, 5 — пищеварительная полость, 6 — выделительный канал. Объяснение конструкции геномов и строки цифр в рисунке в тексте

Локус «V» кодирует отсутствие или наличие внутренней среды организма. Локус «G» ответствен за устройство пищеварительного аппарата (0 — отсутствие, 1 — непроточная полость, 2 — проточная система). Локус «N» имеет два состояния: 0 — выводные каналы из внутренней среды отсутствуют и 1 — существуют каналы, по которым содержание внутренней среды организма может выходить наружу.

Исходной формой организма в процессе эволюции был организм с геномом «111...110», то есть состоящий только из неспециализированных клеток, не имеющих ни внутренней среды, ни выделительных канальцев (рис. 2.6.2.4.12А). Геномы эволюционирующего множества организмов (АМАХ) были подвержены случайным ненаправленным мутациям в пределах допустимых множеств состояний каждого «гена». Специальный оператор служил для отсеивания летальных мутаций. Например, считалось невозможным образование выделительных канальцев при отсутствии внутренней среды организма или превышение числа специализированных клеток выше некоторого предела.

На каждом временном шаге все геномы преобразовывались в модели организмов при помощи оператора онтогенеза. Эти модели служили материалом для естественного отбора. Критерием естественного отбора служил энергетический баланс организма. Приходная часть этого баланса складывалась из энергии, полученной при разложении питательных веществ, а расходная из трат на поддержание жизнедеятельности клеток, а также специальных трат, связанных с реабсорбцией. Отрицательный энергетический баланс организма служил бесспорным исключением такой особи из эволюционного процесса. Такая же судьба постигала организмы с минимальным, по отношению к другим особям количеством энергии. Организмы, обладающие максимальными энергетическими ресурсами, получали возможность тиражировать свои геномы.

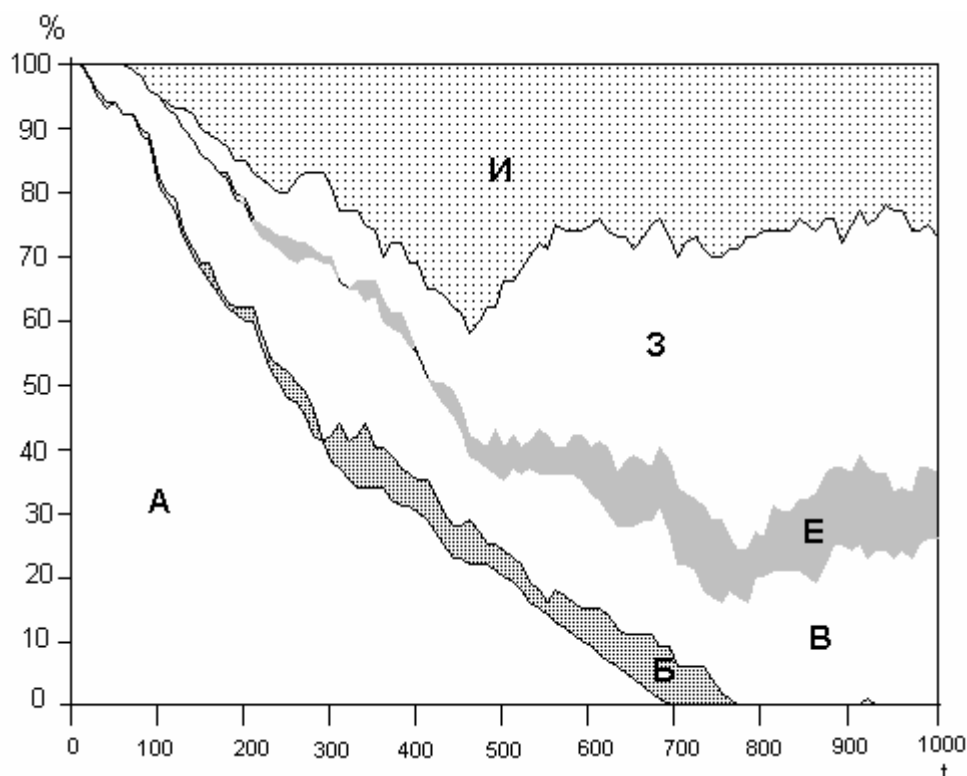


Рис. 2.6.2.4.13. Изменение во времени соотношения (в %) численности животных с различной организацией при постоянных условиях внешней среды
Обозначения см. подпись к рис. 2.6.2.4.12

На рис. 2.6.2.4.13 представлен один из вариантов функционирования модели состоящей из 10 организмов. С течением времени доля примитивных организмов (рис. 2.6.2.4.12А) до полного исчезновения при $t=7$. Организмы с внутренней средой, но без специализированных клеток (рис. 2.6.2.4.12Б), являются явно временной переходной формой и не встречаются в больших количествах. Организмы с регуляцией состава внутренней среды, но с примитивным пищеварением (рис. 280

2.6.2.4.12В) оказываются более жизнеспособными. Характерно, что организмы, не обладающие внутренней средой, но с развитым пищеварением (рис. 2.6.2.4.12Ж) вообще не встречались, вернее они появлялись, но тут же гибли, не выдержав конкуренции с другими животными. Наиболее удачными оказались организмы с прямоточной системой пищеварения, формированием внутренней среды и системой выделения с реабсорбцией веществ во внутреннюю среду (рис. 2.6.2.4.12И).

Результаты, представленные на рис. 2.6.2.4.13, представляет собой только иллюстрацию возможностей созданной модели, но никак не ее исчерпывающее исследование. Например, изменения во времени характеристик внешней среды (в данном случае концентрация пищи и растворенный в воде кислород) могут существенно изменить ход эволюционного процесса, не говоря уже о пространственной неоднородности среды обитания.

Процесс выделения необходим для живых существ любой степени сложности. Его осуществление может быть связано с формированием компактных органов, обеспечивающих такую функцию в интересах организма как целого, либо осуществляемых каждой клеткой при отсутствии экскреторных органов. Такой вариант обнаружен у кишечно-полостных и иглокожих (Шмидт-Ниelsen, 1987). Существенно подчеркнуть, что выделительные органы не только участвуют в удалении конечных продуктов обмена веществ, но у многих животных они играют ведущую роль в осморегуляции у организмов, осмоляльность жидкостей внутренней среды отличается от осмоляльности окружающей их среды, а также в поддержании объема внеклеточной жидкости (волюморегуляция). Поэтому не случайно, что даже у простейших имеются специальные образования — сократительные вакуоли, обеспечивающие экскрецию веществ, осморегуляцию и волюморегуляцию. Сократительные вакуоли имеются у простейших (Шмидт-Ниelsen, 1987). Разнообразные по происхождению и строению органы выделения представлены у животных других систематических групп — протонефридии (плоские черви, круглые черви), метанефридии (кольчатые черви), целомодукты (моллюски, членистоногие, позвоночные). Своеобразные органы выделения развиты у насекомых — мальпигиевые сосуды (Догель, 1981). Структуры выделительной системы тесно связаны с обеспечением водно-солевого обмена, осморегуляцией животных (Эккерт и др., 1992).

Сопоставим организацию систем пищеварения и выделения, которые были сформированы в результате реализации модели. Практически у всех основных форм многоклеточных животных система пищеварения построена по единому плану — имеется одно входное отверстие для поступления пищи. Удаление не переваренных остатков пищи происходит у большинства форм через анальное отверстие, у ряда наиболее просто устроенных организмов она локализована там же, где и поступление пищи.

Иначе организована система выделения. В большинстве случаев это парный орган, одна часть которого обращена внутрь (полость тела у целомических организмов) или тесно связана с системой кровообращения, если она сформирована, а другая часть открыта во внешнюю среду. Среди животных имеются формы, у которых подобно системе, выявленной в нашей модели, имеются множественные органы выделения. Примером могут служить кольчатые черви, у которых каждый сегмент тела обладает выделительным органом.

Сопоставление результатов моделирования и реальных форм этих систем, возникших в ходе эволюции, не только позволяет оценить правильность суждений о направленности процесса развития, верности исходных посылок о сущности, анализируемой морфофункциональной системы, но и использовать эту модельную систему для ответа на вопросы ее поведения при тех или иных параметрах среды обитания и т.п.

2.6.3. Модель эволюции гаммарид Байкала

В настоящем разделе сделана попытка моделирования макроэволюции конкретного биологического объекта — гаммарид, населяющих озеро Байкал, которые, по словам Г. Ю. Верещагина (1940), являются блестящим примером дивергентной эволюции. Такой выбор объекта моделирования связан также с относительно хорошей изученностью гаммарид Байкала (Дыбовский, 1875; Дорогостайский, 1923; Баикалова, 1945; Бекман, Меншуткин, 1964). Давность существования (более 3 миллионов лет) и изолированность экосистемы Байкала позволяют сделать предположение о происхождении всех гаммарид в этом водоеме от одних и тех же предковых форм, что в сочетании с относительной стабильностью абиотических характеристик водной массы Байкала, существенно упрощает процесс построения модели.

Первоначальный вариант модели макроэволюции гаммарид Байкала (Меншуткин, Ащепкова, 1986) не мог быть эффективно отлажен и исследован из-за низкого быстродействия вычислительной техники 80-х годов. В настоящем варианте сохранились только основные идеи первого варианта, программирование и исследование модели проведены заново. Следует отметить, что корректировке подверглась только программная часть модели, а биологическая осталась без изменений, т.е. на уровне представлений 50-х годов прошлого века. Однако с тех пор изучение систематики, биологии и эволюции существенно продвинулось вперед (Тахтеев, 2000, Камалтынов, 2001). Поэтому, рассматриваемая ниже модель, представляет собой не более чем демонстрацию применения метода моделирования на примере обширной группы животных, без претензий на решение конкретных вопросов эволюции байкальских гаммарид.

Исходя из фундаментальной работы А. Я. Базикаловой (1945), можно считать, что описание на уровне рода или вида достаточно полно описываются при помощи выделения 15 признаков, каждый из которых способен находиться в 5 дискретных состояниях (таблица 3.3.1). Формулировки состояний признаков приведены, по возможности, такими же, как это сделано в описаниях А. Я. Базикаловой. При подобной кодировке признаков гаммарид имеется возможность описания более 30 миллионов различных видов ($5^{15} \approx 3 \times 10^{10}$), что подавляюще превосходит число видов гаммарид живших или живущих ныне в Байкале.

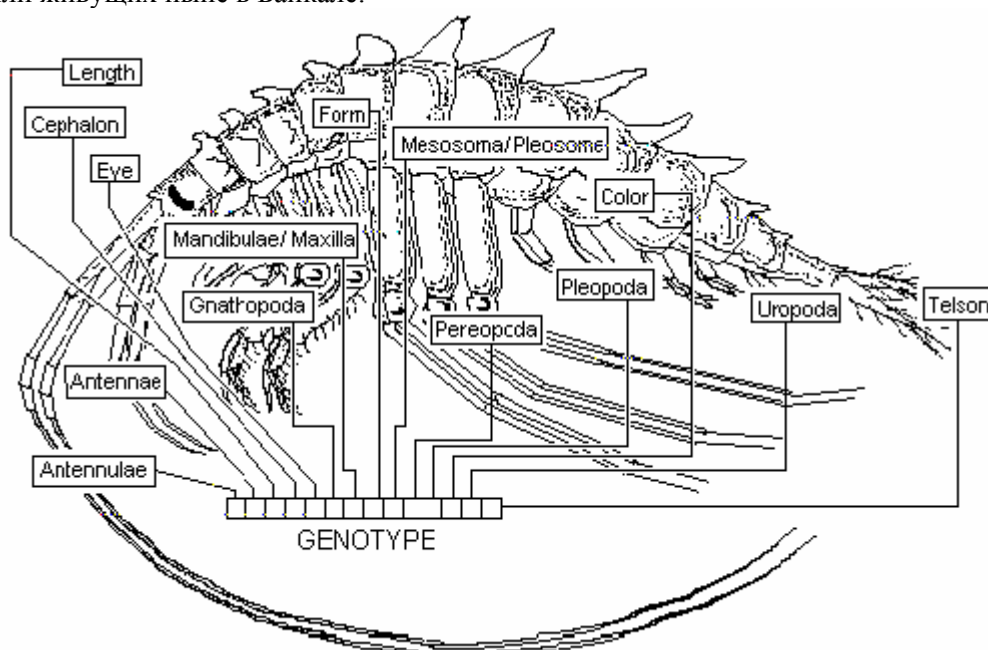


Рис.2.6.3.1. Схема кодирования свойств байкальской гаммариды

На рис.2.6.3.1. представлено схематическое изображение гаммариды. Каждый вид может быть представлен в виде 15-тизначного кода, каждая позиция которого означает состояние данного свойства (табл.2.6.3.1). Например, код «411155132411441» означает, что мы имеем дело с видом гаммарид, особи которого характеризуются размерами от 20 до 50 мм, длинным цилиндрическим телом без шипов. Рострума и шипов на голове нет, глаза большие. Жевательный аппарат (максиллы и мандибулы) развит слабо. На антеннулах среднего размера есть жгутик с одним сегментом. Антенны длинные. Гнатоподы развиты слабо, а вот переоподы и плеоподы, предназначенные для плавания, тонкие и длинные, на уropодах имеются волоски, а тельсон полностью разделен на две узкие части. Тело бесцветное. Воздержимся от конкретной привязки этого описания к реально существующему виду, что может носить только спекулятивный характер, но отметим, что это, несомненно, пелагический вид, ведущий планктонный образ жизни.

Описание признаков гаммарид, принятое в модели

	Признак	Градация признаков				
		1	2	3	4	5
1	Длина тела	< 5 мм	5—10 мм	10—20 мм	20—50 мм	> 50 мм
2	Форма тела	Удлиненная	Широкая	Передняя часть широкая	Задняя часть Широкая	Очень длинная
3	Вооружение	Нет шипов	Шипы на Мезосоме	Шипы на уросоме	Шипы по всему телу	Боковые выросты
4	Голова	Нет рострума	Боковые шипы	Боковые пластины	Рострум загнут вниз	Рострум загнут вверх
5	Глаза	Нет	Узкие	Косые	С неровными краями	Большие
6	Мандибулы и максиллы	Малые	Короткие	Широкие	Миндалевид-ные	Большие
7	Антеннулы	Очень короткие	Короткие	Нормальные	Длинные	Очень длинные
8	Жгутики на антеннулах	Нет	1 сегмент	2 сегмента	3 сегмента	Более 3-х сегментов
9	Антенны	Очень короткие	Короткие	Нормальные	Длинные	Очень длинные
10	Гнатоподы	Малые	Бутылко-образные	Нормальные	Миндалевидные	Большие
11	Переоподы	Очень тонкие	Тонкие	Нормальные	Короткие	Короткие, массивные
12	Плеоподы	Очень тонкие	Тонкие	Нормальные	Короткие	Короткие, массивные
13	Уроподы	Рудиментарные	Короткие	Нормальные	С волосками	С шипами
14	Тельсон	Цельный	Разрезан на 1/3	Разрезан на 2/3	Раздельный, узкий	Раздельный, широкий
15	Окраска тела	Бесцветная	Светло-зеленая	Светло-красная	Серая	Коричневая

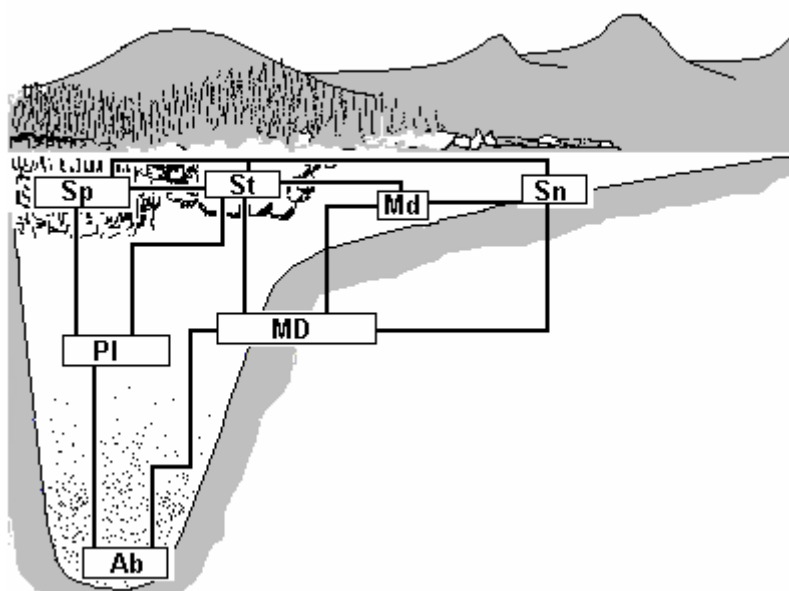


Рис. 2.6.3.2. Схема расположения экологических ниш (биотопов) занимаемых гаммаридами в Байкале:

Sn — песчаный грунт, St — каменистый грунт, Md — илистый грунт, Sp — заросли губок, MD — область средних глубин, Ab — область больших глубин, PI — пелагиаль

Структурным элементом модели является видовая популяция или метапопуляция, при этом все внутривидовые процессы, столь важные при моделировании микроэволюции, выпадают из рассмотрения. Количество популяций в модели ограничивается только техническими возможностями применяемого компьютера. Кроме видовых характеристик, рассмотренных выше, каждая популяция относится к определенной экологической нише. Поскольку в настоящей работе трофические взаимодействия гаммарид с другими компонентами экосистемы Байкала в явном виде не рассматриваются, то понятие экологической ниши совпадает с понятием биотопа, что в общем случае не верно. На рис. 2.6.3.2 представлена схема экологических ниш, в которых могут обитать гаммариды. Не все переходы между экологическими нишами считаются возможными, например, полагается, что из ниши обитателей зарослей губок популяция гаммарид не может сразу попасть в область больших глубин.

Временной шаг модели соответствует времени появления и закрепления одной макромутации. При принятой формализации видовых признаков, это соответствует изменению какого-либо признака на одну градацию. Очень приблизительно этот период времени можно оценить в 5-10 лет.

Введем понятие функции приспособленности *fitness* данной популяции с набором признаков $P(i)$ обитающей в условиях экологической ниши N , как $S(P(i), N)$. Эта функция связывает морфологические (в общем случае не только морфологические, но и физиологические, поведенческие и иные) признаки гаммарид с условиями их существования и оценивает выживаемость и конкурентоспособность данной популяции в данных условиях. Получить функцию приспособленности в аналитическом виде — задача для современной экологии непосильная, поэтому приходится прибегать к экспертным оценкам. В таблице 2.6.3.2 приведен пример для простейшего случая, когда эта функция аддитивна, т.е. может быть выражена в виде суммы частных оценок *fitness* (i, j, N) адаптивной ценности i -ого признака, принимающего значение градации j . N — индекс экологической ниши.

$$S(P(i), N) = \sum_{i=1}^{i_{\max}} \text{fitness}(i, P(i), N), \quad (2.6.3.1)$$

где $i_{\max}$ — максимальное число признаков (а в данном случае $i_{\max} = 15$).

Например, значения $\text{fitness}(5, 5, 7) = 8$ и $\text{fitness}(5, 1, 7) = 1$ соответствуют представлению о том, что в условиях планктонного образа жизни иметь большие глаза гораздо выгоднее, чем не иметь глаз вовсе. Для условий абиссали большие глаза не имеют адаптивной ценности ($\text{fitness}(5, 5, 6) = 5$ и $\text{fitness}(5, 1, 6) = 5$). Заметим, что признак числа члеников у жгутика на антеннуле полагается неадаптивным ($\text{fitness}(8, 1, 7) = 5$, $\text{fitness}(8, 2, 7) = 5$, $\text{fitness}(8, 3, 7) = 5$, $\text{fitness}(8, 4, 7) = 5$ и $\text{fitness}(8, 5, 7) = 5$), однако в систематике гаммарид этот признак имеет большое значение. Функции приспособленности задаются для всех экологических ниш, аналогично примеру, приведенному в таблице 3.3.2. Использование для оценки приспособленности целых чисел связано исключительно для ускорения работы программы и к биологии никакого отношения не имеет.

Таблица 2.6.3.2

Пример функции приспособленности для экологической ниши пелагиали
(значения $\text{fitness}(i, P(i), 7)$ даны в условных единицах)

Градация признаков	Признаки														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	1	6	8	8	1	1	8	5	6	2	8	8	1	5	8
2	2	3	3	6	2	3	5	5	8	6	6	6	3	6	6
3	5	1	1	6	3	7	5	5	6	8	7	5	6	6	2
4	8	2	2	6	6	7	6	5	5	7	3	2	8	6	1
5	6	8	1	6	8	8	6	5	4	2	1	2	6	8	1

Предполагается, что в каждой экологической нише может разместиться ограниченное количество популяций, в простейшем случае это число одинаково для всех ниш, но при более подробном подходе, следует учитывать, что мозаичность биотопов бентоса и однородность пелагиали создает условия для большего числа популяций в нишах 1—4, нежели в нише 7.

Внутри каждой экологической ниши всегда можно выделить популяцию, которая имеет максимальное значение функции приспособленности ($K_{\max}$) и ту, которая наименее приспособлена к данным условиям ($K_{\min}$). Предполагается, что при полном заполнении ниши в течение одного вре-

менного шага популяция K_{min} гибнет, а популяция K_{max} дает начало новой популяции, особи которой первоначально имеют такие же признаки, что и особи материнской популяции.

В модели предусмотрена возможность перехода популяций из одной экологической ниши в другую. Индекс мигрирующей популяции выбирался при помощи обращения к датчику псевдослучайных чисел (RND), причем участие в миграционном процессе полагалось для всех популяций равновероятным. Направление миграций также полагалось случайным, но ограниченным допустимыми путями перемещения животных (рис. 2.6.3.2). Если в той экологической нише, куда происходит миграция, нет свободного места, то мигранты занимают место наименее приспособленной популяции.

Рассматривался вариант моделирующего алгоритма, в котором миграции были не случайными, а направленными в сторону увеличения значения функции приспособленности. Компьютерные эксперименты показали, что такой подход требует более детального описания свойств экологических ниш, в противном случае эволюционный процесс неоправданно замедляется.

На рис. 2.6.3.3 приведена блок-схема моделирующего алгоритма. Кроме уже рассмотренных выше процессов, обратим внимание на механизм случайного выбора макромутаций (блоки 5 и 6).

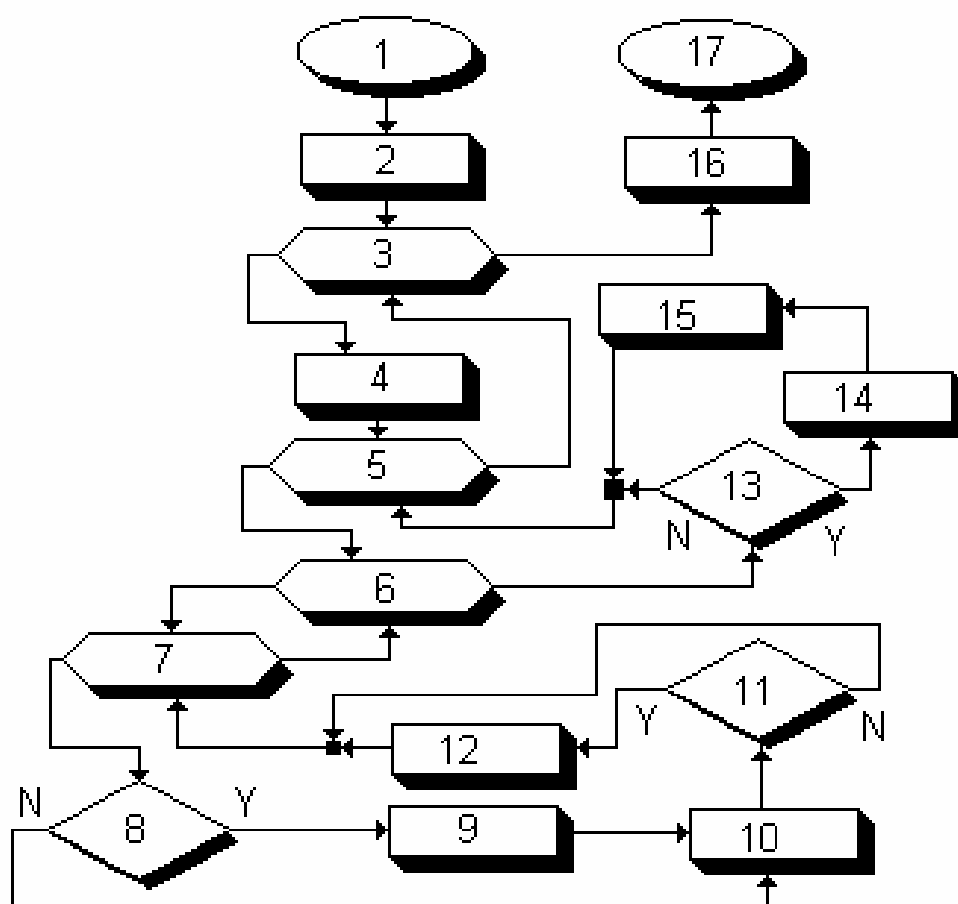


Рис. 2.6.3.3. Блок-схема программы модели эволюции байкальских гаммарид:

1 — начало, 2- ввод параметров, 3 — перебор по всем реализациям, 4- ввод начального состояния, 5 —прохождение заданного числа временных шагов, 6 — просмотр всех экологических ниш, 7 — просмотр всех популяций в данной экологической нише, 8 — происходит ли макромутация в данной популяции? (Y — да, N — нет), 9 — макромутация, 10 — имитация естественного отбора, нахождение популяций с максимальной и минимальной приспособленностью, наиболее приспособленная популяция занимает свободное место или становится на место наименее приспособленной, 11 — происходит ли переход в другую экологическую нишу? (Y — да, N — нет), 13 — переход популяции в другую экологическую нишу, 13 — прошло ли заданное число временных шагов, по прошествии которых следует анализировать результаты? (Y — да, N — нет), 14 — пополнение списка видов, классификация по родам, построение ранговой диаграммы обилия видов, 15 — графическая подпрограмма, выводящая на дисплей рисунки новых видов, 16 — статистическая обработка результатов, 17 — конец

Макромутации могут происходить равновероятно в любой популяции, существующей в данный момент времени, причем эта макромутация может касаться любого из признаков вида, который также выбирается по закону равномерного распределения. С вероятностью 0.5 может произойти увеличение на единицу градации признака и с такой же вероятностью может произойти его уменьшение на единицу. Так, например, из антенн нормального размера могут получиться антенны короткие и антенны длинные.

Поскольку процесс эволюции — процесс стохастический, то для его исследования требуется не одна реализация, а целый ансамбль реализаций. Поэтому в программе предусмотрено повторение процесса из одного и того же начального состояния и при тех же параметрах заданное число раз (блок 2 на рис. 2.6.3.3). Статистическая обработка ансамбля реализаций эволюционного процесса (блок 15 на рис. 2.6.3.3) включает в себя вычисление средних и дисперсии признаков, как по ансамблю в целом, так и по отдельным экологическим нишам, а так же определение статистических характеристик времени занятия гаммаридами новых экологических ниш.

Программа реализована на языке «Visual Basic 6.0» и снабжена графическим интерфейсом для оперативного вывода на экран дисплея эволюционного дерева и рисунков гаммарид, подобных приведенному на рис. 2.6.3.4 и 2.6.3.5.

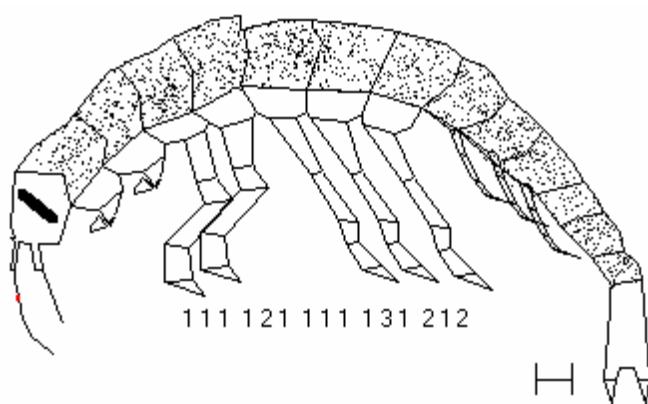


Рис. 2.6.3.4. Компьютерное изображение (синтезированное по коду состояния) исходного вида гаммарид

Все компьютерные эксперименты с моделью начинались с размещения одной популяции гаммарид с видовыми признаками «111121111131212» в экологическую нишу песчаного грунта (рис. 2.6.3.4). Это соответствует представлению о том, что предки современных байкальских гаммарид напоминали широко распространенный вид *Gammarus lacustris* (Бекман, Меншуткин, 1964).

Первый результат исследования модели эволюции байкальских гаммарид заключается в том, что через 40 временных шагов модель неизменно выходит на одно и то же псевдостационарное состояние. При этом пути достижения этого конечного состояния могут сильно различаться от одной реализации к другой. Например, минимальное время заселения илистого мелководья составило 8 временных шагов, а максимальное 309 временных шагов от начального состояния.

Время потребное на освоение гаммаридами таких экологических ниш как абиссаль и пелагиаль неизменно велико и редко бывает ниже 1 временных шагов модели. В таблице 2.6.3.3. приведены средние времена занятия экологических ниш и их стандартные отклонения. Наиболее быстро и уверенно гаммариды осваивают заросли губок, а наиболее трудно дается им выход в пелагиаль.

Наблюдаемый при исследовании модели процесс эволюции гаммарид можно разделить на три достаточно характерных этапа. Во время первого этапа, который продолжается от начала процесса до 160-6 временного шага модели, происходит первоначальное заселение экологических ниш. Этот период характеризуется очень высокой дисперсией признаков и колебаниями уровня приспособленности, который резко снижается при переходе гаммарид в новую нишу, но затем повышается по мере роста числа популяций в нише.

Второй этап начинается после заполнения всех ниш и достижения предельного количества популяций. Заканчивается этот этап от 20 до 30-ого временного шага от начала компьютерного эксперимента. Этот этап характеризуется неуклонным возрастанием уровня приспособленности гаммарид во всех экологических нишах.

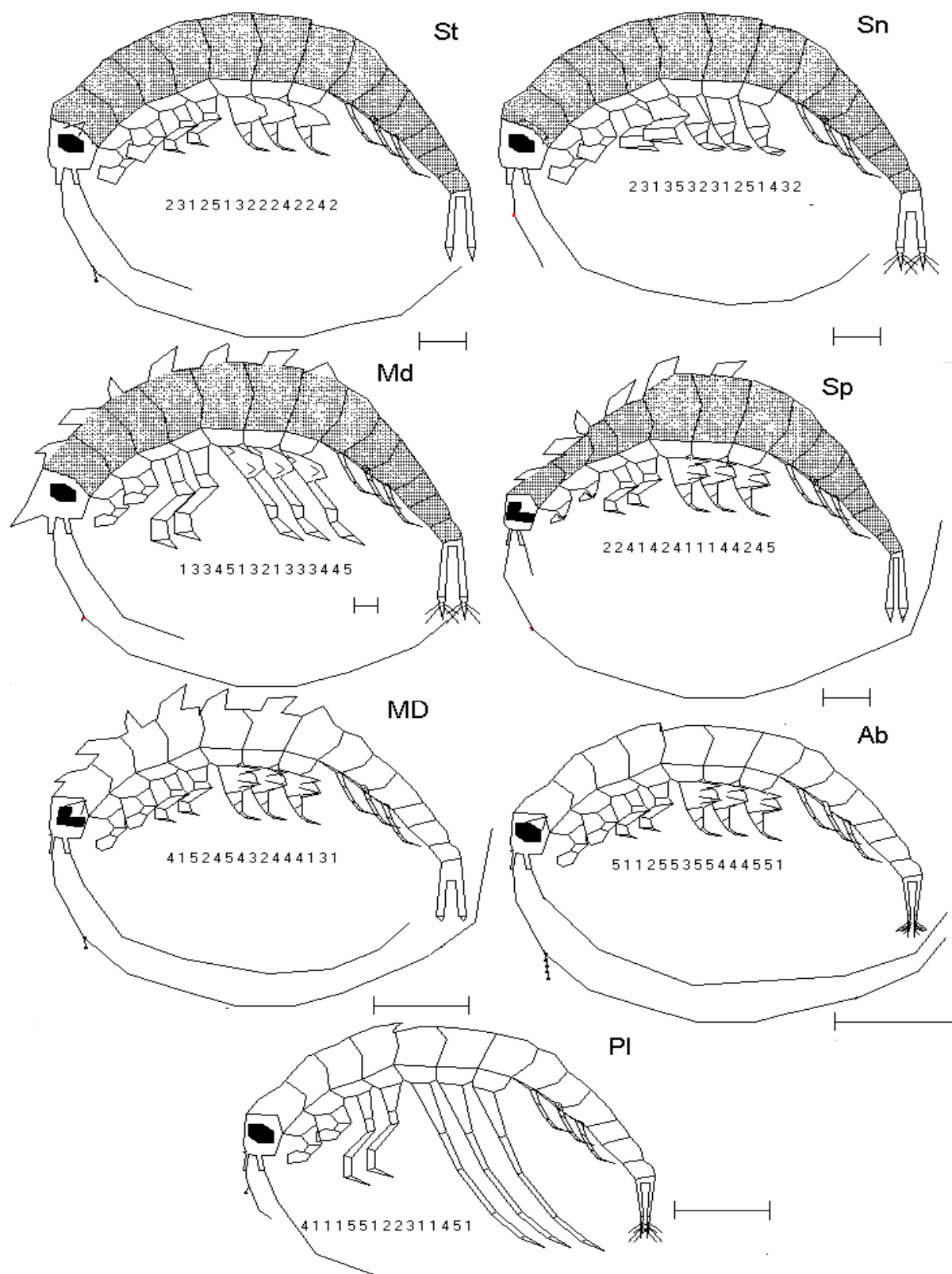


Рис. 2.6.3.5. Компьютерные изображения доминантных видов гаммарид на 10-ом временном шаге (обозначения биотопов как на рис. 2.6.3.2)

Отрезки прямых линий под изображениями показывают относительные размеры особи

Таблица 2.6.3.3

Времена занятия различных экологических ниш гаммаридами Байкала при исходном заселении песчаных мелководий (во временных шагах модели)

	Экологические ниши					
	каменистый грунт	илистый грунт	заросли губок	глубины 1-5 м	глубины более 5м	пелагиаль
Среднее время заселения	83.4	67.3	58.6	95.5	174.4	178.9
Ошибка средней	18.4	13.9	11.3	17.9	29.8	25.4

Третий этап связан с наступлением псевдостационарного состояния всей системы, при котором средние значения функции приспособленности и видовых признаков остаются постоянными и наблюдаются только флуктуации вокруг этих средних значений, которые вызваны макромутациями и миграциями. По терминологии Шмальгаузена этот этап соответствует типичному случаю стабилизирующего отбора.

На рис. 2.6.3.5 представлены характерные для третьего этапа виды гаммарид, обитающие в разных экологических нишах. Формы, обитающие в абиссали, относительно часто не имеют глаз, но доминантными такие виды бывали в компьютерных экспериментах редко.

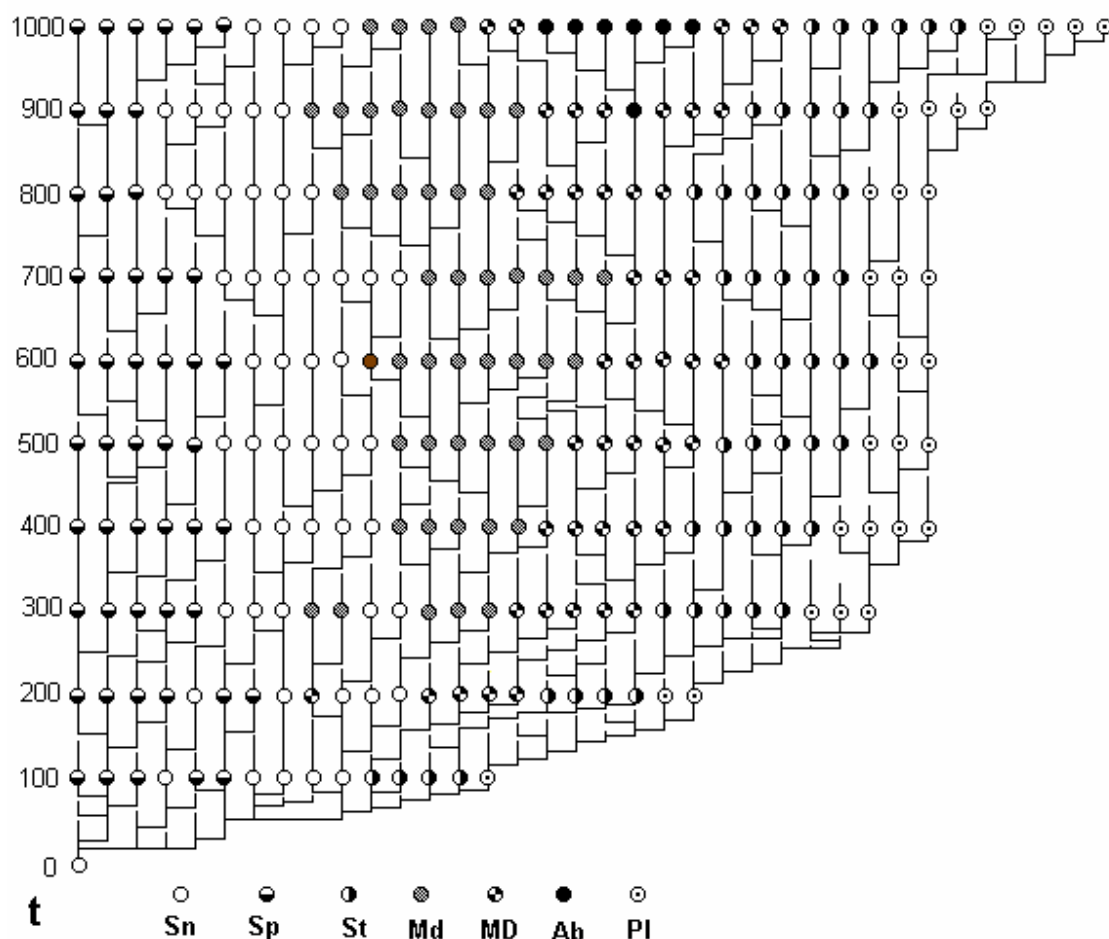


Рис. 2.6.3.6. Эволюционное дерево байкальских гаммарид за первые 10 временных шагов (t) компьютерной имитации

Обозначения биотопов как на рис. 2.6.3.2

Фрагмент эволюционного дерева, отражающий первый и второй периоды, представлен на рис. 2.6.3.6. Для возможности обозримого графического изображения выбран вариант с минимальным количеством популяций в одной экологической нише и высокой интенсивностью мутаций. В рассматриваемой реализации, в отличие от более реалистических экспериментов, выход в пелагиаль

произошел относительно рано (на 1-ом временном шаге) причем этот переход был единственным за все время эволюционного процесса. Освоение гаммаридами больших глубин в данной реализации происходило относительно поздно (на 9-ых временных шагах), причем характерна существенная дивергенция абиссальных форм. Заселение средних глубин шло в два этапа, первый раз исходными формами были обитатели песчаных грунтов, и это вселение кончилось неудачей — все виды вымерли. Второй этап (исходные формы — обитатели каменистых биотопов) оказался более удачным. Фауна зарослей губок оказалась очень стабильной — только один раз за все рассматриваемое время ее обитатели без особого успеха сделали попытку вернуться на песчаные биотопы.

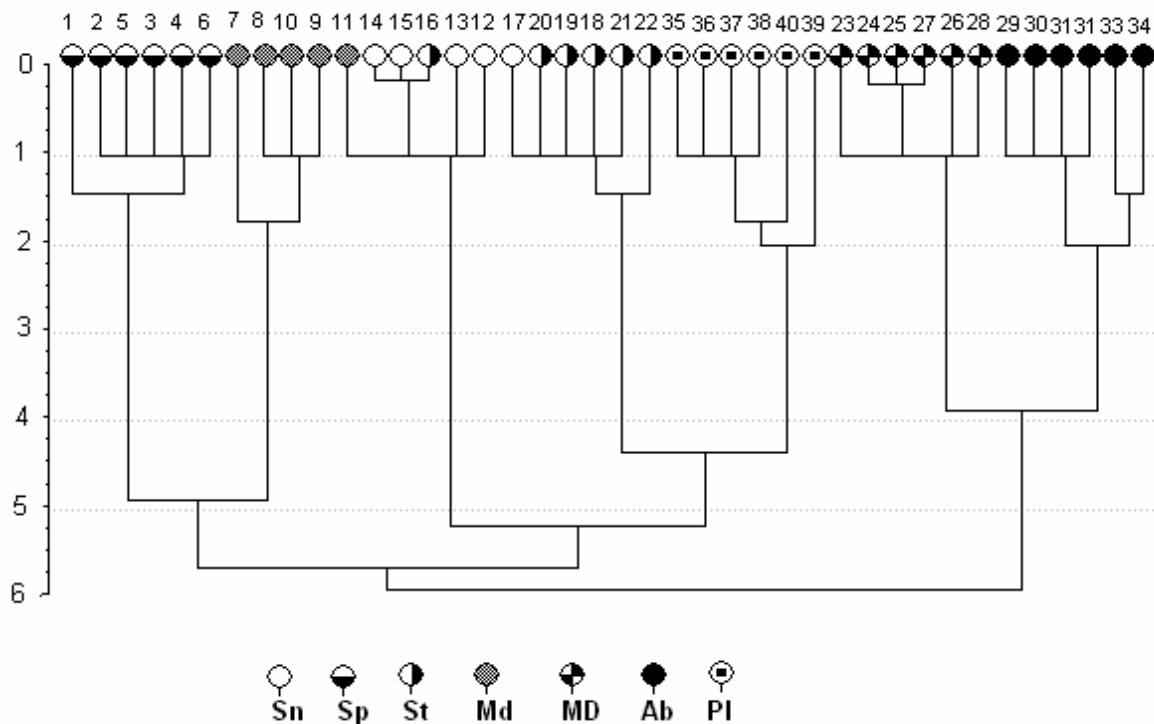


Рис. 2.6.3.7. Дендрограмма кластерного анализа гаммарид Байкала, при $t=10$ и возможности размещения в каждом биотопе не более 6 популяций. Расстояние между кластерами определялось по формуле для евклидова пространства, а кластеризация проводилась по методу медиан
Обозначения биотопов как на рис. 2.6.3.2

Заметим, что приведенные примеры относятся только к одной реализации эволюционного процесса, в других случаях при других значениях параметров (интенсивность мутаций, интенсивность миграционного процесса, большая емкость экологических ниш и более длительное время исследования) удавалось наблюдать гораздо более сложные формы видообразования.

На рис. 2.6.3.7. изображена дендрограмма кластерного анализа признаков гаммарид, соответствующая третьему этапу эволюционного процесса и той реализации, эволюционное древо которой изображено на рис. 2.6.3.6. Кластеры, соответствующие экологическим нишам, вполне объективно отражают филогенетические связи между отдельными видами. Однако в более сложных ситуациях это соответствие может не выполняться.

Исследование свойств отдельных реализаций эволюционного процесса показало, насколько непредсказуемыми и парадоксальными могут быть пути видообразования, даже при относительно простой модели. Например, был отмечен случай, когда в пелагиаль вышли абиссальные виды, у которых были полностью атрофированы глаза. Очень быстро эти формы не только восстановили утраченное зрение, но и достигли максимально возможного развития зрительного аппарата. Естественно, настаивать на том, что именно так происходило в Байкале, нет оснований, поскольку такое развитие эволюционных событий отмечалось меньше чем в 8% просмотренных реализаций.

На рис. 2.6.3.8. представлено ранговое распределение численности гаммарид при установившемся состоянии ($t=30$). Виды ранжированы по частоте их встречаемости от доминантного до видов представленных всего одной популяцией. Эта зависимость приближается к гиперболе (прямая линия в логарифмических координатах), что соответствует закону Ципфа-Мандельброта, который достаточно характерен не только для сообществ водных животных (Иванов, Суханов, 22), но и для широкого класса сложных эволюционирующих систем (Кудрин, 1989).

Тот факт, что эволюционный процесс, описываемый данной моделью, имеет устойчивое конечное псевдостационарное состояние (в отличие от реальной биологической эволюции, которая, по всей видимости, такого состояния не имеет), не должен вызывать удивления. При конечном и фиксированном наборе видовых признаков и их градаций альтернативой псевдостационарному состоянию могли бы быть только незатухающие колебания, но этого, как показали компьютерные эксперименты, не происходит.

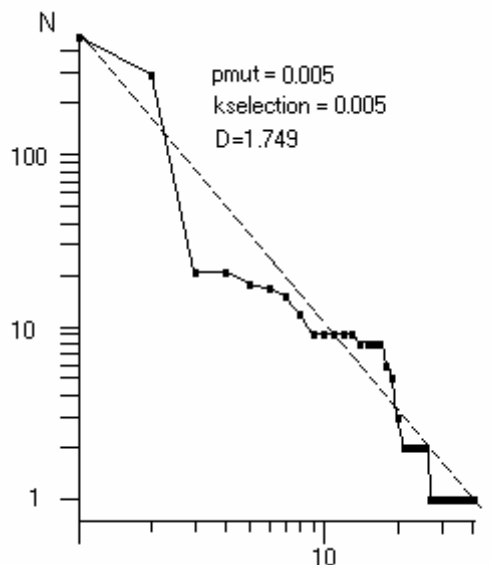


Рис. 2.6.3.8. Ранговая кривая байкальских гаммарид
По оси абсцисс — ранг вида, по оси ординат — численность. Масштаб по обеим осям логарифмический. Штриховая линия — гиперболическая модель Ципфа-Мандельброта

Поскольку в реальности мы можем наблюдать только одну единственную реализацию биологической эволюции, а в случае с гаммариды Байкала, не имеющих сколько-нибудь полной палеонтологической летописи, только одно состояние этого процесса, то не остается никаких надежд на верификацию созданной модели по стандартам принятым в экологическом моделировании (Jorgensen, 1988).

Смысл проделанной работы вовсе не в том, чтобы достоверно реконструировать филогенетическое древо гаммарид Байкала, а в том, чтобы указать, что требуется для такой реконструкции.

В модели предполагается постоянство абиотических условий в Байкале на протяжении всей истории эволюции байкальских гаммарид. Это слишком грубое приближение — в модель должны быть введены сведения об эволюции котловины Байкала, его гидрологического и климатического режимов.

При построении модели учитывались только морфологические признаки гаммарид. Для построения более реалистических функций приспособленности необходим учет еще и экологических и физиологических характеристик гаммарид и их жизненных циклов. Без этого, например, невозможно подойти к проблеме появления карликовых самцов.

В предложенной модели эволюция гаммарид рассматривается изолированно от эволюции других элементов экологической системы Байкала (например, рыб, потенциальных и реальных хищников по отношению к гаммаридам). В модели необходимо рассматривать не эволюцию одной систематической группы (даже такой яркой и впечатляющей как гаммариды Байкала), а всей экологической системы.

В качестве независимого материала для верификации модели целесообразно использовать данные генной систематики гаммарид Байкала (Огарков и др. 1997; Mashiko et al., 1997).

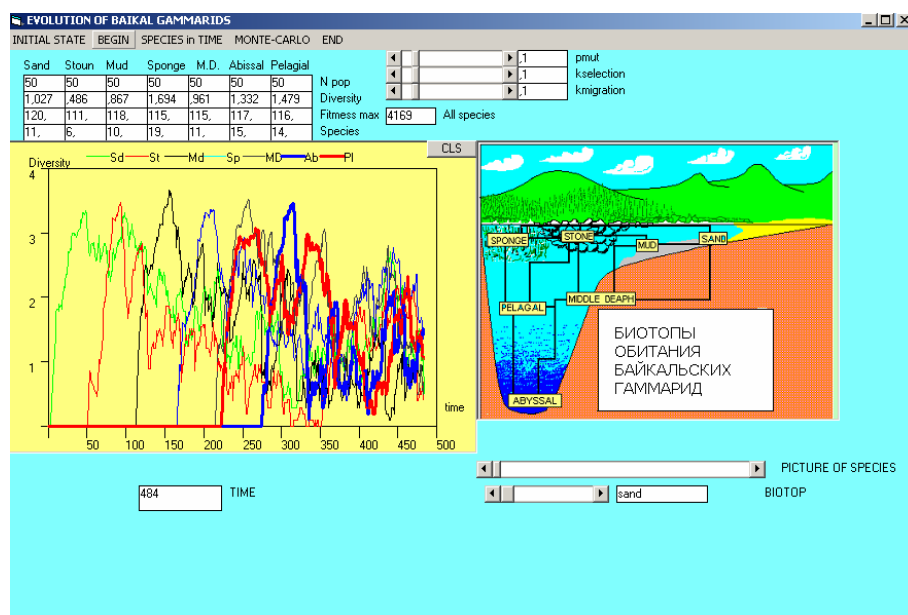


Рис. 2.6.3.9. Интерфейс программы, реализующей модель эволюции байкальских гаммарид

2.6.4. Модель эволюции хордовых

2.6.4.1. Простейший пример: выход позвоночных на сушу

Прежде чем приступить к изложению общей модели функциональной эволюции животных, рассмотрим простейший пример, который предназначен исключительно для демонстрации принципов построения основной модели и никак не претендует на содержательные результаты.

Предлагаемая модель посвящена процессу выхода позвоночных на сушу. Этот процесс сопровождается существенными перестройками функциональных систем дыхания, кровообращения, выделения и изменениями опорно-двигательного аппарата, нервной системы и органов чувств. В данном примере ограничимся только изменениями в системе дыхания (Z — жабры, P — легкие), выделения ($K=0$ — реабсорбция воды и солей отсутствует, $K=1$ — реабсорбция воды и солей есть), кровообращения ($V=0$ — одна петля кровообращения, двухкамерное сердце, $V=1$ — две петли кровообращения, трех камерное сердце), конструкции конечностей ($L=0$ — плавники, $L=1$ — конечности, приспособленные для ползания) и хвоста ($T=1$ — хвост имеет плавник, $T=0$ — хвост не имеет плавника).

На рис. 2.6.4.1.1 представлена схема эволюционирующего организма. Переменные, определяющие состояния этого организма являются двоичными, т.е. могут принимать значения только 0 и 1. При шести переменных это обеспечивает возможность описания $2^6=64$ различных описаний.

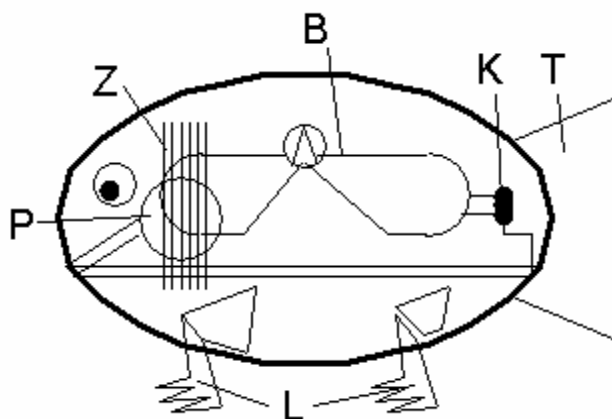


Рис. 2.6.4.1.1. Схема эволюционирующего организма:

V — кровообращение, K — выделение (почка), L — конечности, P — легкие, T — хвост, Z — жабры

Структура моделирующего алгоритма аналогична той, которая уже подробно рассматривалась в разделах 2.6.2 и 2.6.3, поэтому остановимся только на формулировке функций несовместимости (летальных мутаций) и приспособленности. Поскольку математический аппарат рассматриваемой модели — двузначная логика, то описание этих функций можно сделать только в словесном виде, хотя в компьютерной программе, естественно, употребляется аппарат Булевой алгебры.

Функция несовместимости устанавливает, что организм не может существовать, если он не обладает или легкими, или жабрами. Другое ограничение заключается в том, что двухкамерное сердце не может сочетаться с двумя петлями в системе кровообращения.

Функция приспособленности определяется исходя из следующих предположений. Если животное обитает в воде и имеет жабры, то степень его выживаемости существенно повышается. Наличие у обитателя водной среды системы реабсорбции, наоборот, ухудшает приспособленность, так как никак не способствует жизнедеятельности, но требует дополнительных энергетических затрат. Наличие плавников улучшает жизнеспособность гидробионтов, наличие же конечностей или безразлично или ухудшает жизнеспособность.

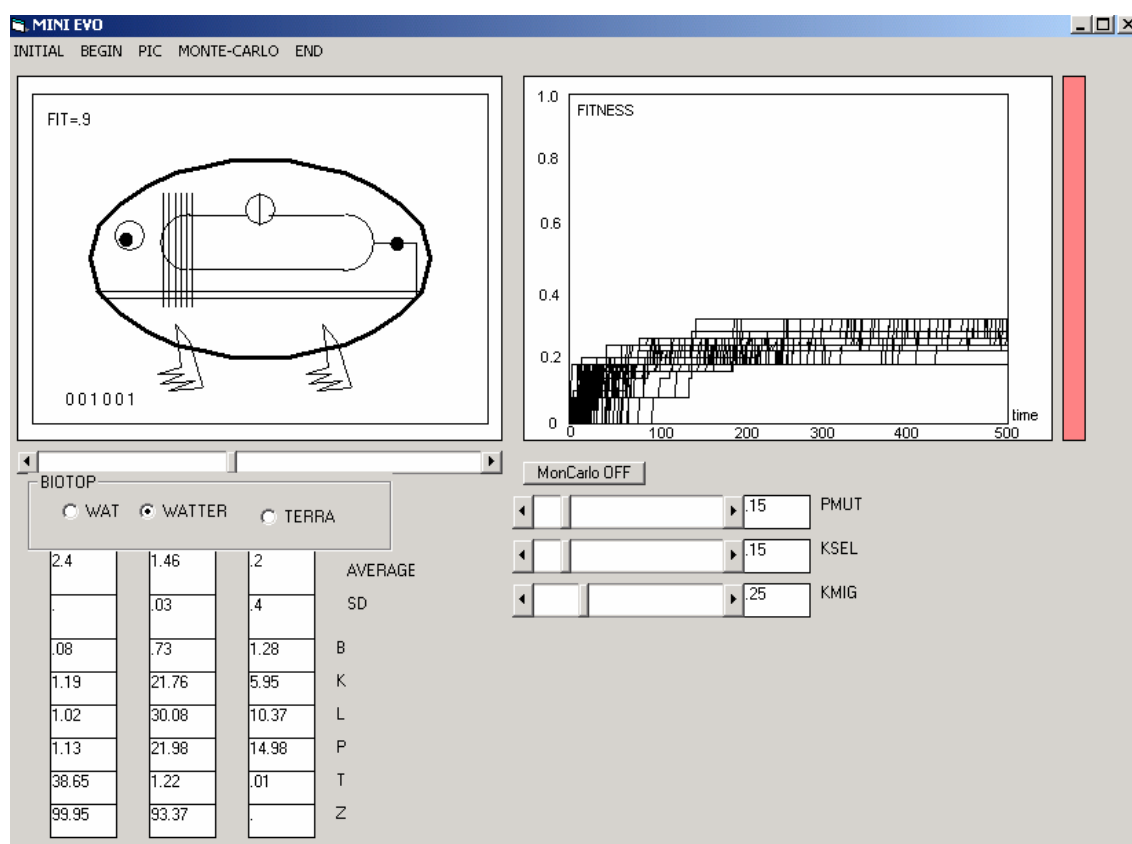


Рис. 2.6.4.1.2. Интерфейс программы, моделирующий выход позвоночных из воды на сушу

Главное меню INITIAL — установка начального состояния (только рыбы в водной среде), BEGIN — запуск процесса эволюции, PIC — просмотр рисунков организмов, MONTE-CARLO — включение метода Монте-Карло для исследования эволюционного процесса, END — выход из программы. PMUT — движок для изменения частоты мутаций, KSEL — движок для изменения интенсивности естественного отбора, KMIG — движок для изменения интенсивности миграций. AVERAGE — среднее значение функции приспособленности, SD — стандартное отклонение функции приспособленности, WAT — водная среда обитания, WATTER — среда обитания на границе земли и суши, TERRA — сухопутная среда обитания, Monte-Carlo, OFF — очистка графика, отображающего динамику изменения максимальной приспособленности во времени. B, K, L, P, T, Z — доля организмов, которые имеют данное свойство (обозначение как на рис. 4.1.1) после окончания компьютерного эксперимента. Например, в воде только 1.02% особей имели легкие, а 99.95% имели жабры.

Если организм обитает на границе водной и сухопутной среды (например, область литорали, болот или мангровых зарослей), то допускает совместное существование жабр и легких. Способность к реабсорбции воды и солей создает для организмов некоторое повышение функции приспособленности, имея в виду возможность пересыхания временных водоемов. Наличие плавников функцию приспособленности не увеличивает, а наличие конечностей, приспособленных для ползания, создает определенные преимущества. Второй круг кровообращения, при наличии легких, существенно увеличивает функцию приспособленности.

Если моделируемый организм претендует на длительное обитание в условиях суши, то наличие системы реабсорбции воды и солей приобретает существенное значение. Наличие жабр, даже рудиментарное, наоборот, снижает функцию приспособленности. Это же относится и к плавникам, а вот наличие конечностей, обеспечивающих перемещение по твердому субстрату, существенно повышает функцию приспособленности для организмов, обитающих на суше.

На рис. 2.6.4.1.2. представлен интерфейс программы, имитирующий выход позвоночных из воды на сушу. В начальном состоянии предполагается, что водная среда заселена достаточно приспособленными к ней рыбообразными организмами. Литоральная область и суша предполагаются не населенными, но обладающими достаточными пищевыми ресурсами.

Протекание эволюционного процесса можно регулировать тремя параметрами: интенсивностью мутаций (PMUT), напряженностью естественного отбора (KSEL) и интенсивностью миграций организмов из одного биотопа в соседний биотоп (RMIG). На рис. 2.6.4.1.2. в правой части интерфейса представлен график изменения максимальной приспособленности организмов в литоральной области для 1 реализаций случайного процесса эволюции при фиксированном значении параметров.

Один из возможных путей выхода позвоночных на сушу представлен на рис. 2.6.4.1.3. Возможны и другие пути. В момент начала выхода животных из литоральной области на сушу во всех случаях отмечалось максимальное разнообразие видов, обитающих в литоральной области. По мере освоение суши разнообразие в литоральной области сокращалось, а на суше разнообразие возрастало.

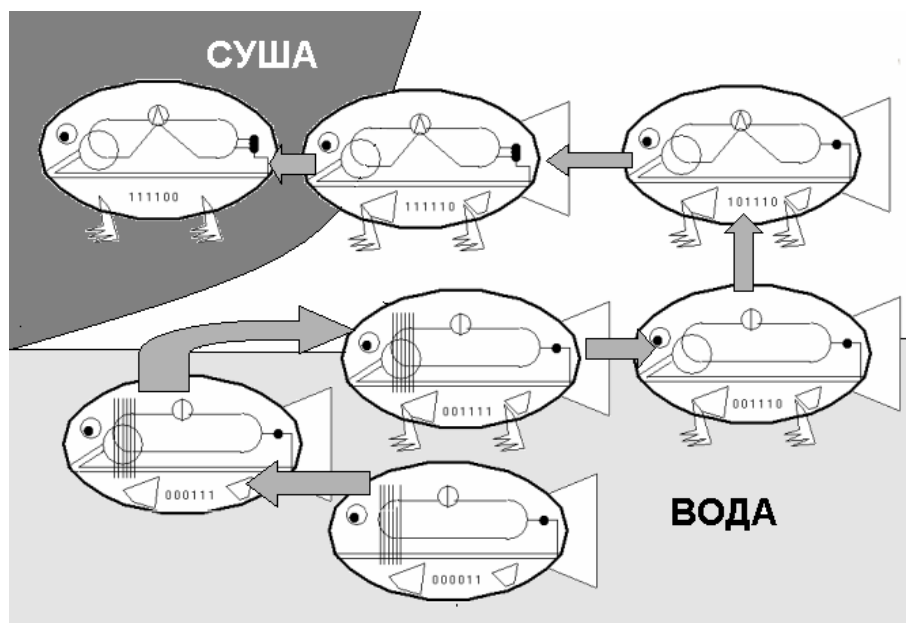


Рис. 2.6.4.1.3. Один из возможных путей выхода позвоночных на сушу

На рис. 2.6.4.1.4. представлено изменение средней приспособленности организмов в литоральной зоне и на суше с течением времени.

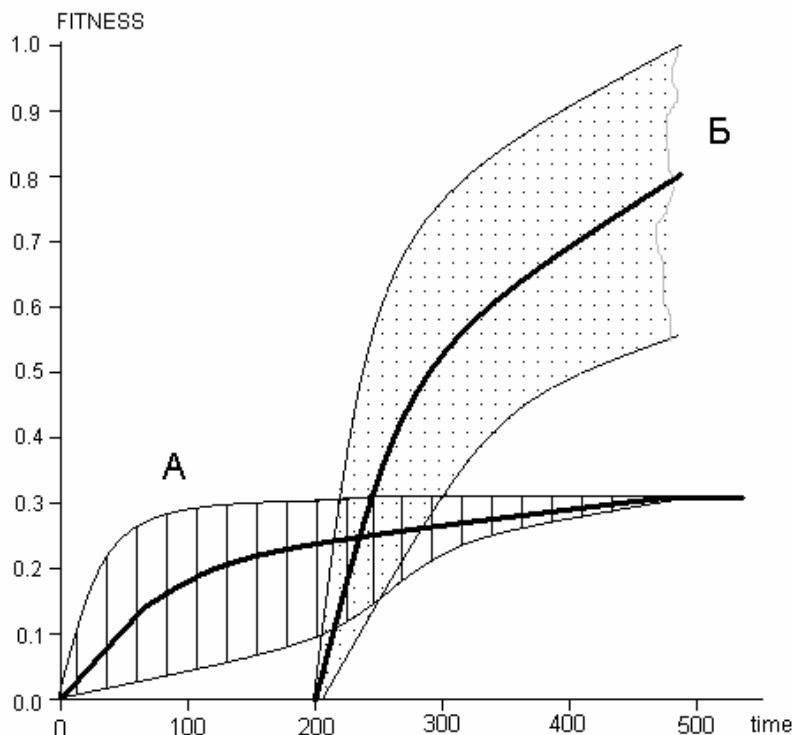


Рис.2.6.4.1.4. Изменение во времени средней приспособленности (FITNESS) для животных обитающих в литоральной области (А) и вышедших на сушу (Б). Жирными линиями показаны средние значения, а тонкими области разброса значений с доверительной вероятностью 0.9

2.6.4.2. Общая модель эволюции хордовых животных

Настоящий раздел представляет собой описание развития модели, рассмотренной в разделе 2.6.4.1. Это развитие заключается в увеличении количества свойств моделируемых организмов и расширении числа биотопов и экологических ниш, которые могут занимать эти организмы.

Большинство выполненных модели эволюционного процесса учитывали, в основном, только морфологические признаки животных (раздел 2.6.2). Однако для имитации такого события, как выход позвоночных животных на сушу, одних морфологических признаков не достаточно и приходится обратиться к данным по сравнительной и эволюционной физиологии (Орбели, 1964; Проссер, Браун, 1967; Иванов, Суханов, 22), а так же физико-химическим аспектам биологической эволюции (Шноль, 1979). Дело в том, что переход от водной среды обитания к наземному образу жизни является типичным примером ароморфоза, связанным с перестройкой почти всех жизненных систем организма. В первую очередь это относится к системе дыхания и водно-солевого обмена. Если в системе дыхания происходит смена жабр на легкие и возможен компромиссный вариант, когда присутствуют и жабры и легкие (например, двоякодышащие рыбы), то системе выделения при выходе на сушу приходится изменять свои функции на диаметрально противоположные. Так, вместо интенсивного выведения воды, как это имеет место у пресноводных рыб, в сухопутных условиях система выделения должна принимать все меры к сохранению и экономии воды в организме. Если система выделения морских рыб должно обеспечивать интенсивный выброс солей, попадающих в организм с морской водой, то для наземного животного актуальна проблема сохранения в организме многих веществ, которые содержатся в пище в ограниченных количествах. Таким образом, модель, предназначенная для имитации смены среды обитания должна включать в себя физиологические характеристики организма, иными словами моделировать процессы эволюции функций.

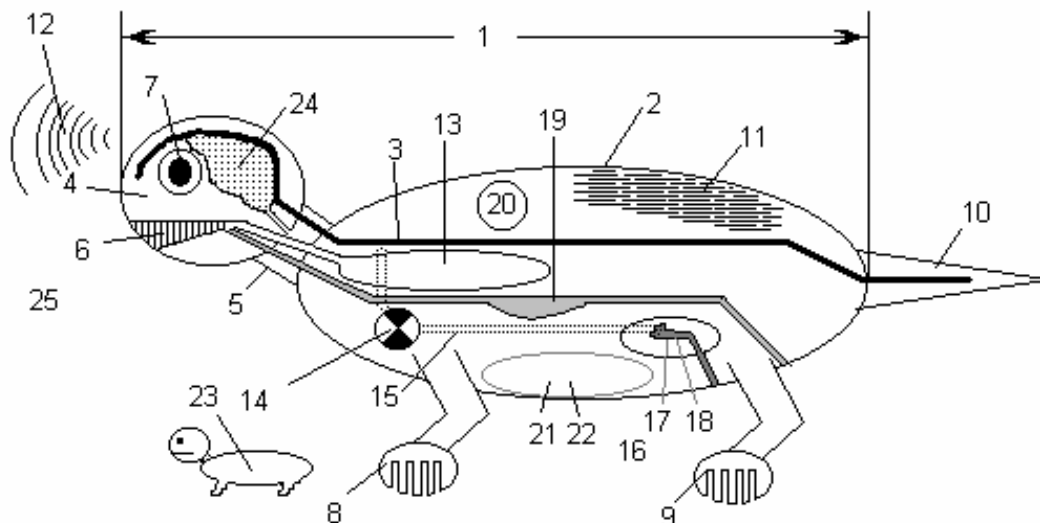


Рис.2.6.4.2.1. Схема свойств моделируемого животного:

1 — длина тела, 2 — форма тела, 3 — скелет, 4 — голова, 5 — шея, 6-ротовой аппарат, 7 — глаза, 8 — передние конечности, 9 — задние конечности, 10 — хвост, 11 — кожные покровы, 12 — средства локации, 13 — органы дыхания, 14 — кровеносная система, 15 — содержание мочевины в крови, 16 — наличие солевых желез, 17 — регуляция солевого баланса, 18 — регуляция водного баланса, 19 — система пищеварения, 20 — терморегуляция, 21 — плодовитость, 22 — система размножения, 23 — забота о потомстве, 24 — нервная система, 25 — поведение

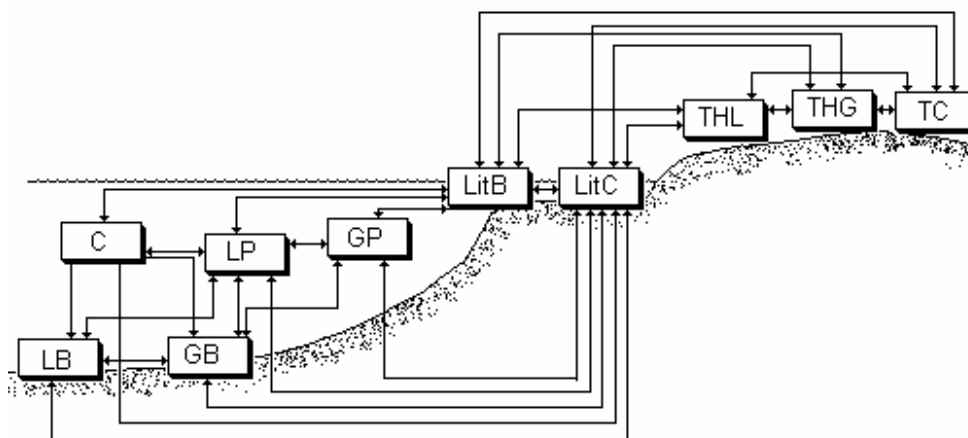


Рис. 2.6.4.2.2. Схема возможных переходов между экологическими нишами:

LB — мелкие морские бентофаги, GB — крупные морские бентофаги, LP — мелкие планктофаги, GP — крупные планктофаги, C — морские хищники, LitB — эврифаги и бентофаги литорали, LitC — хищники литорали, THL — мелкие сухопутные травоядные, THG — крупные сухопутные травоядные, TC — сухопутные хищники

Таблица 2.6.4.2.1

Описание признаков животных, принятых в модели

	Признак	Градация Признаков				
		1	2	3	4	5
1	Длина тела	5 см	20 см	50 см	1 м	2 м
2	Форма тела	Сфероидальная	Немного вытянутая	Вытянутая	Очень вытянутая	Змееобразная
3	Скелет	Хорда	Хорда+хрящи	Хрящевой	Костный+хрящевой	Костный
4	Голова	Нет	Без челюстей	Хрящевая с челюстями	Костная с челюстями	Развитая костная с челюстями
5	Шея	Нет	Очень короткая	Короткая	Средняя	Длинная
6	Ротовой аппарат	Примитивный	Фильтрационный	Бентофага	Травоядного	Хищника
7	Глаза	Нет	Примитивные	Средние	Развитые	Очень развитые
8	Передние конечности	Нет	Плавники	Примитивные лапы	С копытами	С когтями
9	Задние конечности	Нет	Плавники	Примитивные лапы	С копытами	С когтями
10	Хвост	Нет	С плавником	Короткий	Средний	Длинный
11	Кожные покровы	Примитивные	Слизистые	Чешуя	Панцирь	Шерсть
12	Средства локации	Нет	Боковая линия	Гидролокация	Эхолокация	Термолокация
13	Органы дыхания	Примитивные жабры	Развитые жабры	Жабры + Примитивные легкие	Легкие	Развитые легкие
14	Кровеносная система	1 круг + примитивное сердце	1 круг + развитое сердце	2 круга + 3-х камерное сердце	2 круга + 4-х камерное сердце	2 круга + развитое 4-х камерное сердце
15	Содержание мочевины в крови	Нет	Есть	-----	-----	-----
16	Наличие солевых желез	Нет	Есть	-----	-----	-----
17	Регуляция солевого баланса	Примитивная	Экскреция солей	Слабая реабсорбция	Реабсорбция	Развитая реабсорбция
18	Регуляция водного баланса	Примитивная	Экскреция воды	Слабая реабсорбция	Реабсорбция	Развитая реабсорбция
19	Система пищеварения	Примитивная	Низкое развитие	Среднее развитие	Развитая	Очень развитая
20	Терморегуляция	Нет	Слабая	Развитая	-----	-----
21	Плодовитость	Очень высокая	Высокая	Средняя	Низкая	Очень низкая
22	Система размножения	Икра	Яйца	Живорождение	Примитивная плацента	Плацента
23	Забота о потомстве	Нет	Нет	Примитивное	Питание молоком	Питание молоком + обучение
24	Нервная система	Примитивная	Низкое развитие	Среднее развитие	Развитая	Сложная интегративная
25	Поведение	Примитивное	Низкое развитие	Среднее развитие	Развитая	Сложное

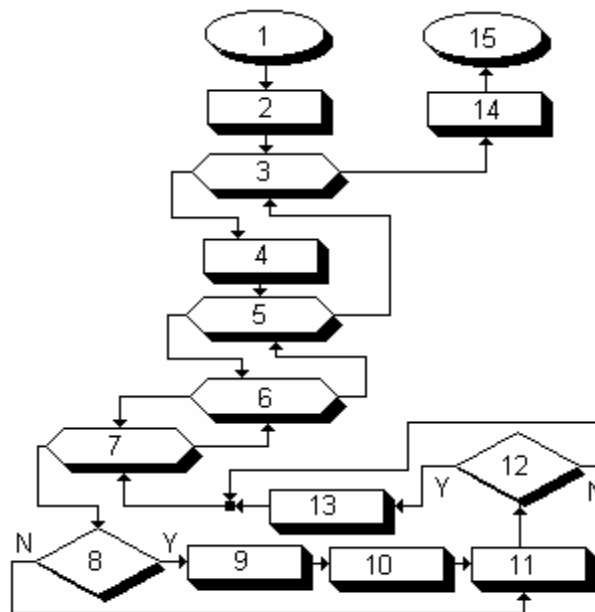


Рис.2.6.4.2.3. Блок-схема программы модели выхода позвоночных на сушу.:

1 — начало, 2 — ввод параметров, 3 — перебор по всем реализациям, 4 — ввод начального состояния, 5 — прохождение заданного числа временных шагов, 6 — просмотр всех экологических ниш, 7 — просмотр всех популяций в данной экологической нише, 8 — происходит ли макромутация в данной популяции? (Y — да, N — нет), 9 — автомат, имитирующий макромутации данного свойства, 10 — проверка на совместимость новых свойств, в случае несовместимости мутация признается летальной, 11 — имитация естественного отбора, нахождение популяций с максимальной и минимальной приспособленностью, наиболее приспособленная популяция занимает свободное место или становится на место наименее приспособленной, 12 — происходит ли переход в другую экологическую нишу? (Y — да, N — нет), 13 — переход популяции в другую экологическую нишу с проверкой возможности существования в новых условиях, 14 — статистическая обработка результатов экспериментов по методу Монте-Карло, 15 — конец.

Рассматривая в настоящем разделе модель, в принципе, похожа на модели, описанные в разделах 2.6.1, с той разницей, что список свойств эволюционирующего животного существенно расширен, а трофическим и иным взаимоотношениям популяций на уровне сообщества и экосистемы уделяется меньше внимания. На рис. 2.6.4.2.1 представлена схема элемента модели — животного, а в таблице 2.6.4.2.1 представлено перечисление тех состояний, которые могут принимать те или иные свойства. Обращаем внимание на фрагментарность и предельную упрощенность описаний свойств модельного организма. По существу, для описания каждой градации свойств следовало бы создавать специальную подмодель, например для системы водно-солевого обмена (Наточин и др., 1975), однако такой подход настолько усложнил бы модель, что ее исследование стало бы невозможным даже при современном уровне вычислительной техники. Тем более что для многих случаев создание подобных моделей вообще проблематично, например, для развития нервной системы, включая функции полушарий головного мозга и управляющих систем (Балонов и др., 1981).

Схема расположения экологических ниш и возможных переходов между ними приведена на рис.2.6.4.1.2.

На рис. 2.6.4.2.3 приведена блок-схема программы. В качестве начального состояния во всех случаях полагается животное, прообразом для которого служил ланцетник. Это животное прими-

тивное по своему строению (код 111111112111111111151111), не имеющее черепа, конечностей и органов чувств. Только на хвосте имеется плавник. Размножается это животное икрой и имеет высокую плодовитость (свойство 21). Размещается это животное в экологической нише мелких бентофагов, обитающих в морской воде.

Функция приспособленности (Fitness) задается так же, как это описано в разделе 2.6.1, но в виде матрицы, причем оценки каждого свойства задаются в диапазоне от 1 до 10. Если комбинация значения данного признака и экологической ниши является невозможной (например, сочетание дыхания жабрами с наземным образом жизни или фильтрующий ротовой аппарат для хищника), то данный элемент матрицы приспособленности принимал отрицательное значение (–1), что служило сигналом к возникновению летальной мутации.

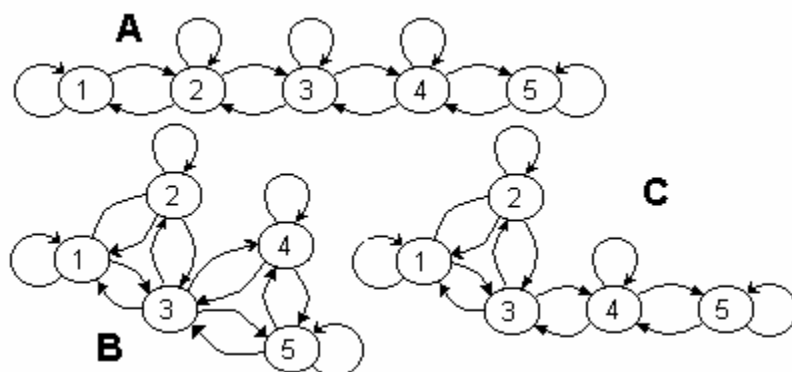


Рис. 2.6.4.2.4. Графы переходов автоматов, имитирующих свойства животного:

А — длина тела (1 — 5 см, 2 — 20 см, 3 — 50 см, 4 — 1 м, 5 — 2 м), В — ротовой аппарат (1 — примитивный, 2 — фильтрующий, 3 — эврифаг-бентофаг, 4 — хищный, 5 — травоядный), С — хвост (1 — нет, 2 — с плавником, 3 — короткий, 4 — средний, 5 — длинный)

В отличие от схемы имитации мутаций, описанной в разделе 2.6.1, в данной модели каждое свойство представлялось в виде конечного вероятностного автомата с пятью состояниями (Мелихов, 1971). На рис. 2.6.4.2.3 представлены графы переходов для некоторых свойств. Петля на графе соответствует сохранению данного свойства в прежнем виде, а переход в новое состояние — мутации. Для такого свойства, как линейные размеры тела, естественны мутационные переходы от меньших размеров к большим и обратно (рис. 2.6.4.2.3 А). Однако для устройства ротового аппарата (рис. 2.6.4.2.3В) приходится предусмотреть возможность перехода от примитивной конструкции (1) к фильтрующему (2) и собирающему (3), причем оба возможных перехода полагаются равновероятными. Вероятность перехода к хищному способу питания полагалась выше, чем обратный переход от хищничества к питанию растительной пищей.

После прохождения блока мутаций в модели была предусмотрена проверка на совместимость новых свойств особи. Например, полагалось, что сложные формы поведения или обучение потомства (свойство 23) невозможны при примитивной или слабо развитой интегративной функции нервной системы. Аналогично наличие когтей и копыт на конечностях считалось невозможным при обитании в водной среде. При отсутствии черепа считалось, что создание высокоразвитой нервной системы не реально и т.п.

В блоке миграции предусматривалась возможность перехода животных из одной экологической ниши в другую. В зону литорали можно было попасть как из водных биотопов, так и из наземных, а вот прямые переходы из водной среды в наземную были запрещены. При дальнейшем исследовании программы выяснилось, что этот запрет был излишним, так как организмам, живущим в водной среде при резком переходе к наземным условиям выжить, никогда не удавалось. Обратные переходы, хотя и очень редко, происходили, поскольку запрет на дыхание легкими в водной среде не был предусмотрен.

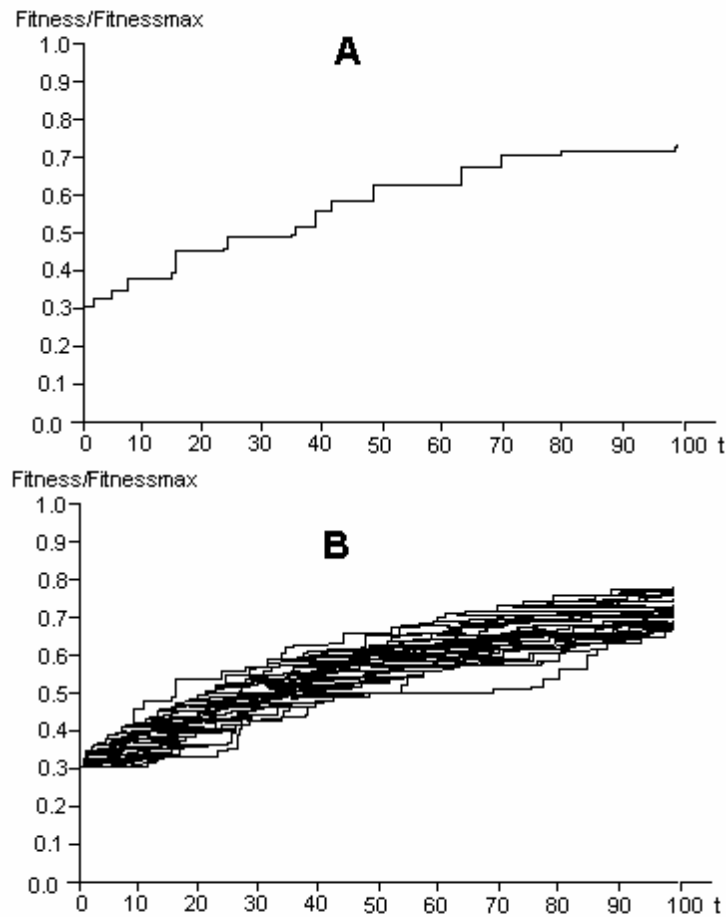


Рис. 2.6.4.2.5. Изменение во времени относительной приспособленности в экологической нише мелких морских бентофагов:

А — одна реализация, В — 50 реализаций случайного процесса при постоянных внешних условиях.

Механизм перехода из одной экологической ниши в другую полагался случайным и равновероятным во всех разрешенных направлениях.

Имитация естественного отбора происходила так же, как и в предыдущих моделях. При вычислении величины функции приспособленности для данной экологической ниши учитывались значения всех 25 признаков животного.

Описание свойств модели начнем с простейшего случая, когда имеется всего одна экологическая ниша, например мелких морских бентофагов. На рис. 2.6.4.1.5 представлено изменение относительной приспособленности животных (отношение приспособленности в данный момент времени к максимально возможному значению) за первые 1 временных шагов функционирования модели. Характерной чертой этой функции является ее ступенчатость, т.е. процесс эволюции идет не гладко и постепенно, а отдельными скачками, которые наступают иногда после длительного зстоя.

На рис. 2.6.4.2.6 представлены времена заселения биотопов от начального состояния для системы, состоящей из 10 экологических ниш. Первое, что бросается в глаза, это очень большой разброс времен заселения, который для мелких планктофагов может достигать трех порядков. Это означает, что мелкие планктофаги могут появляться или почти сразу после начала компьютерного эксперимента (вселения мелких бентофагов типа ланцетника), или их появление задерживается более чем на 20 временных шагов, когда суша (в данной реализации) уже была освоена позвоночными.

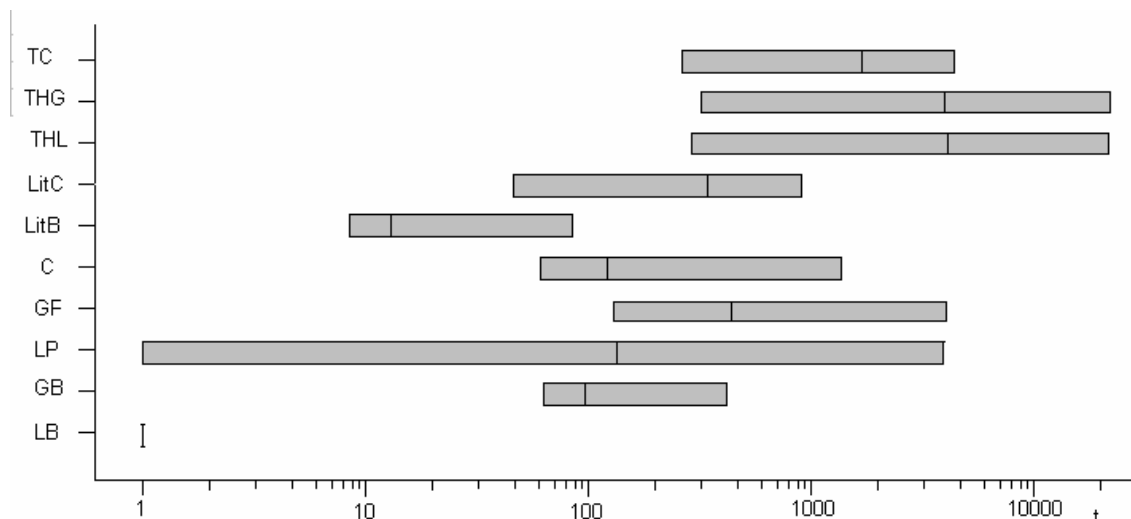


Рис. 2.6.4.2.6. Времена занятия экологических ниш в процессе эволюции:

LB — мелкие морские бентофаги, GB — крупные морские бентофаги, LP — мелкие планктофаги, GP — крупные планктофаги, C — морские хищники, LitB — эврифаги и бентофаги литорали, LitC — хищники литорали, THL — мелкие сухопутные травоядные, THG — крупные сухопутные травоядные, TC — сухопутные хищники. Шкала времени логарифмическая.

Другая черта связана с группировкой траекторий эволюционных процессов около некоторого средней или наиболее часто встречающейся траектории (рис. 2.6.4.2.4В), что характерно для эргодических случайных процессов. Однако дальнейшее исследование модели, состоящей из нескольких экологических ниш, демонстрирует более сложное поведение системы

Выход на сушу осуществлялся по двум, резко отличным друг от друга вариантам. По первому варианту первыми выходили нехищные обитатели литорали с характеристиками близкими к характеристикам амфибий, которые приобретали способность обходиться ограниченным количеством воды путем развития системы реабсорбции воды в почках и появлению панциря. В дальнейшем эволюция шла по пути появления хищников тип пресмыкающихся. В этом случае эволюция наземных животных шла быстро, и укладывалась до появления плацентарных теплокровных животных в несколько сотен временных шагов.

Второй вариант, который встречался значительно реже, чем первый, заключался в том, что на сушу первыми выходили хищники. Этот вариант предполагал, что к этому времени суша уже была заселена какими-то другими животными, например членистоногими, и хищникам было чем питаться. В этом случае появление травоядных сухопутных животных существенно задерживалось (иногда на 20—50 временных шагов).

Сам момент выхода на сушу носил скачкообразный характер, и момент его наступления не имел каких-либо четких предвестников в состоянии водной экологической системы. Двоякодышащие рыбы могли существовать тысячи временных шагов, но это не приводило к образованию сухопутных форм. Появлялись и исчезали примитивные лапы на месте плавников, но переход к наземному существованию требовал удачной комбинации сразу нескольких макромутаций, что приводило к очень большому разбросу времени наступления этого события.

На рис. 2.6.4.2.7 представлены гистограммы распределения некоторых свойств для всей системы в процессе эволюции для одной реализации со средней интенсивностью мутаций и переходов из одной экологической ниши в другую. На начальных стадиях процесса преобладают примитивные свойства животных, однако относительно быстро ($t=60$) хорда заменяется на хрящевой скелет у подавляющего числа рыбоподобных животных. Не менее быстро появляются плавники ($E1=2$) и развитые жабры ($R=2$), однако нервная система сохраняется на примитивном уровне.

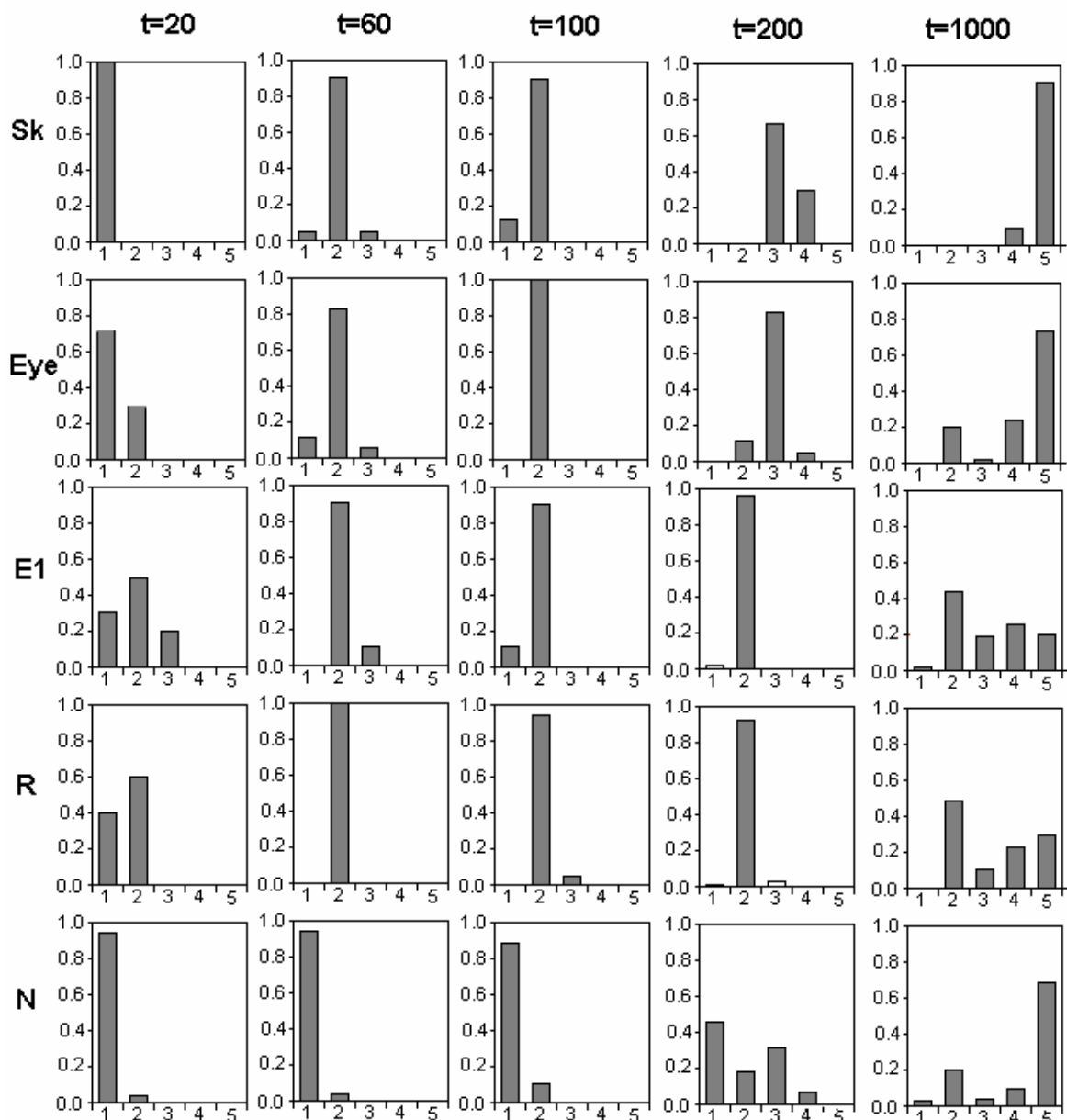


Рис. 2.6.4.2.7. Гистограммы распределения свойств животных по всей системе в зависимости от времени. При $t=10$ выход части животных на сушу уже произошел:

Sk — скелет, Eye — глаза, E1 — передние конечности, R — органы дыхания, N — нервная система. Градации свойств соответствуют таблице 2.6.4.2.1.

В состоянии системы, которое предшествует событию выхода на сушу ($t=60$), отмечается развитие костного скелета, развитых органов чувств (особенно боковой линии, что не показано на рис. 2.6.4.2.6), дыхные примитивными легкими с сохранением жабр имеет не более 5% видов. Однако нервная система претерпевает достаточно сильные изменения в сторону развития ее интегративных свойств и увеличения головного мозга.

Освоение животными суши, даже на начальных стадиях этого процесса ($t=10$), приводит к существенному изменению гистограмм распределения свойств животных. Наличие костного скелета становится доминантным не только для вышедших на сушу, но и для тех животных, которые остались жить в водной среде. Появление конечностей не только в виде примитивных лап, но и приспособленных для бега и хватания ($E1=4$ и $E1=5$) существенно увеличило общее разнообразие всей эволюционирующей системы. Это же можно сказать и системе дыхания, кровообращения и выде-

ления. В развитии нервной системы доминирующую роль стали играть образования, приспособленные к сложному поведению, при сохранении всех остальных форм, предусмотренных в модели.

На рис. 2.6.4.2.8 представлено изменение индекса разнообразия свойств особей для каждой экологической ниши в зависимости от времени для одной реализации эволюционного процесса. При начальном заполнении экологической ниши разнообразие признаков резко возрастает, затем достигает максимума, после чего снижается до некоторого, характерного для данной экологической ниши, уровня. В стационарном состоянии, которое наступает через 5 — 10 временных шагов после занятия ниши, индекс разнообразия испытывает беспорядочные колебания около некоторого среднего уровня. Характерно, что у водных животных индекс разнообразия выше, чем у наземных. Максимальным разнообразием свойств обладали хищные животные, обитающие на границе двух сред воды и суши (хищники литорали — LitC).

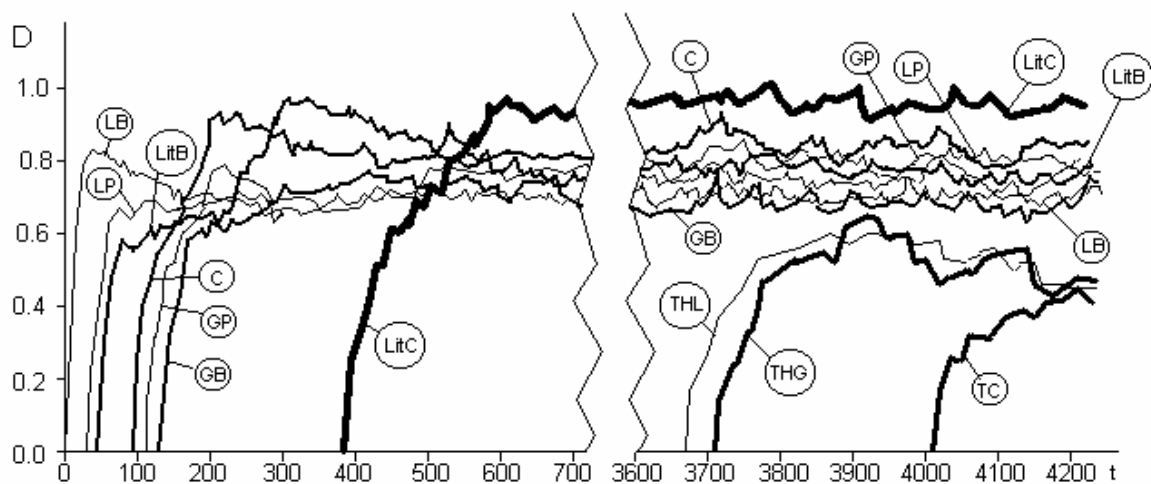


Рис. 2.6.4.2.8. Изменение индекса разнообразия (D) в зависимости от времени (t) для различных экологических ниш:

LB — мелкие морские бентофаги, GB — крупные морские бентофаги, LP — мелкие планктофаги, GP — крупные планктофаги, C — морские хищники, LitB — эврифаги и бентофаги литорали, LitC — хищники литорали, THL — мелкие сухопутные травоядные, THG — крупные сухопутные травоядные, TC — сухопутные хищники.

Разработанная модель преследует скорее методические и иллюстративные цели, чем действительное выяснение того, как именно позвоночные животные выходили на сушу. Для привязки к конкретной временной шкале и палеонтологическим данным данная модель еще слишком примитивна. Уложить в пять градаций свойства N (нервная система) все развитие от недифференцированного мозга ланцетника до мозга приматов с корой полушарий головного мозга, конечно, наивно. То же самое можно сказать и об эволюции других функций от локомоторного аппарата плавающих или бегающих животных, до эндокринной и пищеварительной системы. Смысл проделанной работы в том, чтобы показать реальную возможность представления громадного объема информации, накопленного эволюционной физиологией и сопредельными науками, в форме целостной модели.

Стремительность развития средств и методов компьютерного моделирования столь велика, что задачи, которые в настоящее время полагаются нереальными и фантастическими, в очень недалеком будущем могут стать не только действительностью, но и необходимостью. Достаточно напомнить, что еще 20—30 лет назад моделирование природных ресурсов целой страны с конкретной привязкой к реально существующим ландшафтам, казалась неосуществимой. В настоящее время сочетание спутниковых средств наблюдения, развитых геоинформационных систем, мощных средств компьютерной имитации в сочетании с теорией экономико-экологического моделирования делает не только возможным, но и экономически выгодным разработку моделей целых регионов (например, Childress et al., 22). Подобно этому, моделирование эволюционных процессов, кажущееся сегодня столь далеким от практического использования и реального воплощения, может через несколько десятилетий оказаться действенным инструментом в деле сохранения биологического разнообразия живой природы в условиях сильнейшего воздействия антропогенных факторов.

2.6.4.3. Сравнение дарвиновской и недарвиновской модели эволюции

(Модель эволюции сообщества рыб при различных гипотезах о типе эволюционного процесса)

Синтетическая теория биологической эволюции (Тимофеев-Рессовский и др., 1975) предусматривает наличие случайных ненаправленных мутаций в качестве одного из своих основных положений. Именно такая точка зрения была использована при построении всех предыдущих моделей. Однако имеется достаточно много публикаций (Берг, 1977; Lima-de-Faria, 1988; Гродницкий, 2000), в которых это положение подвергается критике или сомнению. Цель настоящего раздела заключается в том, чтобы выяснить, к каким эволюционными последствиям может привести принятие или непринятие дарвиновского принципа о случайном характере мутационных изменений, которые создают материал для естественного отбора. Прodelать такую работу с использованием живого материала принципиально невозможно, поэтому остается только путь математического моделирования или компьютерной имитации. Несмотря на многочисленные попытки, надежной математической модели биологической эволюции пока не создано и, более того, есть серьезные сомнения в возможности ее создания, во всяком случае, в таком виде, как существующие модели теоретической физики (Nalimov, 1985). Поэтому остается путь компьютерной имитации, который, особенно при применении объектно-ориентированного подхода, не связан с жесткими ограничениями, свойственными формулировке и решению задачи при помощи дифференциальных уравнений.

В настоящем разделе используется та же самая модель эволюции сообщества рыб, которая рассматривалась в разделе 2.6.1, с некоторыми существенными изменениями и дополнениями.

Первое изменение состоит в том, что функция приспособленности (Fitness) является не дискретной, а непрерывной функцией свойств особи, причем сами свойства особи задаются в виде действительных чисел определенных в диапазоне от 0 до 1. Для их преобразования использованы не матрицы, как в предыдущем разделе, а функции нечеткой логики (раздел 1.2.5). Такое усовершенствование не только создает плавность при функционировании модели (что вполне оправдано биологически), но и облегчает отладку и работу с моделью. Напомним, что, как и в разделе 2.6.1 L — длина тела рыбы, H — относительная высота тела, P — характер развития плавников, C — окраска рыбы, F — плодовитость, S — тип икры, $Form$ — форма тела, $Velo$ — скорость движения, $Predator$ — давление хищников, $Catch$ — способность рыбы избегать воздействия хищников, Rep — потенциальные возможности воспроизводства, $Rep1$ — реальное воспроизводство с учетом гидрологических условий нереста, $Mort$ — потенциальные возможности избежать воздействия хищников, $Survival$ — реальная степень выживания при наличии хищников, $Growth$ — темп роста рыбы, $Hydrology$ — гидрологические условия нереста, $Food$ — кормовая база.

$$Form = L \cup H \quad (2.6.4.3.1)$$

$$Velo = Form \cup P \quad (2.6.4.3.2)$$

$$Catch = L \cup C \quad (2.6.4.3.3)$$

$$Mort = \neg Velo \cup Catch \quad (2.6.4.3.4)$$

$$Rep = F \cup S \quad (2.6.4.3.5)$$

$$Rep1 = Rep \cap Hydrology \quad (2.6.4.3.6)$$

$$Survival = \neg(Mort \cup Predator) \cap Rep1 \quad (2.6.4.3.7)$$

$$Growth = Food \cap Velo \quad (2.6.4.3.8)$$

$$Fitness = Survival \cap Growth \quad (2.6.4.3.9)$$

Здесь $\neg$ — символ отрицания, $\cup$ — дизъюнкции и $\cap$ — конъюнкции. В модели принята следующая параметризация функций нечеткой логики (раздел 1.2.5)

Все популяции, находящиеся в одной и той же экологической нише на каждом временном шаге ранжировались по величине их приспособленности. Те популяции, которые имели минимальные для данной экологической ниши значения приспособленности, погибали, а те, которые имели максимальную приспособленность, получали право на формирование новых популяций (Меншуткин, 1977; Левченко, 2003).

Теперь перейдем к центральному в данном исследовании месту моделирующего алгоритма — к имитации макромутаций. В первом варианте, который назовем дарвиновским, изменение свойств особи предполагалось случайным. Это означает, что при помощи функции случайных чисел (Rnd), распределенных равномерно в диапазоне от 0 до 1, выбиралось мутирующее свойство. После этого с вероятностью 0.5 это свойство получало положительное приращение и

с той же вероятностью отрицательное. Такая процедура относится только к свойствам, которые описываются непрерывными величинами (например, длина тела). Если свойство описывается при помощи дискретного множества (например, устройство ротового аппарата, которое может быть приспособлено к питанию бентосом, планктоном или другими рыбами), то случайный выбор осуществлялся по всему множеству возможных значений признака.

Второй вариант имитации макромутаций, который назовем недарвиновским, предполагает возможность оценки функции приспособленности (fitness), которую приобретет рыба в результате макромутации и выбора наилучшего варианта (максимального значения функции приспособленности). Конкретно, на каждом временном шаге для случайно выбранного свойства вычислялись значения функции fitness для набора свойств с увеличением и уменьшением мутирующего свойства. Если какое-либо из этих вычислений приводило к большему значению функции fitness, чем у исходной формы, то принималось именно это значения макромутации. В случае дискретных признаков делался перебор по всем возможным значениям признака, и выбиралось то изменение, которое обеспечивало максимум функции Fitness.

Описание нового вида в модели производилось исходя только из морфологических характеристик рыб (L, H, P, C, M), как это практикуется в реальности. Предполагалось, что отличие любой морфологической характеристики на одну градацию, является достаточным основанием для описания нового вида. В списке видов сохранялись не только существующие в данный момент виды, но и вымершие.

Начальное состояние моделируемого сообщества рыб полагалось состоящим из одной популяции планктофагов минимальных размеров. Начинать с популяции хищников не имело смысла, т.к. эта популяция погибала от отсутствия корма. Оценку общего состояния эволюционирующей системы удобно производить с помощью индекса разнообразия, который уже был определен в разделе 2.6.1.

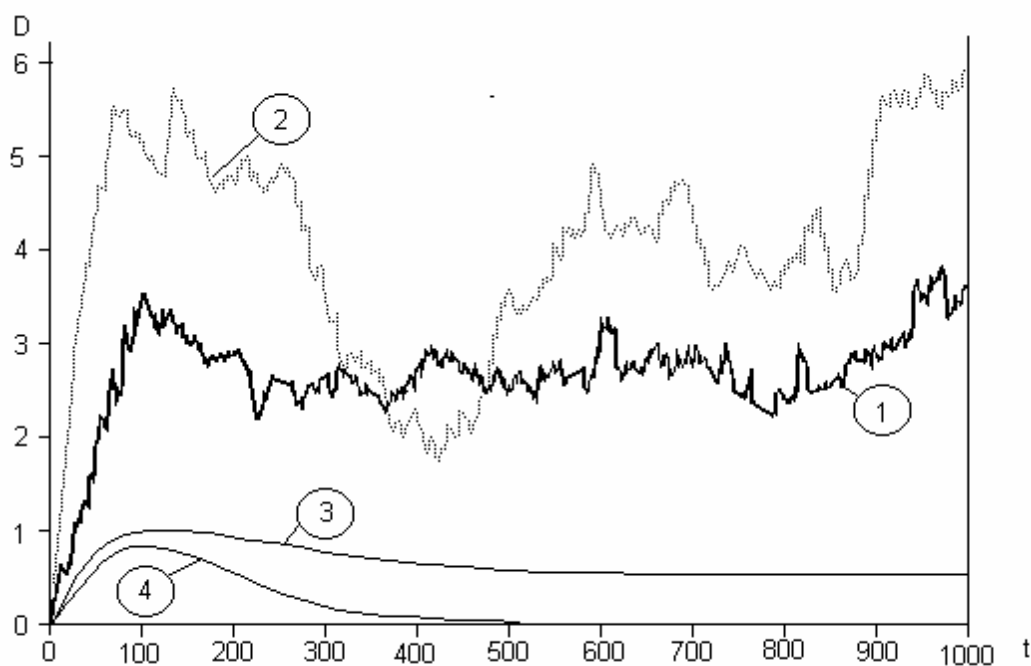


Рис.2.6.4.3.1. Изменения во времени (t) разнообразия эволюционирующего сообщества рыб (D) при постоянных условиях внешней среды:

1 и 2 — схема эволюционного процесса со случайными макромутациями, 3 и 4 — схема эволюционного процесса с направленными макромутациями.

Поскольку в обоих вариантах моделирующего алгоритма мы имеем дело с вероятностной системой (хотя при недарвиновском изменении свойств выбор макромутаций является детерминированным, но в обоих вариантах процесс гибели популяций является вероятностным), то судить о ее характеристиках можно только по целому ансамблю реализаций случайного процесса. Отличие одной реализации от другой особенно велико при дарвиновском варианте моделирующего алго-

ритма. Однако для иллюстрации процессов используются данные конкретных реализаций, поскольку на осредненной картине пропадают многие существенные черты эволюционного процесса.

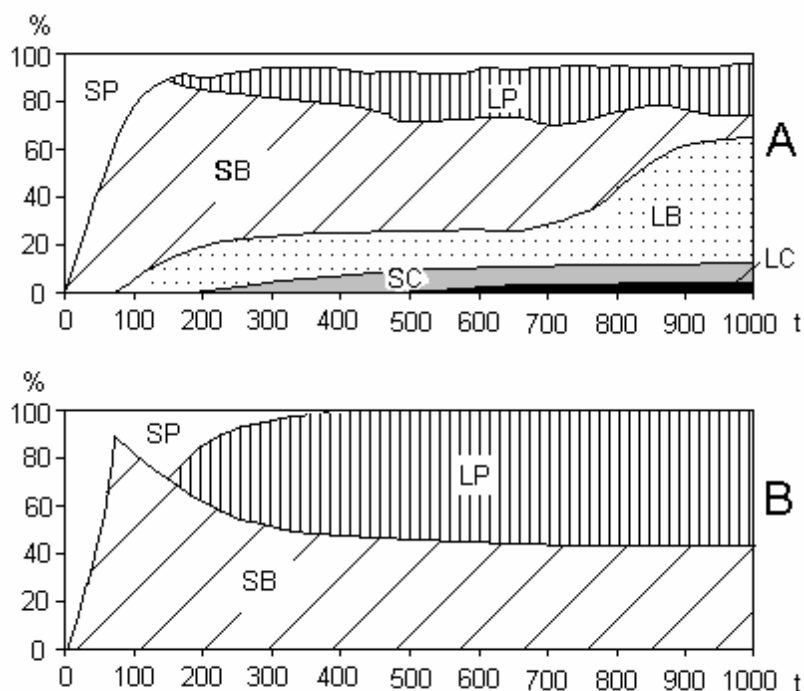


Рис. 2.6.4.3.2. Изменение структуры эволюционирующего сообщества рыб во времени (в %%) при постоянных внешних воздействиях:
 А — схема эволюционного процесса со случайными макромутациями, В — схема эволюционного процесса с направленными макромутациями. LC — крупные хищники, SC — мелкие хищники, LB — крупные бентофаги, SB — мелкие бентофаги, LP — крупные планктофаги, SP — мелкие планктофаги

На рис. 2.6.4.3.1 показано изменение разнообразия сообщества небольшого водоема (предельное число популяций 20) при постоянных во времени условиях внешней среды. На рис.2.6.4.3.2 приведены изменения трофического состава сообщества в тех же условиях. Сразу бросается в глаза, что дарвиновский вариант обеспечивает гораздо большее видовое разнообразие и, в конечном итоге, достигается лучший эволюционный результат — в сообществе появляются хищники. Заполненными оказываются все предусмотренные в модели экологические ниши. Недарвиновский вариант в точно таких же внешних условиях останавливается в некоторых реализациях на одновидовом сообществе очень хорошо приспособленных мелких бентофагов, а в других устойчивой результат достигается комбинацией крупных планктофагов и мелких бентофагов (рис. 2.6.4.3.2В). Указанное различие объясняется тем, что в случае недарвиновского алгоритма на начальном этапе эволюционного процесса переход к хищничеству явно не выгоден и рыбы быстро достигают совершенства в питании бентосом и зоопланктоном. На дальнейших этапах эволюции, когда кормовая база для хищников уже создана, попытки перехода на хищное питание отменяются алгоритмом, поскольку не обеспечивают немедленной выгоды, исходя из высокоспециализированных форм планктофагов и бентофагов. Дарвиновский вариант алгоритма лишен этого недостатка, так как сохраняет большое разнообразие видов, из которых рано или поздно находится такой, который может успешно перейти на хищный образ жизни. Заметим, что в дарвиновском варианте на 18—20 существующих видов рыб к 10-ому временному шагу приходилось от 80 до 150 вымерших видов рыб, тогда как в недарвиновском на 1—12 существующих приходилось всего 8—10 вымерших видов.

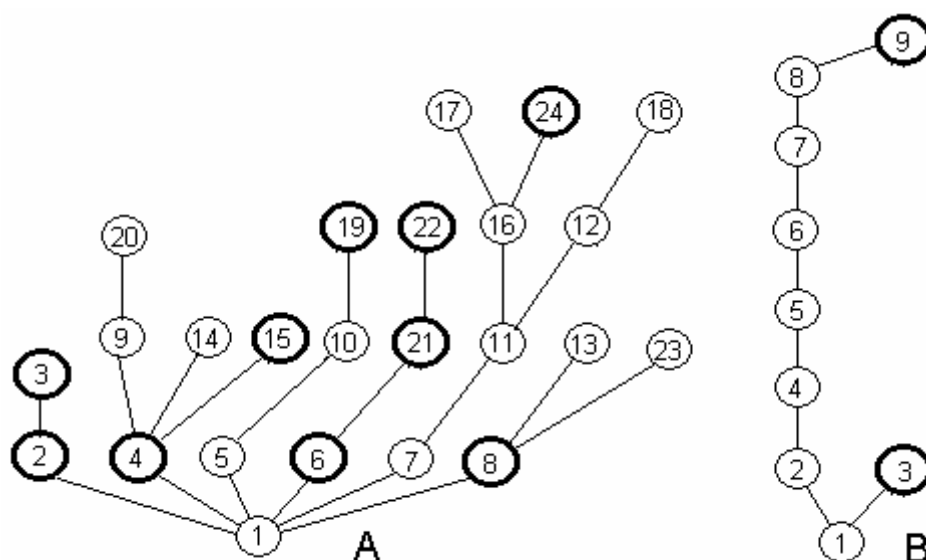


Рис. 2.6.4.3.3. Фрагменты филогенетических деревьев по прошествии 2 временных шагов:

А — схема эволюционного процесса со случайными макромутациями, В — схема эволюционного процесса с направленными макромутациями. Жирными кружками обозначены виды, существовавшие в момент времени $t=2$, а кружками с тонкими линиями обозначены вымершие виды

Привести полностью филогенетическое дерево для всех 10 временных шагов, на которых проводились компьютерные эксперименты, представляется невозможным из-за чрезвычайной громоздкости графа, поэтому ограничимся лишь небольшими фрагментами (рис.2.6.4.3.3), которые дают представление о различии дарвиновского и недарвиновского алгоритма эволюции. В случае дарвиновской эволюции филогенетическое дерево имеет много разветвлений и слепые (т.е. кончающиеся вымершими видами) ветви (например, виды 2—20 и 11—12—18 на рис.2.6.4.3.3А). Филогенетическое дерево недарвиновской эволюции прямолинейно и вид отмирает только в том случае, когда может дать начало новому, более приспособленному виду. На рис. 2.6.4.3.3В вид 3 — это мелкий бентофаг, который доживет до самого конца компьютерного эксперимента, а вид 8 — это крупный планктофаг, который эволюционирует из исходной формы мелкого планктофага.

Рассмотренные выше результаты относились к случаю постоянства условий внешней среды, что не характерно для реальной биологической эволюции. Поведение эволюционирующего сообщества рыб крупного водоема (максимальное число популяций 10) при синусоидальных колебаниях кормовой базы водоема во времени представлено на рис. 2.6.4.3.4 и 2.6.4.3.5. Колебание внешних условий приводит к увеличению разнообразия сообщества, как в случае дарвиновского, так и в случае недарвиновского вариантов. Однако, ожидаемого появления хищников в недарвиновском варианте так и не произошло. Достижения эволюции в этом случае ограничились появлением крупных бентофагов типа леща. Дарвиновский вариант эволюционного процесса отреагировал на периодические колебания кормовой базы ускорением темпов эволюции — так крупные хищники (типа щуки или судака) появились в сообществе раньше, чем в условиях постоянства внешней среды. Характерно, что сообщество по-разному реагирует на первый, второй и третий минимум кормовой базы. Первый спад количества корма стимулировал появление мелких хищников, второй спад сопровождался ростом численности крупных хищников, а дальнейшие колебания в кормовой базе (компьютерный эксперимент был продолжен до $t=30$) вызывают все меньшие и меньшие изменения в структуре сообщества. Это связано с тем, что сформировавшееся из 30—40 видов рыбное сообщество смогло достаточно эффективно приспособиться к колебаниям кормовой базы. Характерно, что ко времени относительной стабилизации структуры сообщества, существенно замедляется темп видообразования.

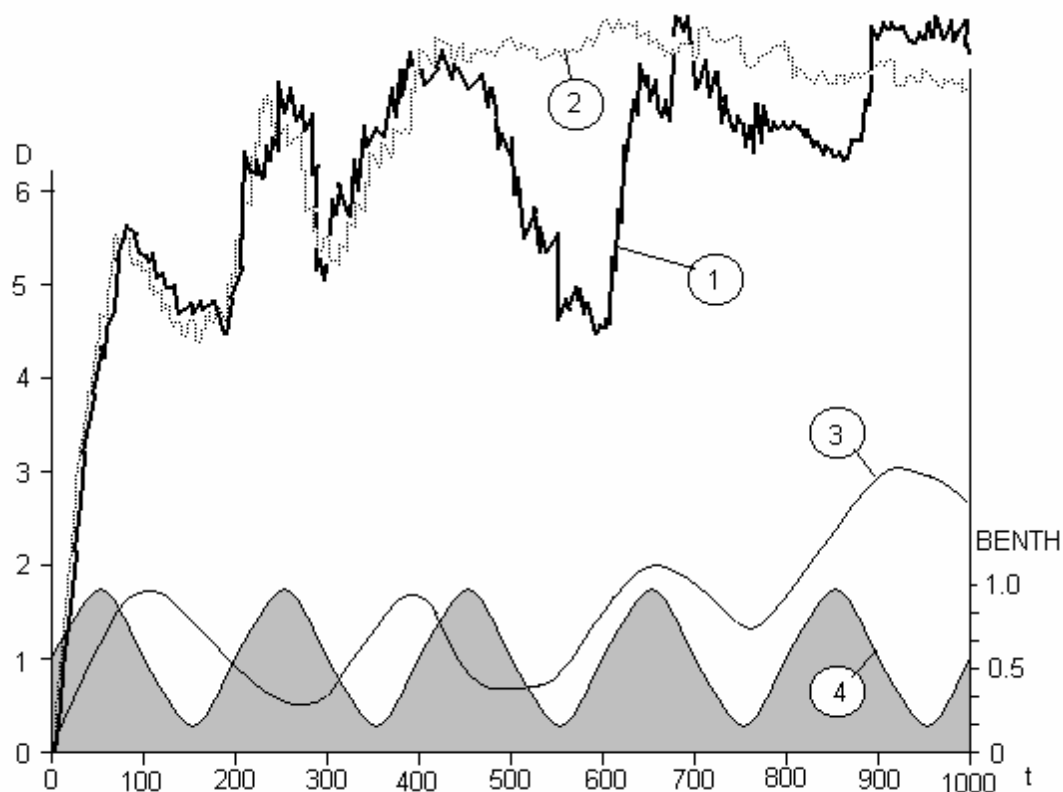


Рис. 2.6.4.3.4. Изменения во времени (t) разнообразия эволюционирующего сообщества рыб(D) при синусоидальных колебаниях кормовой базы (период 2 временных шагов):
1 и 2 — схема эволюционного процесса со случайными макромутациями, 3 — схема эволюционного процесса со направленными макромутациями, 4 — изменения кормовой базы

Введение коротко периодических или вовсе беспорядочных колебаний кормовой базы и гидрологических условий в водоеме позволяет добиться появления хищников не только в дарвиновском, но и в недарвиновском варианте модели. В этом случае роль поставщика случайности в варианте недарвиновской эволюции берет на себя внешняя среда. Однако темп видообразования при этом замедляется, по сравнению экспериментами, проходящими в условиях постоянных или медленно меняющихся внешних воздействий

Первое, что следует заметить при оценке полученных результатов, это то, что они относятся только к принятой конкретной конструкции модели эволюции сообщества рыб и распространять их на все случаи макроэволюции некорректно. Такова специфика компьютерной имитации, которая лишена общности математического доказательства.

Следующее замечание относится к существу сравнения дарвиновского и недарвиновского типа эволюционного процесса. Тут имеет смысл обратиться к аналогии между биологической и технической эволюцией (Наточин, Меншуткин, 1993, Кудрин, 1989; Меншуткин, 1995). Дело в том, что в технике и прикладной математике вопрос о нахождении максимума функции многих переменных (а именно так можно интерпретировать процесс эволюции сложной системы по Б.С.Флейшману (1982)) давно решен. Только дарвиновский тип эволюционного процесса называется там «методом случайного поиска», а недарвиновский — «методом градиентного спуска» (Букатова и др., 1991; Goldberg, 1989). Многолетний опыт создания программ, предназначенных для поиска экстремума функций в многомерном пространстве, показал, что наилучший результат достигается при сочетании обоих методов, особенно когда не известна общая форма исходной функции. Если заранее известно, что функция гладкая и не имеет локальных экстремумов, то заведомое преимущество принадлежит градиентному методу.

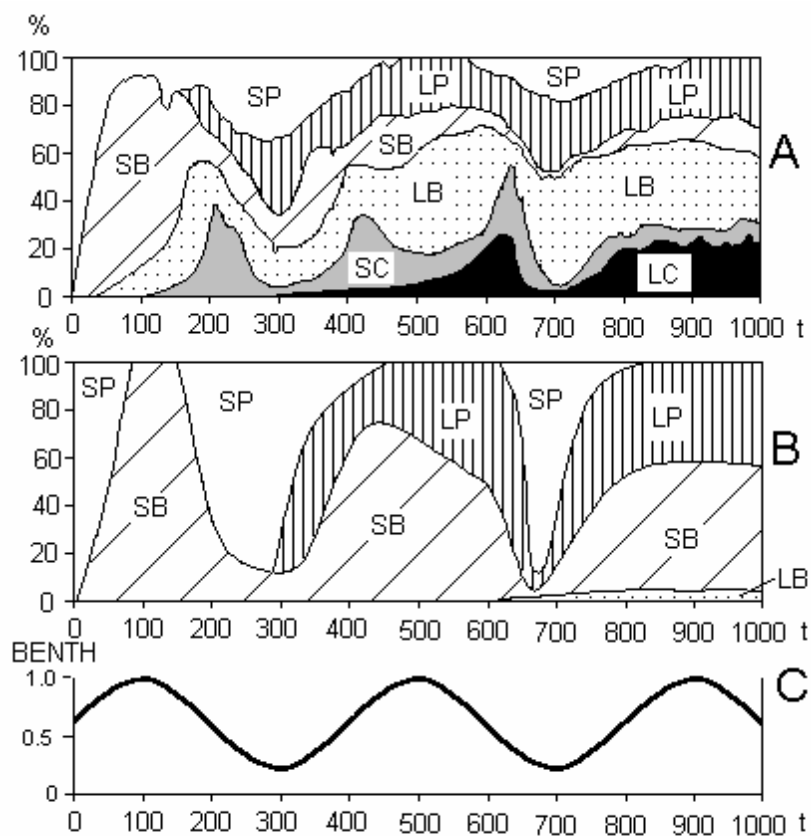


Рис. 2.6.4.3.5. Изменение структуры эволюционирующего сообщества рыб во времени (в %) при синусоидальных колебаниях кормовой базы (период 4 временных шагов):

А — схема эволюционного процесса со случайными макромутациями, В — схема эволюционного процесса с направленными макромутациями. LC — крупные хищники, SC — мелкие хищники, LB — крупные бентофаги, SB — мелкие бентофаги, LP — крупные планктофаги, SP — мелкие планктофаги

В биологической интерпретации вид функции приспособленности не только заранее неизвестен, но и способен изменяться под воздействием внешних условий. Эффект разрывности этой функции был достаточно ясно продемонстрирован на рассмотренном выше примере, когда градиентный спуск (аналог неदारвиновской эволюции) не смог справиться с задачей перехода рыб на хищное питание. Конечно, можно было бы принять в модели функцию хищничества размытой и непрерывной, но это не выход из положения, поскольку, как утверждали еще А.А.Ляпунов и Г.И. Багриновская (1975), биологические системы характерны своей дискретностью.

Если имитация дарвиновского эволюционного процесса более или менее разработана (Меншуткин, 1977; Hofbauer, Sigmund, 1988; Vincent, 1996), то при представлении в модели идей номогенеза или эпигенеза автор руководствовался не больше чем здравым смыслом, поскольку Л.С.Берг (1977) и Lima-de-Faria (1988) количественной или алгоритмической интерпретаций своих теорий не приводят. Вполне возможна более сложная (и, возможно, более результативная) имитация номогенеза, чем принятая в настоящей работе, дело только за биологическим обоснованием такой имитации.

Материал настоящего раздела никак не может служить доказательством истинности того или иного типа биологической эволюции, оно только показывает, к каким эволюционным последствиями может привести принятие той или иной гипотезы о протекании процесса биологической эволюции. Кроме этого, подобное исследование обращает внимание на метод компьютерной имитации, который при современном развитии вычислительной техники и средств программного обеспечения способен воспроизводить сложные биологические процессы с гораздо меньшими упрощениями и допущениями, чем это требуют классические аналитические методы.

2.6.5. Модели эволюции технических систем

Предложенный в разделе 2.6.3 моделирующий алгоритм можно проверить на основе аналогии между биологической и технической эволюции (Наточин, Меншуткин, 1993). В качестве объекта моделирования выбрана эволюция кораблестроения, которая хорошо и компактно документирована (Ширшов, 1940; Мытник, 2003), что открывает путь к идентификации модели. Конечно, между биологической и технической эволюцией существуют глубокие принципиальные отличия, особенно это касается случайного характера мутаций, однако внешняя сторона эволюции технических устройств и биологических объектов настолько бросается в глаза, что породило целое научное направление — технетику (Кудрин, 1989).

Структура модели эволюции кораблестроения оставлена точно такой же, как и в предыдущем примере. Только свойствам приписаны совершенно конкретные значения, почерпнутые из курса корабельной архитектуры (Пономарев, 1932) и имеющие иллюстративный характер (таблица 2.6.5.1.).

Как и в абстрактном примере, состояние элемента отображается в виде схематического рисунка корабля, что очень облегчает интерпретацию результатов исследования модели. Матрица корреляций (C), в данном случае, отображает влияние уровня научно-технического прогресса на развитие кораблестроения. Весь временной интервал работы модели (от $t=0$ до $t=10$) разбит на пять периодов: древний мир (C_1), средневековье (C_2), эпоха Возрождения (C_3), первая промышленная революция (C_4) и вторая промышленная революция (C_5).

$$C_1 = \begin{vmatrix} 11111111110111111111 \\ 00101111010111000001 \\ 00010001000000000001 \\ 00000000000000000001 \\ 00000000000000000001 \end{vmatrix} \quad C_2 = \begin{vmatrix} 11111111110111111111 \\ 11111111010111000011 \\ 00110011000000000001 \\ 00000111000000000001 \\ 00000011000000000001 \end{vmatrix}$$

$$C_3 = \begin{vmatrix} 11111111110111111111 \\ 0010111101011100011 \\ 11110001000000000001 \\ 00000111000000000001 \\ 00000011000000000001 \end{vmatrix} \quad C_4 = \begin{vmatrix} 11111111111111111111 \\ 11111111111111111111 \\ 11111111110111111111 \\ 11111111000000000001 \\ 00001111110000100001 \end{vmatrix}$$

$$C_5 = \begin{vmatrix} 11111111111111111111 \\ 11111111111110111111 \\ 11111111111110111111 \\ 11111111111111111111 \\ 11111111111111111111 \end{vmatrix}$$

Например, из конструкций матриц C_1 - C_5 следует, что в условия древнего мира и средневековья создать атомную энергетическую установку не возможно ($C_1(11,5)=0$ и $C_2(11,5)=0$). С другой стороны, таранная форма носовой оконечности корабля была возможна как в древнее время ($C_1(4,4)=1$) так и в период первой технической революции ($C_4(4,4)=1$).

Аналогом экологической ниши в эволюции кораблестроения может служить назначение корабля и особенности его эксплуатации. В данном случае выделены следующие специализации с соответствующими матрицами приспособленности: гражданские транспортные суда (F_1), военные корабли (F_2), спортивные суда (F_3), суда специального назначения (F_4) и речные суда (F_5).

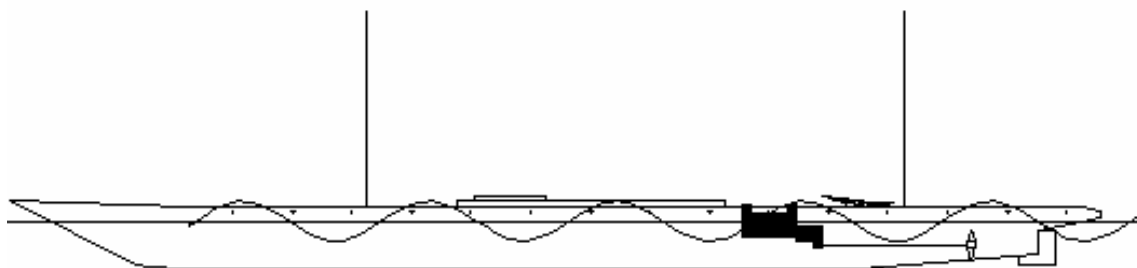


Рис.2.6.5.4. Компьютерное изображение корабля с газотурбинными двигателями

Таблица 2.6.5.1

Свойства кораблей и судов, принятые в модели эволюции кораблестроения

		Характеристика	Градации				
			1	2	3	4	5
1	LL	Длина корпуса	Очень малая	Малая	Средняя	Большая	Очень большая
2	TT	Осадка	Очень малая	Малая	Средняя	Большая	Очень большая
3	HH	Высота надводного борта	Очень малая	Малая	Средняя	Большая	Очень большая
4	FO	Форма носовой оконечности	Прямая	Скошенная	Клиперская	Таранная	Бульбовая
5	АН	Форма кормовой оконечности	С рулевым веслом	С подзором	Транцевая	С полубалансирным рулем	С балансирным рулем
6	MN	Число мачт	Нет	1	2	3	4
7	MH	Высота мачт	Очень малая	Малая	Средняя	Большая	Очень большая
8	SS	Парусное вооружение	Нет	Прямое 1 ярус	Прямое 2 яруса	Прямое 3 яруса	Косое
9	UU	Надстройки	Нет	Шкафут	Удлинненный шкафут	Трехостровные	Сплошные
10	EA	Двигатель 1	Люди	Ветер	Паровая машина	Паровая турбина	Дизель
11	EB	Двигатель 2	Люди	Ветер	Паровая машина	Паровая турбина	Дизель
12	PA	Движитель 1	Весла	Паруса	Гребное колесо	Гребной винт	Водометный движитель
13	PB	Движитель 2	Весла	Паруса	Гребное колесо	Гребной винт	Водометный движитель
14	CA	Оружие	Нет	Катапульта	Гладкоствольная артиллерия	Башенная артиллерия	Ракеты
15	AR	Броня	Нет	Легкая	Поясная	Местная	Сильное бронирование
16	NV	Средства навигации	Нет	Магнитный компас	Радио	Эхолот	Радиолокатор
17	KN	Скорость хода	Очень малая	Малая	Средняя	Большая	Очень большая
18	SH	Материал и конструкция корпуса	Дерево	Композитная конструкция	Железо	Сталь, клепанная конструкция	Сталь, сварная конструкция
19	EQ	Специальное оборудование	Нет	Пассажирские помещения	Грузоподъемное оборудование	Успокоители качки	Вертолетная площадка
20	FL	Флаг	Нет	Судовой компании	Государства	Военно-морского Флота	Пиратский

$$F_1 = \begin{vmatrix} 11131111112115554111 \\ 222321511115130015255 \\ 33343115125510045334 \\ 44404115541140055440 \\ 55555115551110011551 \end{vmatrix} \quad F_2 = \begin{vmatrix} 11111111311110011110 \\ 2222222522112222210 \\ 33333333333113333310 \\ 44444434524554444415 \\ 55545233135225555550 \end{vmatrix}$$

$$F_3 = \begin{vmatrix} 55511555550555555550 \\ 44445450015055001115 \\ 00003101105000011115 \\ 00001004100550011110 \\ 00001055150000001510 \end{vmatrix}$$

Например, для транспортного судна важны не только крупные размеры ($F1(1,5)=5$), но и наличие грузоподъемного оборудования ($F1(19,3)=5$), а броня на торговом судне совершенно не нужна ($F1(10,5)=0$). Для боевого корабля первостепенное значение имеет вооружение ($F2(14,5)=5$) и большая скорость хода ($F2(17,5)=5$). Спортивным судам, наоборот, нужны малые размеры ($F3(1,1)=5$) и движители в виде весел ($F3(12,1)=5$) или парусов ($F3(12,2)=5$). Для возможности представления судов переходных типов с одновременной установкой различных видов двигателей и движителей (например, сохранение парусного вооружения при установке паровой машины, приводящей в действие гребное колесо) предусмотрено четыре свойства для описания судовой энергетической установки (строки 10-13 в таблице 2.6.5.1).

Существенным элементом модели эволюции является проверка корреляций между отдельными свойствами элемента. Например, атомная энергетическая установка (EB5) несовместима с движителем в виде весел (PA1) или парусов (SS5). Система таких ограничений оформлена в модели в виде логических выражений, истинность которых должна выполняться при любых мутациях. Приведем примеры таких выражений

$$(EA_5 \cup EB_3) \rightarrow (PA_4 \cup PF_5 \cup PB_4 \cup PB_5)$$

$$SH_1 \rightarrow (LL_1 \cup LL_2)$$

Эти выражения означают, что установка на судне дизеля обязательно предполагает наличие гребного винта или водометного движителя, но не наоборот. Второе выражение утверждает, что из дерева могут строиться только суда малых и средних размеров, но они могут строиться и из других материалов.

Теперь перейдем к исследованию модели эволюции кораблестроения. Как и предыдущем случае, эволюция идет путем чередования арогенезов и кладогенезов (идеоадаптаций по терминологии А. Н. Северцева). Арогенезы приурочены к периодам научно — технических революций. Так первое резкое изменение степени адаптации (рис. 2.6.5.5) произошло при переходе от парусных кораблей к кораблям с механическими двигателями. Особенно резким этот скачок был в военном кораблестроении, что связано с тем, что замена двигателя и движителя совпала со сменой вооружения и появления бронирования (кривая А на рис. 2.6.5.5). Для гражданского транспортного судостроения изменения были менее резкими. Спортивное судостроение и вовсе изменялось незначительно. Естественно, что при всей схематичности модели добиться хорошего совпадения с реальной историей судостроения не удалось. Однако некоторые характерные черты эволюции кораблей в модели удалось наблюдать. Например, у судов с паровой машиной довольно долго сохранялось парусное вооружение. Гребные боевые корабли (галеры) сохранялись почти до появления паровых машин, что согласуется с историческими данными (Ширшов, 1940). Характерна полученная на модели вспышка разнообразия типов судов в периоды арогенезов и сокращение числа типов при достижении относительного совершенства в данных условиях (рис. 2.6.2.6).

В задачу настоящего раздела никак не входит исследование эволюции кораблестроения как такового, это предмет самостоятельной работы. Приведенный материал призван показать достаточную универсальность разработанного моделирующего алгоритма. В дальнейшем изложении используются различные модификации этого алгоритма применительно к конкретным биологическим и физиологическим задачам.

Все рассмотренные выше модели процесса эволюции основывались на теории естественного отбора Ч. Дарвина. Покажем на примере эволюции кораблестроения применимость к данной проблеме других эволюционных теорий. Наиболее подходящей является теория номогенеза Л. С. Берга (1977) с детализацией С. В. Мейена (1978) и Ю. В. Чайковского (2006). Основная идея такого подхода заключается в том, что эволюционные изменения происходят не в результате отбора слу-

чайных мутаций, а на основе некоторых закономерностей. Если Л. С. Берг только указал на наличие таких закономерностей, не описав их конструктивно, то С. В. Мейен указал путь построения таких закономерностей на основе типологических таблиц, которые Ю. В. Чайковский переименовал в «диатропическую сеть». Таблицу 2.6.4.2 можно рассматривать именно как такую диатропическую сеть, причем свойства играют роль «меронов», а возможности перехода от одной градации свойства к другой можно интерпретировать как «рефрены». Действительно, мерон «двигатель» из состояния «паровая машина» имеет совершенно определенный рефрен к состоянию «дизель», для осуществления которого необходимы условия, как в виде соответствующего уровня научно-технического прогресса, так и актуальные запросы гражданского и военного кораблестроения. Так первые дизельные установки появились на волжских танкерах («Вандал», 1903 год), а в военном флоте на немецких «карманных линкорах» («Адмирал граф Шпее», 1939 год), которые строились в условиях ограничения Версальского договора. Естественно, что при подобных изменениях меронов в полной мере должны выполняться ограничения, основанные на взаимной связи отдельных признаков. Это как раз то, что А. А. Любищев (1982) называл «гармонией».

Блок-схема программы, реализующей эволюцию, основанную на рассмотренных выше принципах номогенеза, представлена на рис. 2.6.2.7. Наиболее неопределенным местом в модели была формализация «давления нормы». Это понятие вводится в работе Ю. В. Чайковского (2006), но без четкого определения, как определить его численное значение. В предлагаемом варианте «давление нормы» вычислялось как сумма абсолютных значений разностей оценок в матрице F для данного вида от максимальных значений в данных условиях. Суммирование проводилось по всем меронам. Если вид достигал в данных условиях максимального значения F для всех меронов, то «давления нормы» равнялось нулю.

Диатропическую сеть естественно формализовать в виде ориентированного графа, вершины которого соответствуют состояниям меронов, а дуги рефренам. Если вершина имеет петлю, то это соответствует случаю сохранения состояния мерона в данных условиях. В общем случае диатропическая сеть может быть представлена в виде мультиграфа с помеченными дугами, так как в различных условиях рефрены даже для одного и того же состояния мерона могут различаться. При таком подходе эволюционирующий вид представляет собой конечный автомат, алфавит состояний которого представлен всеми возможными комбинациями состояний меронов, а функция переходов совокупностью всех рефренов. Будет ли этот автомат детерминированным или вероятностным, зависит от формы представления функции переходов. В предлагаемой реализации программы принято, что вероятность перехода вида в новое состояние пропорциональна «давлению нормы».

На рис. 2.6.2.8 представлены примеры графов переходов. Эти графы далеко не всегда имеют однонаправленный характер (А на рис. 2.6.2.8), как это имеет место для длины корпуса корабля. Возможны и более сложные случаи, при которых достижение некоторого состояния мерона возможно различными путями (В на рис. 2.6.2.8). Действительно, эволюционный путь к судовым газотурбинным установкам может идти от дизелей с газотурбинным наддувом, через свободнопоршневые генераторы газа (СПГГ). Но к газотурбинным установкам лежит путь и от паротурбинных установок путем замены рабочего тела с пара, вырабатываемого паровым котлом, на газ, получаемый в камере сгорания. Биологический пример связей такого типа, относящихся к членению листьев, приведен в работе С. В. Мейена (см. Чайковский, 2006, стр.439).

Результаты исследования диатропической модели эволюции кораблестроения хотя и не повторили точно результатов, полученных при использовании дарвиновской модели эволюции, но и не дали результатов, противоречащих реальной истории. Например, на рис. 2.6.5.8 представлен график, аналогичный по своему смыслу графикам на рис. 2.6.4.1.5. Получились те же ароморфозы, хотя никаких процедур подобных естественному отбору в модели применено не было.

Конечно, рассмотренный пример с моделью эволюции кораблестроения не является доказательством того, что разработанные приемы моделирования будут примерно с таким же успехом описывать процесс биологической эволюции. Особенно это относится к диатропической модели, которая для описания технической эволюции представляется более убедительной, чем для имитации эволюции биологической. Дело тут в том, что выбор направленных мутаций или рефренов в первом случае происходит в результате целенаправленных усилий кораблестроителей. Во многих случаях имеется возможность назвать их фамилии. В случае же биологической эволюции весь аппарат диатропической модели это не более чем гипотеза. В отношении технического прогресса эта

гипотеза конструктивна и правдоподобна, а в отношении биологической и особенно физиологической эволюции требует определения большого числа произвольных зависимостей и параметров.

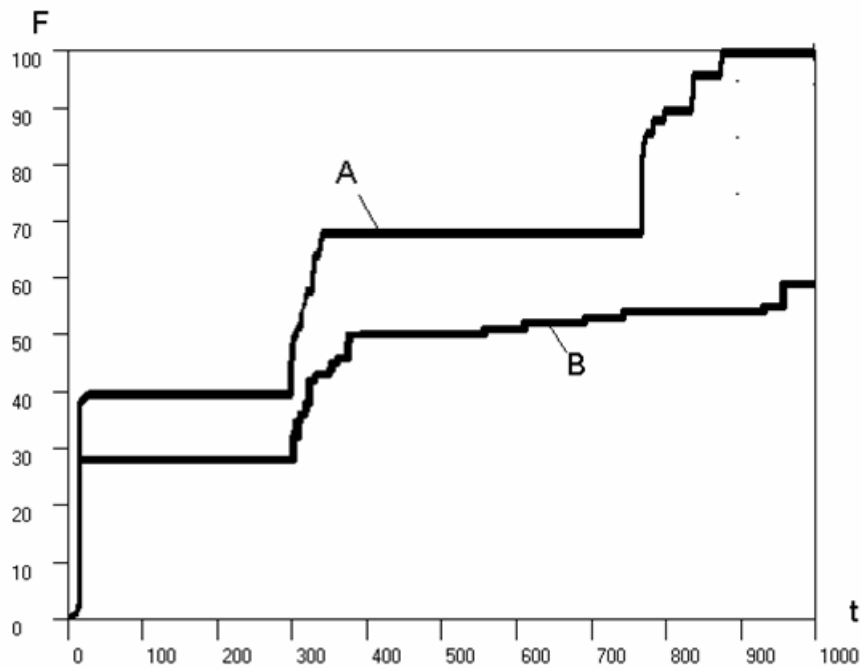


Рис. 2.6.5.5. Изменение степени приспособленности в процессе эволюции военного (A) и гражданского (B) судостроения

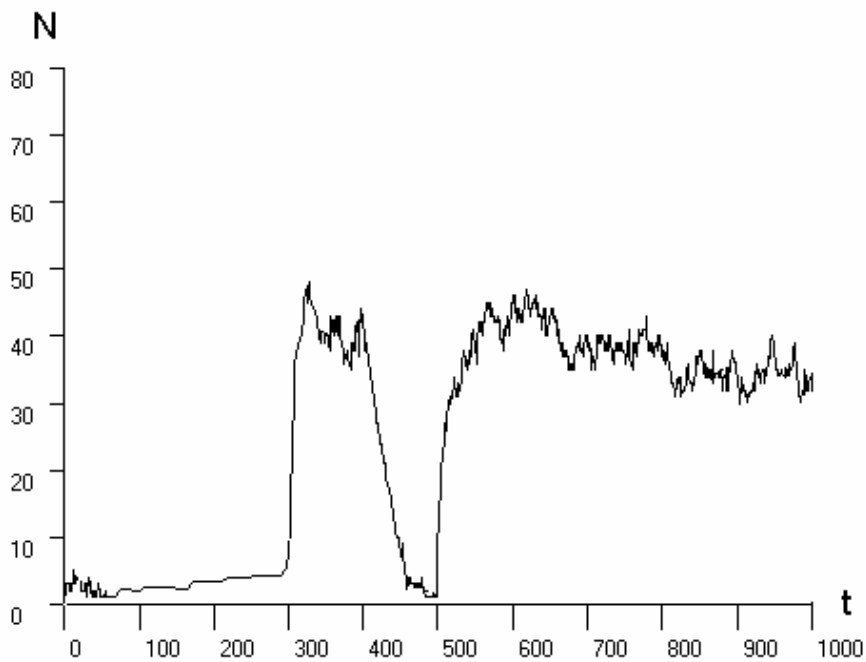


Рис. 2.6.5.6. Изменение разнообразия (числа типов судов) во времени в процессе эволюции

В дальнейшем изложении в качестве рабочей гипотезы принят дарвиновский механизм эволюции, как более простой и хорошо исследованный с математической точки зрения («генетический алгоритм» стал методом инженерных расчетов (Гладков и др., 2006)). Некоторые элементы диатропической модели были использованы при построении модели эволюции позвоночных животных

(раздел 2.6.4). Вопрос о том, какой именно процесс эволюции имел место в действительности, далеко выходит за рамки настоящей книги. Реконструкция недостающих звеньев эволюционного процесса основывается на принципе Уэвелла (Whewell, 1840), который заключается в возможности перенесения результатов полученных на одном объекте на другие объекты и служит тем самым философским основанием моделирования, как познавательного процесса.

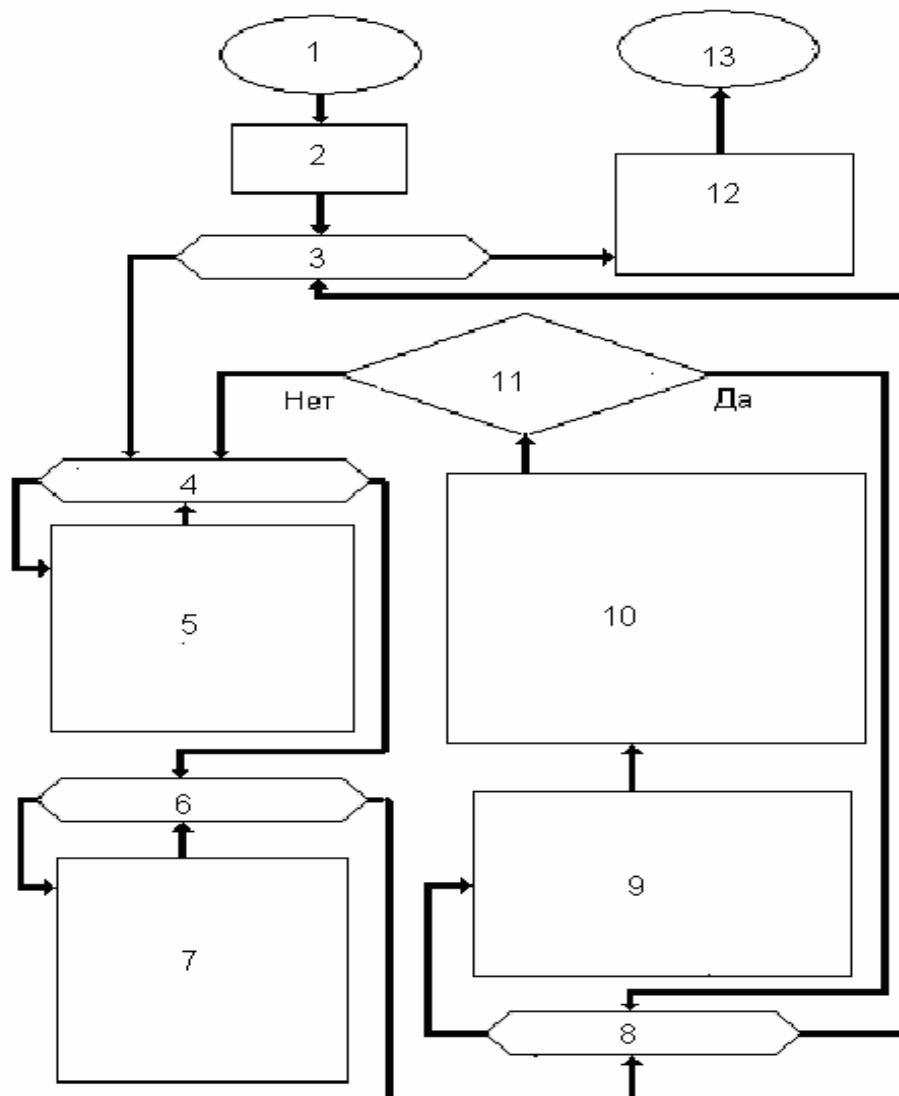


Рис. 2.6.5.7. Блок-схема модели эволюции с использованием гипотезы С. В. Мейена (см. Чайковский, 2006). :

1 — начало, 2 — начальное состояние, 3 — цикл по времени, 4 — цикл по видам, 5 — оценка «давления нормы» как несоответствия свойств объекта и условий его существования, 6 — цикл по меронам, 7 — поиск по диатропической сети возможных вариантов изменения мерона, 8 — цикл по рефренам, 9 — поиск по рефренам такого изменения мерона, которое в наибольшей степени снижает «давление нормы», 10 — проверка совместимости возможных изменений мерона с состояниями других меронов, проверка соблюдения фундаментальных законов природы, 11 — проверка возможности существования нового вида, 12 — графическое отображение результатов моделирования, 13 — конец

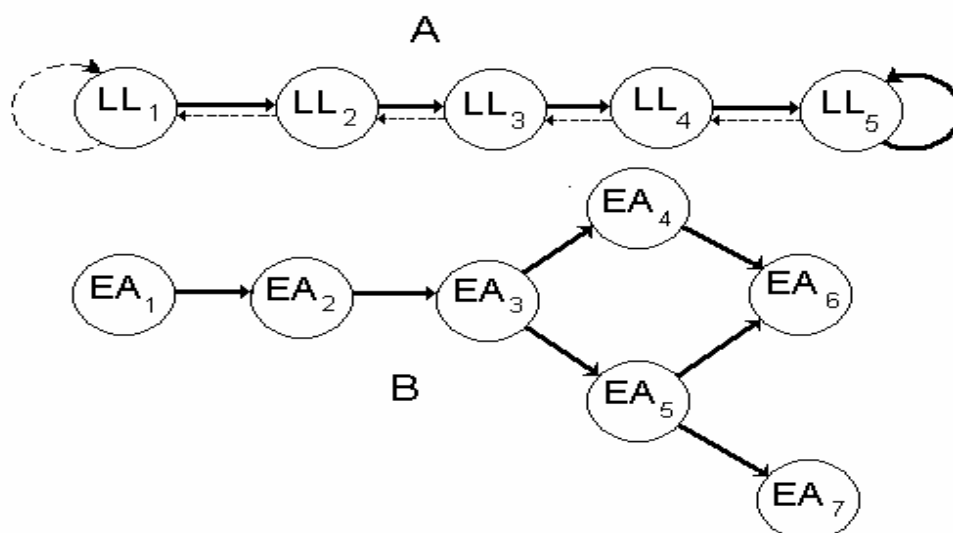


Рис. 2.6.5.8. Графы переходов в модели эволюции кораблестроения:

А — размеры корпуса, В — энергетическая установка (ЕА₁ — мускульная сила людей, ЕА₁ — мускульная сила людей, ЕА₁ — мускульная сила людей, ЕА₁ — мускульная сила людей, ЕА₁ — мускульная сила людей, ЕА₁ — мускульная сила людей, ЕА₁ — мускульная сила людей)

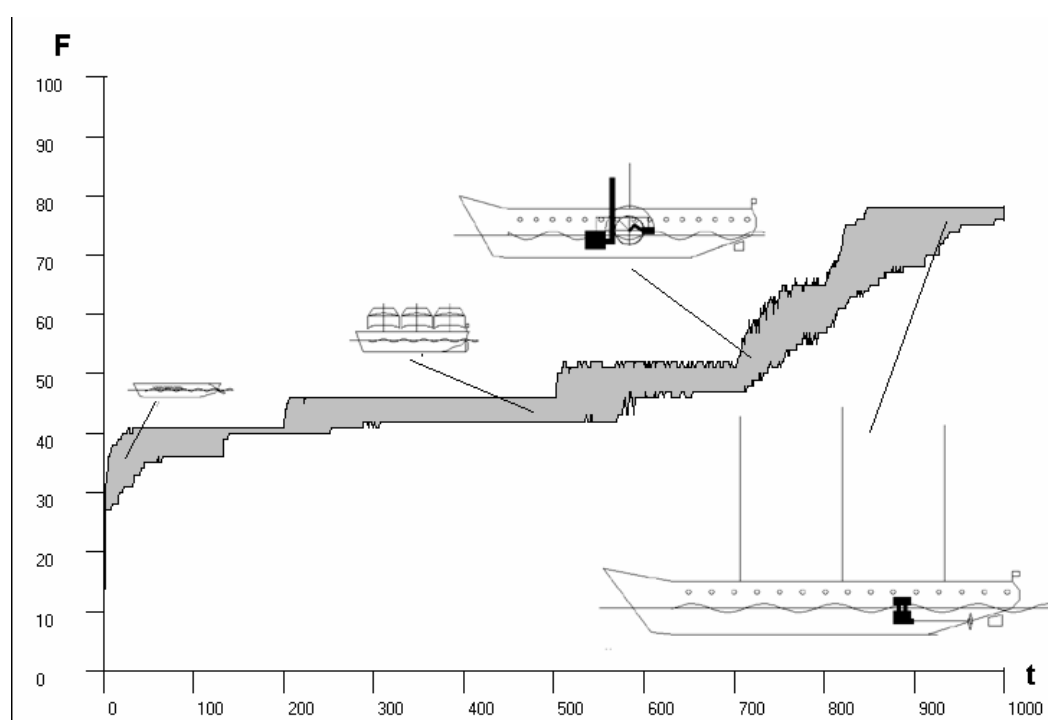


Рис. 2.6.5.8. Эволюция кораблестроения по результатам 1 реализации случайного процесса

Заливкой показано область, в которой располагаются функции приспособленности (F) в зависимости от времени.

2.6.6. Моделирование биологической макроэволюции при помощи аппарата клеточных автоматов

Клеточные автоматы, уже кратко описанные (Тоффоли, Марголус, 1991) в разделе 1.2.4, являются дискретными динамическими системами, поведение которых полностью определяется в терминах локальных зависимостей, в значительной степени так же обстоит дело для большого класса непрерывных динамических систем, определенных уравнениями в частных производных. В этом смысле клеточные автоматы в информатике являются аналогом физического понятия «поля». Клеточные автоматы являются стилизованными, синтетическими мирами, определенными простыми правилами. Если задан подходящий набор правил (рецепт), то такой простой операционный механизм достаточен для поддержания целой иерархии структур и явлений. Клеточные автоматы дают полезные модели для многих исследований в естественных и вычислительных науках и комбинаторной математике; они, в частности, представляют естественный путь изучения эволюции больших биологических систем (Курвин, Малинецкий, 2001).

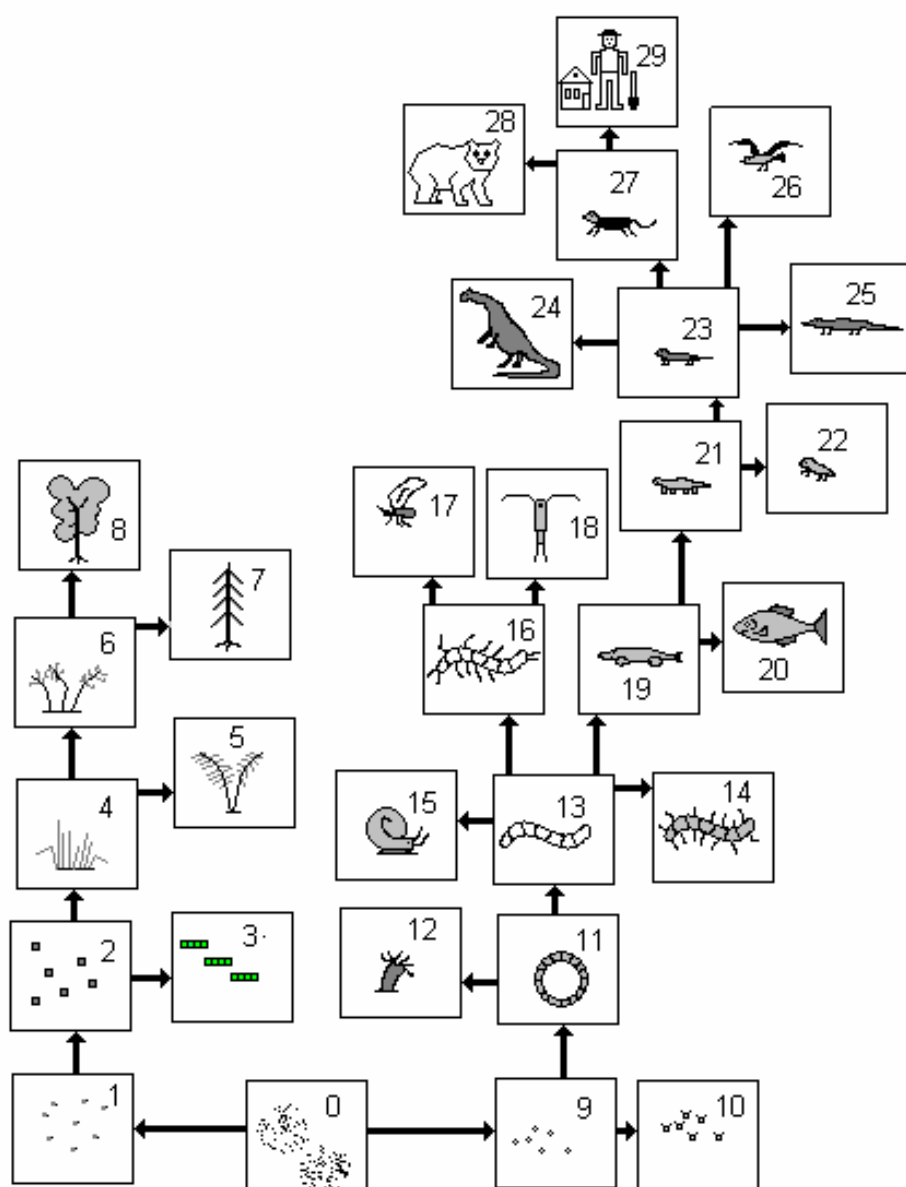


Рис. 2.6.6.1. Граф эволюционных преобразований, положенный в основу модели:

0 — исходные живые организмы, 1 — сине-зеленые водоросли, 2 — примитивные одноклеточные водоросли, 3 — диатомовые водоросли, 4 — примитивные многоклеточные растения, способные к существованию на суше, 5 — папоротники, 6 — примитивные голосеменные растения, 7 — развитые голосеменные растения, 8 — покрытосеменные растения, 9 — примитивные одноклеточные, 10 — инфузории, 11 — примитивные многоклеточные, 12 — кишечнополостные, 13 — примитивные черви, 14 — черви, 15 — моллюски, 16 — примитивные членистоногие, 17 — насекомые, 18 — ракообразные, 19 — примитивные рыбы, 20 — рыбы, 21 — примитивные амфибии, 22 — амфибии, 23 — примитивные рептилии, 24 — гигантские рептилии, 25 — рептилии, 26 — птицы, 27 — примитивные млекопитающие, 28 — млекопитающие, 29 — приматы и человек

В настоящей работе делается попытка применения аппарата клеточных автоматов к проблеме эволюции растительного и животного мира Земли. При этом макроэволюционные изменения полагаются заданными, как события, которые могут происходить только в определенных условиях с некоторой вероятностью. Основное внимание уделяется пространственному распределению эволюционирующих организмов во времени. Этот аспект эволюционного процесса редко принимается во внимание при моделировании биологической эволюции. Поэтому одна из целей предлагаемого исследования заключается в выяснении существенности пространственного фактора в эволюционном процессе.

Основу модели представляет собой поверхность тора с прямоугольной координатной сеткой. Такое решение уже стало традиционным для моделей из клеточных автоматов, поскольку позволяет избежать задания граничных условий и упрощает программную реализацию модели (Дьюдни, 1988). В каждой ячейке⁵ этой поверхности располагается конечный автомат, состояние которого определяется 29 живых компонент (L) и 5 неживых (P). Живые компоненты перечислены в подписи к рис. 2.6.6.1. Каждая такая компонента оценивается по 5 бальной шкале (0 — полное отсутствие, 1 — очень мало, 2 — среднее, 4 — много). Неживые компоненты включают в себя характеристику поверхности (1 — вода, 2 — литораль, 3 — суша), запасы биогенных веществ, поступление солнечной энергии, степень увлажненность (только для ячеек со свойством «суша») и характеристику климата. Неживые компоненты (кроме первого) оцениваются по той же 5 бальной шкале, что и живые.

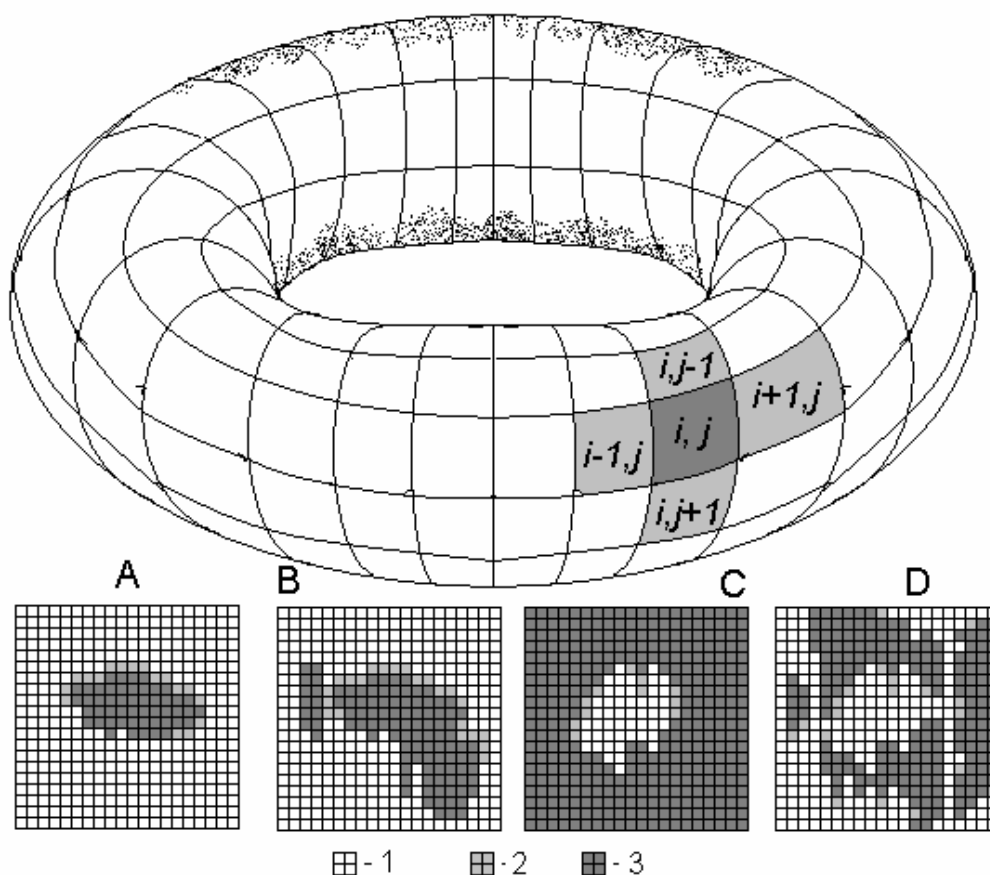


Рис. 2.6.6.2. Поверхность тора, на которой расположены клеточные автоматы

Внизу развертки исследованных конфигураций. Заливкой отмечена ячейка с координатами i, j и ее соседи. 1 — вода, 2 — литораль, 3 — суша. А — слаборасчлененный остров в океане, В — остров со сложной конфигурацией, С — водоем среди суши, D — архипелаг.

В модели использовались несколько стандартных конфигураций распределения земли и суши (рис. 2.6.6.2.), но конструкция программы позволяет изменять эту конфигурацию в течение времени, имитируя, таким образом, трансгрессии и движение материков.

⁵ В дальнейшем изложении будем применять термин «ячейка» вместо термина «клетка», чтобы избежать двусмысленности при описании биологических объектов.

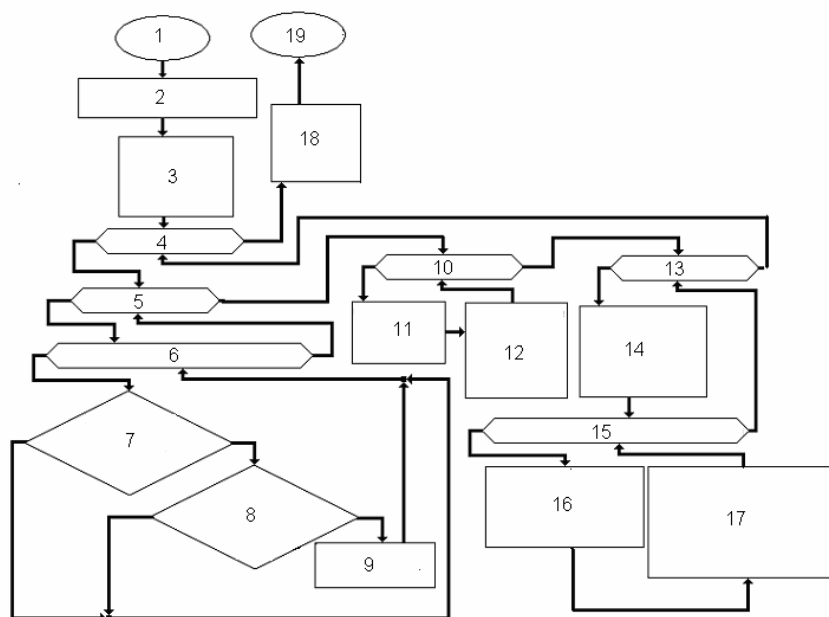


Рис. 2.6.6.3. Блок-схема моделирующего алгоритма:

1 — начало, 2 — начальная конфигурация моря и суши, 3 — выбор ячейки первичного возникновения жизни, 4 — цикл по времени, 5 — цикл по ячейкам, 6 — цикл по живым компонентам ячейки, 7 — возможно ли эволюционное преобразование, 8 — произойдет ли эволюционное преобразование (вероятность $pmut$), 9 — реализация эволюционного преобразования, 10 — цикл по ячейкам, 11 — определение свойств соседних ячеек, 12 — перемещение живых и неживых компонент в соседнюю ячейку, 13 — цикл по ячейкам, 14 — оценка биомассы автотрофов, фитотрофов и хищников в ячейке, 15 — цикл по живым компонентам ячейки, 16 — оценка возможности существования данного компонента в ячейке, 17 — рост или сокращение обилия данного компонента в зависимости от трофической ситуации в ячейке и абиотических условий среды, 18 — построение итоговой диаграммы эволюционного процесса и карт распределения компонент по ячейкам, 19 — конец

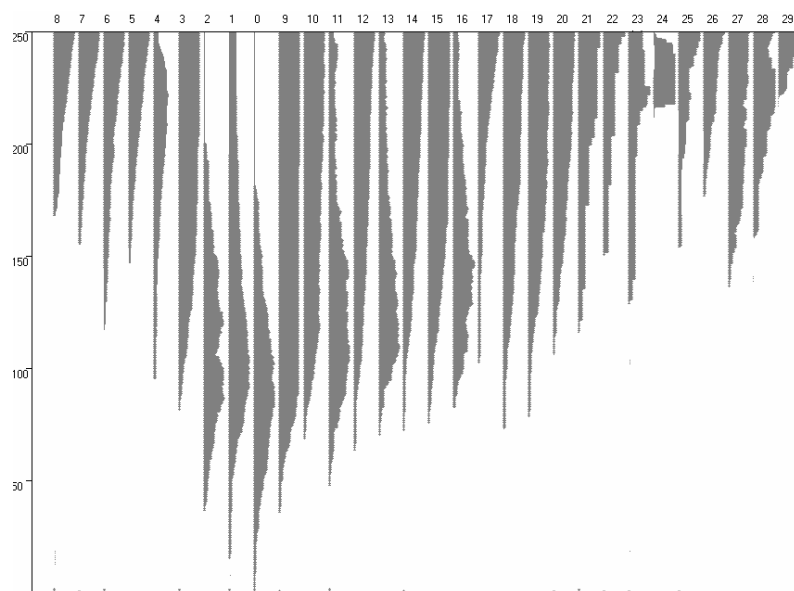


Рис. 2.6.6.4. Диаграмма обилия живых компонент в процессе эволюции

Цифры в верхней части диаграммы соответствуют компонентам, перечисленным в подписи к рис.2.6.6.1.

Моделирующий алгоритм, блок-схема которого представлена на рис. 2.6.6.3, состоит из трех основных частей — «эволюции», «миграции» и «экологии». Для того чтобы произошел эволюционный переход, например от примитивных членистоногих ($L(16)$) к насекомым ($L(17)$) в ячейке $C(i,j)$, необходимо выполнение целого ряда условий. Во-первых, надо, чтобы в данной ячейке присутствовали примитивные членистоногие ($L(16) > 0$) и не было бы насекомых ($L(17) = 0$). Во-вторых, для существования насекомых нужна суша, или, хотя бы, литораль ($C(i,j), W = 2$ или $C(i,j), W = 3$). И, наконец, надо, чтобы эволюционное событие произошло с заданной вероятностью (pe). Это производится стандартным приемом сравнения величины вероятности с распределенным равномерно в диапазоне от 0 до 1, псевдослучайным числом RND. Проверка того, будут ли обеспечены новые организмы достаточным количеством пищи и не станут ли они немедленной жертвой хищников, производится в части моделирующего алгоритма «экология».

Исходными данными для эволюционной части программы служит граф, приведенный на рис. 2.6.6.1., представление о необратимости эволюционных изменений и величина вероятности pe . В первых вариантах модели эта вероятность полагалась не зависящей от времени, места и типа эволюционирующего объекта. Это, конечно, очень грубое приближение, которое легко может быть уточнено без изменения структуры программы.

Вторая часть моделирующего алгоритма посвящена перемещению живых и неживых компонент по поверхности тора. Принята схема отношений соседства по Некеру (Nechinski, 21) в прямоугольной системе координат (рис. 2.6.6.2). Перенос живого или неживого компонента из данной ячейки в соседнюю ячейку может осуществиться в зависимости от сочетания свойств этих двух ячеек и переносимой компоненты. Например, перенос обитателей моря на сушу и обратный перенос обитателей суши в море запрещен. Запрещенным считается так же перенос против градиента плотности. Это означает, что перенос возможен только в случае, если обилие компонента в исходной ячейке превышает обилие того же компонента в соседней ячейке. Это правило распространяется и на неживые компоненты, за исключением характеристики поверхности, солнечной энергии и климатических параметров. Интенсивность переноса между ячейками регулируется вероятностью такого переноса в единицу времени (km) и равновероятна по всем разрешенным направлениям. Как уже указывалось выше, принятие за основу поверхности тора избавляет от необходимости задания граничных условий.

Третья часть моделирующего алгоритма («экология») построена по принципу экспертной системы и включает в себя достаточно обширный массив операторов «Если...То...». Предварительно оценивается обилие в данной ячейке таких трофических групп, как автотрофы, фитофаги и хищники. Приведем типичные примеры операторов этой части моделирующего алгоритма.

Если в ячейке нет автотрофов, то существование любых гетеротрофов невозможно.

Если отсутствует солнечная энергия, то существование автотрофов невозможно.

Если насекомые отсутствуют или их мало ($L(17) < 2$), то покрытосемянных растений не может быть много ($L(8) < 2$).

Если млекопитающие получают существенное развитие ($L(28) > 2$), то гигантские рептилии ($L(24)$) прекращают свое существование.

Если человек достигает высокого обилия в данной ячейке ($L(29) > 3$), то обилие всех других живых компонент снижается до минимального уровня.

Не будем приводить все правила, которые, по существу, представляют собой очень примитивную базу знаний по экологии, поскольку таких правил в программе более 100. Заметим, что эти правила могут легко изменяться и добавляться без изменения структуры программы.

Работа модели начиналась с размещения в одной из ячеек примитивных одноклеточных организмов ($L(9)$). Если это была ячейка литорали ($C(i,j), W = 2$), то жизнь могла продолжать свое развитие. После прохождения заданного числа временных шагов ($tmax$) на экран выводилось изображение эволюционной диаграммы в виде принятом в большинстве монографий по биологической эволюции (например, Чайковский, 2006). Пример такой диаграммы для конфигурации одиночного острова (рис. 2.6.6.2A) и размерности поля 20 на 20 ячеек, приведен на рис. 2.6.6.4. Из рассмотрения диаграммы следует, что к моменту прекращения работы модели ($tmax=250$) основу растительности суши составляли голосемянные и покрытосемянные растения, а в море доминировали диатомовые одноклеточные водоросли. На суше уже появился человек, но крупные рептилии уже полностью вымерли. В реликтовом состоянии находятся примитивные членистоногие ($L(16)$), при-

митивные черви (L(13)) и примитивные многоклеточные (L(11)). Птицы и амфибии процветают. В общем, картина напоминает то, что приводится в большинстве учебников по теории эволюции (Грант, 1980). Конечно, этот факт не является доказательством правильности модели, но позволяет говорить хотя бы об ее правдоподобности.

Удобным интегральным показателем эволюционного совершенства экосистемы является, заимствованное из термодинамики Йоргенсеном (Jørgensen et al., 1993) понятие эксергии (exergy). Существо этого понятия заключается в оценке всей энергией затраченной на создание единицы биомассы данного вида в процессе филогенеза. В работах Йоргенсена приводятся коэффициенты для расчета эксергии различных типов растений и животных, основанные на генетических данных. Для наших целей достаточно качественных соотношений, оценивающих энергетические затраты на создание в процессе эволюции того или иного типа организмов $Kex(k)$.

$$EX = \sum_{i=1}^{N \max} \sum_{j=1}^{N \max} \sum_{k=1}^{29} C(i, j) \cdot a(k) * Kex(k) \quad (2.6.6.1.)$$

Поскольку предлагаемая модель имеет вероятностный характер, то судить о ее свойствах следует только после статистической обработки целого ансамбля реализаций, что составляет существо метода Монте-Карло. На рис. 2.6.6.5. представлены графики роста эксергии с течением времени для десяти реализаций эволюционного процесса. Реализации существенно различаются между собой. Большие различия в ходе процесса эволюции при одних и тех же внешних и внутренних параметрах, во многом связаны со сложностью процесса выхода организмов на сушу. Этот процесс происходил, обычно, не один, а несколько раз, отмечались случаи, когда членистоногие опережали хордовых. Локализация мест выхода на сушу в разных реализациях, обычно, оказывалась различной. Это особенно существенно при сложной конфигурации береговой линии.

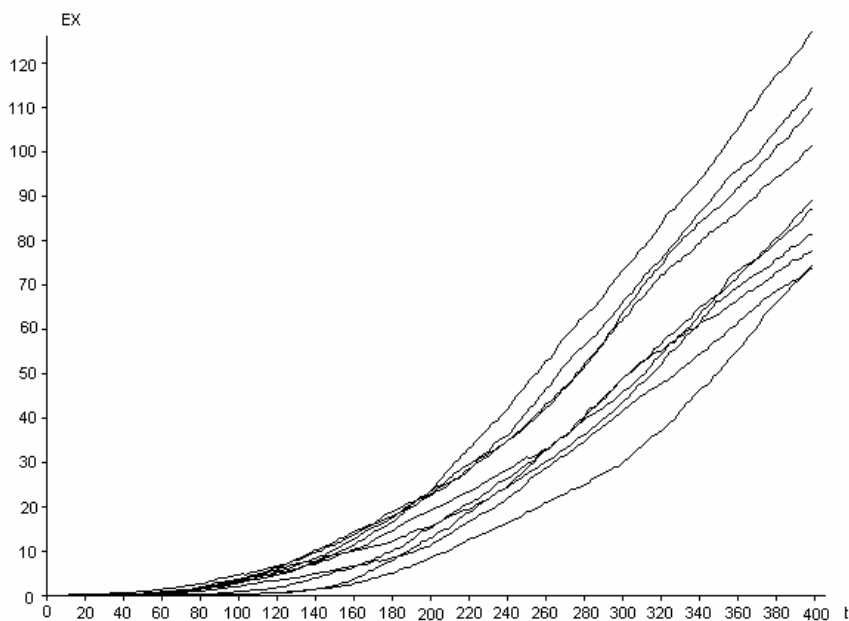


Рис. 2.6.6.5. Зависимость суммарной эксергии (EX) моделируемой системы в зависимости от времени (t), Приведено 10 реализаций случайного процесса

Совместное влияние интенсивности эволюционного процесса (pe) и интенсивности миграций (pm) на примере конечного этапа эволюции — человеческой популяции, представлено на рис. 2.6.6.6. При значении параметра $pe < 0,01$ человек вообще не успевает появиться за время исследования модели. При низких значениях параметра миграций этот предел повышается до $pe = 0,03$. Своего максимума обилие человеческой популяции достигает при $pe = 0,06$. При больших интенсивностях эволюционного процесса обилие человеческой популяции имеет тенденцию к снижению, в основном из-за процесса загрязнения биосферы. Характерно, что при максимальных значениях

обилия человеческой популяции разброс значений по отдельным реализациям резко снижается по сравнению с режимами, проводящим к низкой численности человечества. При низких темпах эволюции и высокой интенсивности миграций появляется возможность сохранения гигантских рептилий к моменту возникновения человеческой популяции. Очень редко, с вероятностью менее 1%, выход растений и животных на сушу вообще не происходил за время исследования модели.

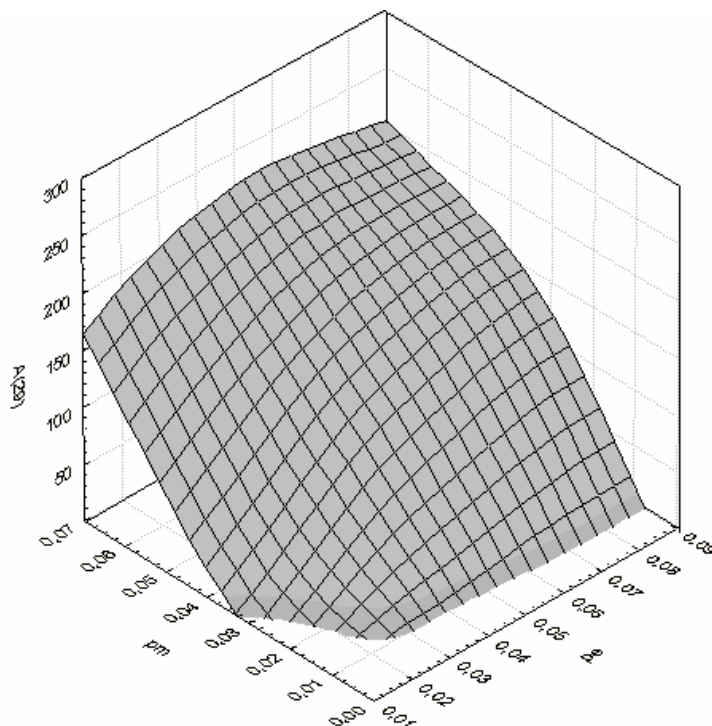


Рис. 2.6.6.6. Зависимость обилия человеческой популяции ($A(29)$) от интенсивности эволюционного процесса (p_e) и интенсивности миграций (p_m)

Влияние географического фактора на результаты эволюционного процесса иллюстрируется данными, представленными на рис. 2.6.6.7. Сопоставляется конфигурация одинокого острова (рис. 2.6.6.2A.) и сильно расчлененного архипелага (рис. 2.6.6.2D.). В первом случае обилие организмов у водной части экосистемы оказывается больше, чем во втором варианте. Разброс значений обилия в первом случае ниже, особенно это ясно видно на примере диатомовых водорослей. Сухопутная часть экосистемы во втором варианте оказалась несколько беднее, чем в первом, что связано с большим разнообразием флоры и фауны в отдельных островных образованиях. Например, в разных реализациях человеком заселялись разные острова. Конечно, на основании одного примера, делать какие-либо выводы явно преждевременно, но этот пример показывает возможность подобной постановки задачи.

Рассмотренная модель крайне схематична в своей биологической части и, по существу, призвана демонстрировать приложение математического аппарата клеточных автоматов к проблемам теории эволюции. Это дальнейшее развитие идей моделирования эволюционного процесса, что пространственному фактору уделялось мало внимания (Меншуткин, 1977; Левченко, 2003). В настоящей модели не делается никаких предположений о самом механизме эволюционного процесса — используется только его феноменологическое описание в виде графа переходов (рис. 2.6.6.1.). С одной стороны это освобождает от дискуссий, но, с другой стороны, обедняет модель, заранее предписывая совершение того или иного эволюционного акта. Технические возможности современных компьютеров хотя и велики, но все же еще не позволяют проследить динамику всей биосферы с точностью до индивидуума, да еще в течение миллионов лет.

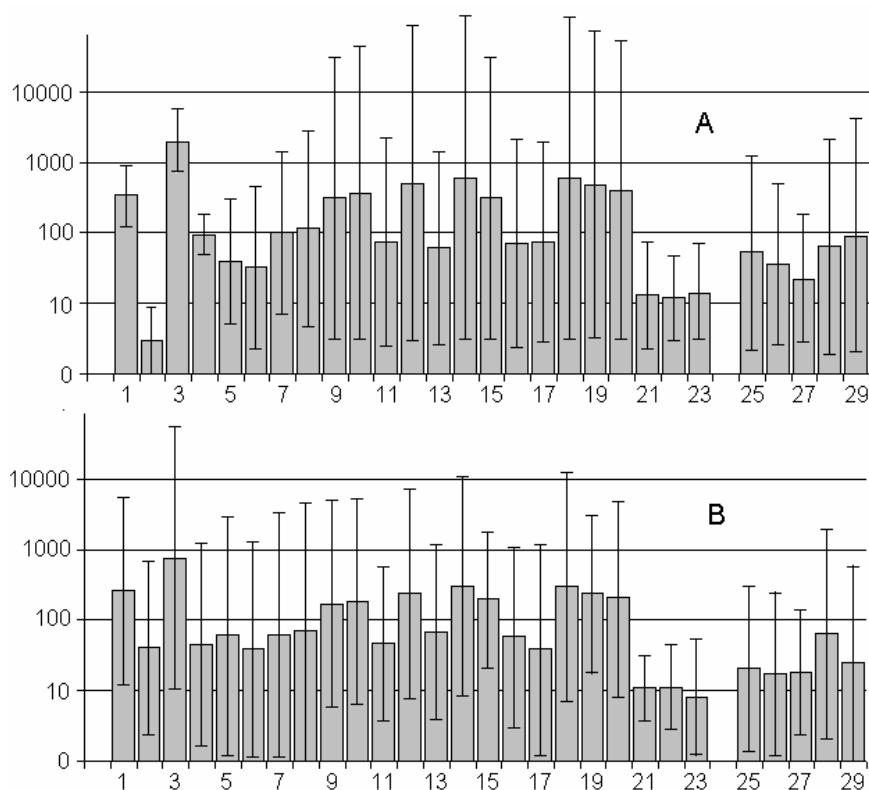


Рис. 2.6.6.7. Сравнение обилия живых компонент в случае одиночного острова (А) и сильно расчлененного архипелага (В) при прочих равных условиях. Цифры на абсциссе графика соответствуют индексам компонент, перечисленных в подписи к рис. 2.6.6.1. Помимо абсолютных значений обилия указаны и средние квадратичные отклонения, полученные в результате статистических испытаний модели с 50 реализациями

В рамках принятой методики построения модели можно указать явные пути ее совершенствования. Конструкция модели допускает существенное уточнение и детализацию графа переходов (рис. 2.6.6.1.). Особенно большие возможности усовершенствования модели заключаются в расширении бака знаний в блоке «экология» моделирующего алгоритма. Заметим, что все взаимодействие человеческого общества с природой сведено в модели к нескольким правилам, без учета долгосрочного загрязнения. Аналогично обстоит дело и с влиянием климатических изменений на процесс эволюции — в данной публикации этот вопрос вообще не затронут, хотя в конструкции модели заложены возможности учета колебания климата как во времени, так и по пространству. Все приведенные в настоящей работе компьютерные эксперименты проводились с композицией из 4 автоматов (сетка 20 на 20) исключительно исходя из стремления быстрого получения результатов даже при большом числе реализаций. Однако особых препятствий к созданию более подробных карт нет, особенно если учитывать возможность применения параллельного вычислительного процесса.

2.6.7. Модель эволюции биосферы после появления человека

С появлением человека эволюция биосферы Земли перешла в совершенно иную фазу своего развития по сравнению со всей предыдущей ее историей. Об этом достаточно убедительно сказано в работах (Вернадский, 1944; Тейар-де-Шарден, 1989). Ключевую роль на этом этапе эволюции играет взаимодействие развития человеческой популяции с наземными и водными экологическими системами. В области глобального моделирования сделано уже очень много, достаточно указать на основополагающие работы (Форрестер, 1978; Крапивин, Свирежев, Тарко, 1982; Моисеев, Александров, Тарко, 1985). В моделях этого типа за основу принята традиционная для экосистемных

моделей имитация потоков вещества и энергии, что почти неразрывно связано с применением математического аппарата систем дифференциальных уравнений. Однако, описание таких процессов, как развитие человеческого общества, прогресс науки и техники, не говоря уже о собственно биологической эволюции, связано с дискретным, стохастическим подходом. Поэтому в настоящем исследовании использован математический аппарат вероятностных конечных автоматов. Этот аппарат, естественный при описании эволюционных и информационных процессов, конечно, сильно огрубляет представления о потоках вещества и энергии в природных и экономических системах. Применение же в одной модели дискретного и непрерывного принципа, хотя и возможно, но создает столь большие трудности, что разумнее ограничиться одним, а именно дискретным подходом, тем более что основное внимание в данном случае уделяется именно информационным процессам.

Поверхность биосферы Земли представлена в модели в виде 66 сухопутных ячеек и одной океанической, как показано на рис. 2.6.7.1. Состояние каждой сухопутной ячейки определяется следующими переменными. Popul — численность населения, Ethno — название этнопопуляции, в территорию обитания которой входит данная ячейка, Clim — климатические условия, Minerals — запасы руды, угля и других полезных ископаемых, кроме нефти и газа, MINOIL — запасы нефти и газа, WildLife — состояние возобновляемых природных ресурсов, WATER — состояние водных запасов, Poll — степень загрязнения промышленными и бытовыми отходами. Кроме этого для каждой ячейки определены соседние с ней ячейки, а также наличие или отсутствие возможности развития мореплавания.

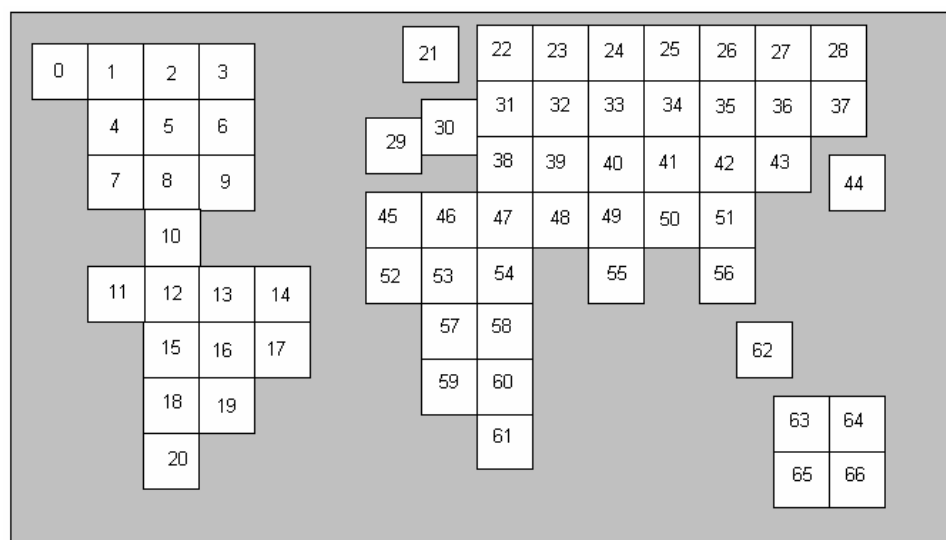


Рис. 2.6.7.1. Схема расположения ячеек модели

Функциональной единицей модели является этнопопуляция, которая может занимать одну или несколько сухопутных ячеек. Этнопопуляция представляет собой объект, который может возникать и пропадать, а, следовательно, имеет возраст (Age). Помимо численности населения и занимаемой территории, этнопопуляция характеризуется уровнем своего научного и технического развития. Эти уровни описываются в модели списками открытых для данной этнопопуляции мемов научной (Scien) и технической информации (Tech).

Понятие мема введено в научный обиход Р. Доукинзом (1993) и представляет собой, по аналогии с понятием гена, единицу передаваемой информации. В отличие от гена, понятие мема приложимо не только к организмам, но и к обществам, в частности к человеческому обществу. Именно в последнем смысле это понятие используется в настоящей работе.

В начальном состоянии модели предполагается, что существует только одна этнопопуляция в ячейке 54 (Центральная Африка), находящаяся на самом низком уровне развития, который описывается обладанием мемами «членораздельная речь» (S1), «каменные орудия» (T1), «охота» (T2), «применение огня» (T3). Численность населения минимальна (P1).

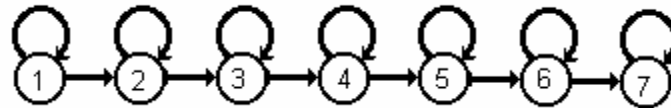


Рис. 2.6.7.2. Граф переходов автомата, имитирующего развитие этнопопуляции:

1 — стадия подъема, 2 — акматическая стадия, 3 — стадия надлома, 4 — инерциальная стадия, 5 — стадия обскурации, 6 — стадия регенерации, 7 — реликтовая стадия

Создание нового мема научной или технической информации происходит с вероятностью p_{create} . Эта вероятность существенно зависит от состояния этнопопуляции (A). Согласно Л. Н. Гумилеву (1990), развитие этнопопуляции проходит стадии подъема, акматическую стадию, затем следует стадия надлома, за которой следует инерциальная стадия. Эволюция этнопопуляции, если она не будет прервана внешней экспансией или другими причинами, продолжается на стадиях обскурации, регенерации и завершается реликтовой стадией. Вероятность p_{create} максимальна в акматической стадии и равна нулю в реликтовой стадии развития этнопопуляции. Этнопопуляция представлена в модели в виде конечного автомата, граф переходов которого изображен на рис. 2.6.7.2.

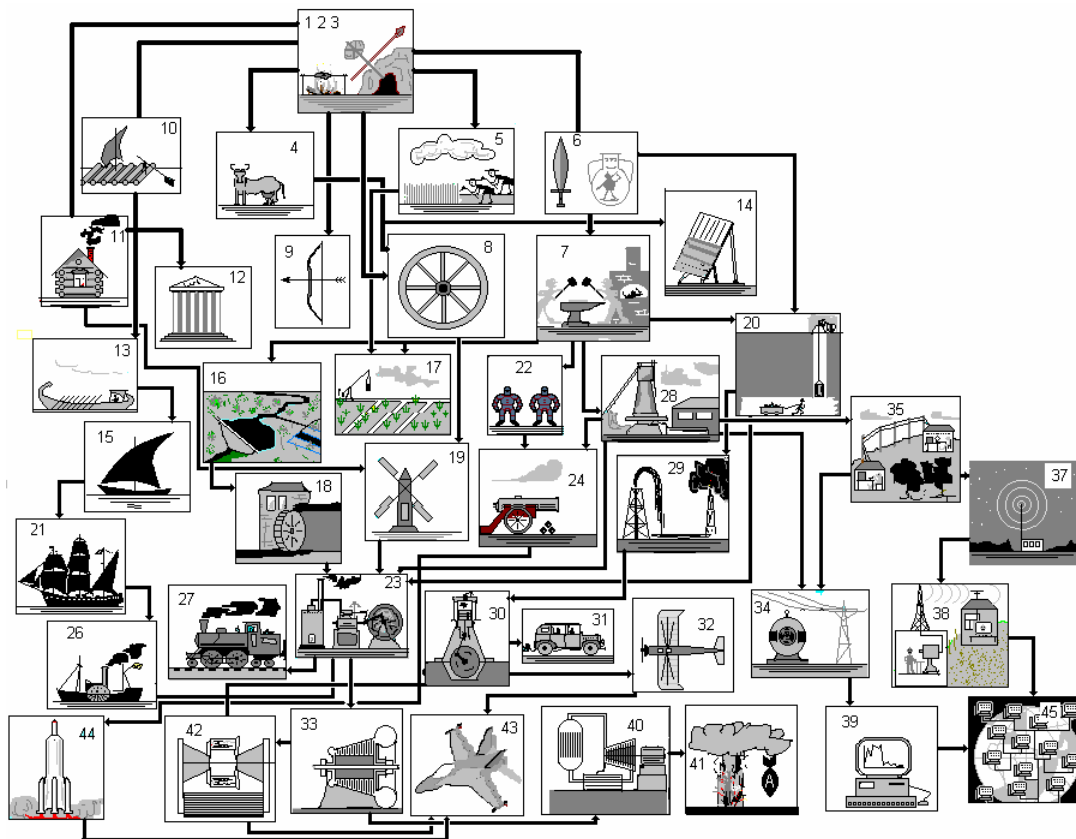


Рис. 2.6.7.3. Граф мемов эволюции техники:

1 — «каменные орудия», 2 — «охота», 3 — «применение огня», 4 — «домашние животные», 5 — «примитивное земледелие», 6 — «бронзовые орудия», 7 — «железные орудия», 8 — «изобретение колеса», 9 — «лук и стрелы», 10 — «плот», 11 — «деревянные жилища», 12 — «каменные постройки», 13 — «лодки с веслами», 14 — «примитивное ткачество», 15 — «лодки с парусом», 16 — «каналы и плотины», 17 — «орошаемое земледелие», 18 — «водяные двигатели», 19 — «ветродвигатели», 20 — «добыча угля и руды в шахтах», 21 — «мореходные парусные суда», 22 — «стальное оружие», 23 — «паровая машина», 24 — «огнестрельное оружие», 25 — «пряделные машины», 26 — «пароходы», 27 — «железные дороги — паровозы», 28 — «металлургия, мартеновские печи, прокатные станы», 29 — «добыча, очистка и перегонка нефти», 30 — «двигатель внутреннего сгорания», 31 — «автомобиль», 32 — «аэроплан — самолет», 33 — «паровая турбина», 34 — «электромотор и генератор», 35 — «электрический телеграф», 36 — «телефон», 37 — «радио», 38 — «телевидение», 39 — «электронный компьютер», 40 — «атомная энергия — ядерный реактор», 41 — «ядерное оружие», 42 — «газовая турбина», 43 — «реактивная авиация», 44 — «ракетная техника», 45 — «интернет»

Процесс создания нового мема происходит следующим образом. При помощи генератора случайных чисел вырабатывается номер мема, который еще не освоен в данной этнопопуляции. После этого проверяется возможность его появления при помощи графа связи мемов технической (рис. 2.6.7.3) и научной информации (рис. 2.6.7.4). Если мемы, соответствующие дугам, заходящих в вершину выбранного мема, уже присутствуют в данной этнопопуляции, то новый мем принимается, в противном случае открытие считается несостоявшимся. Кроме проверки на преемственность знаний, мемы технической информации проходят проверку на научную обеспеченность рассматриваемого новшества. Эта проверка оформлена в модели в виде списка запретов. Например, создание паровой машины (T23) полагается невозможным до открытия закона сохранения энергии (S23), или изобретение электродвигателя (T34) требует открытия законов электрического тока (S25).

Этнопопуляции обладают способностью к расширению своей территории, как за счет необитаемых земель, так и за счет земель, занятых другими этнопопуляциями. В первом случае разрешается миграция только на соседнюю территорию. Заметим, что первую тысячу лет существования модели ячейки 0 и 28 полагаются смежными, то есть в это время предполагается отсутствие Берингова пролива. Миграции в островные ячейки 21, 44, 62 возможна только в том случае, если мигрирующая этнопопуляция обладает мемом T13 («гребная лодка») или T15 («лодка с парусом»). Для пересечения больших водных преград требуется наличие мема T21 или T26. Интенсивность миграционного процесса оценивается вероятностью $pmig$.

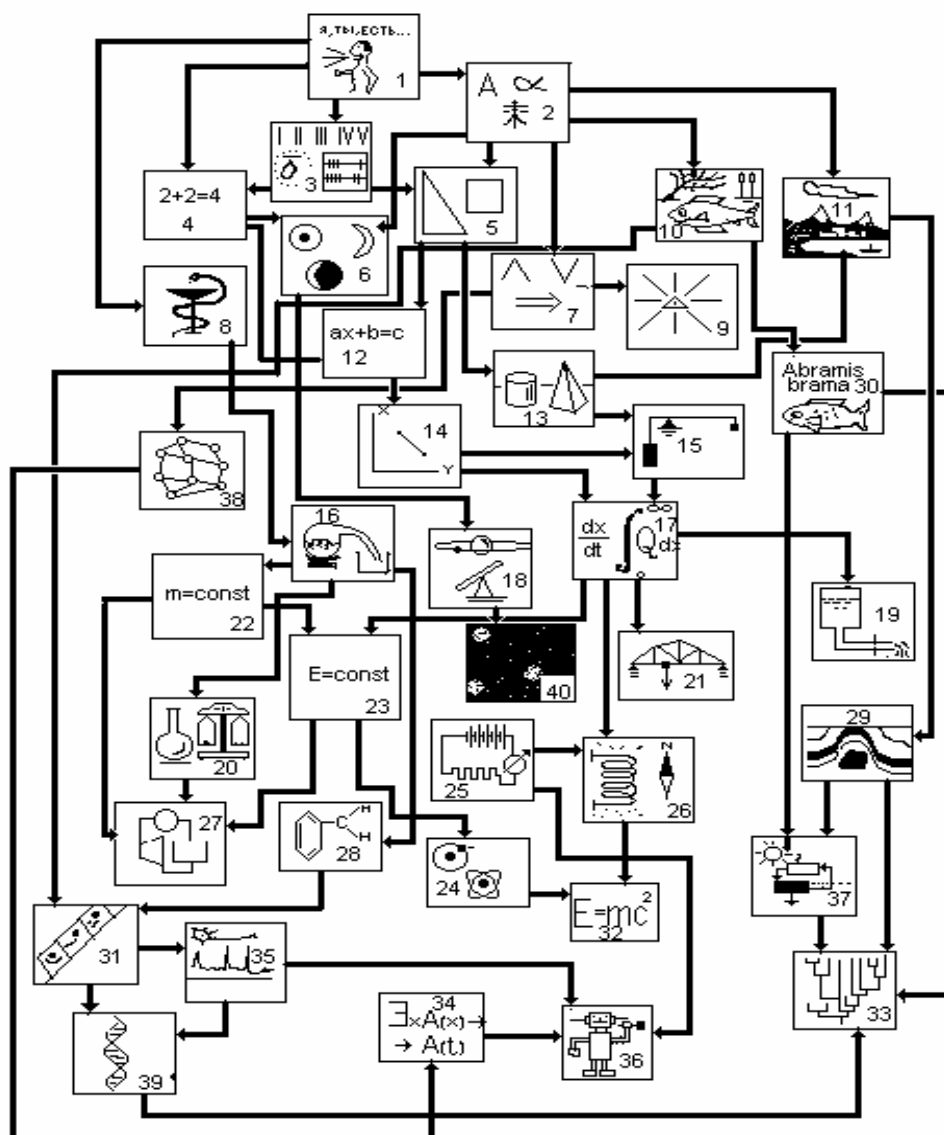


Рис. 2.6.7.4. Граф мемов эволюции науки:

1 — «членораздельная речь», 2 — «письменность», 3 — «понятие числа», 4 — «арифметика», 5 — «примитивная геометрия», 6 — «начала астрономии», 7 — «начала логики», 8 — «начала медицины», 9 — «философия атомистики и диалектики», 10 — «описание растений и животных», 11 — «описательная география», 12 — «начала алгебры и понятие отрицательного числа», 13 — «вычисление поверхностей и объемов», 14 — «аналитическая геометрия», 15 — «элементарная механика», 16 — «описательная химия», 17 — «дифференциальное и интегральное исчисление», 18 — «небесная механика», 19 — «гидравлика и гидродинамика», 20 — «аналитическая химия», 21 — «прикладная механика», 22 — «закон сохранения вещества», 23 — «закон сохранения энергии», 24 — «атомистическая теория», 25 — «законы электрического тока», 26 — «теория электромагнитного поля», 27 — «термодинамика», 28 — «органическая химия», 29 — «динамическая геология», 30 — «систематика в зоологии и ботанике», 31 — «клеточная теория в физиологии», 32 — «теория относительности», 33 — «теория эволюции», 34 — «математическая лингвистика», 35 — «нейрофизиология», 36 — «кибернетика», 37 — «экология», 38 — «дискретная математика», 39 — «генетика», 40 — «астрофизика»

В случае конфликта между этнопопуляциями предпочтение отдается той этнопопуляции, которая обладает большим числом мемов технического развития.

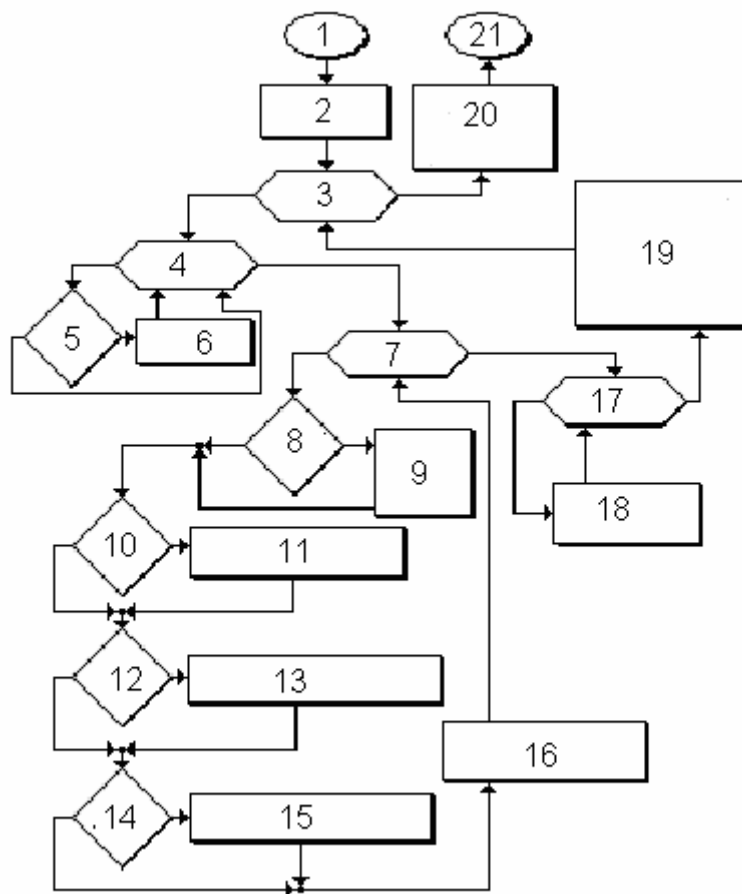


Рис. 2.6.7.5. Блок-схема моделирующего алгоритма:

1 — начало, 2 — начальное состояние, 3 — шаг по времени, 4 — перебор по ячейкам, 5 — происходит ли миграция ($RND < pmig$), 6 — миграция в соседнюю ячейку, 7 — перебор по этнопопуляциям, 8 — возможно ли создание нового этноса ($RND < pcreat$), 9 — формирование новой этнопопуляции, 10 — превышает ли возраст этноса критическое значение, 11 — гибель этнопопуляции, 12 — возможен ли прогресс в области науки, 13 — приобретение новых знаний, 14 — возможен ли прогресс в области техники, 15 — введение новых технологий, 16 — демографический рост или сокращение этнопопуляции, 17 — перебор по всем ячейкам, 18 — истановление экологических изменений в ячейке, 19 — информационный обмен между этнопопуляциями, 20 — графическое отображение динамики модели, 21 — конец

Плотность населения в данной ячейке ($Popul$) оценивается по шкале, имеющей 20 градаций, причем последняя соответствует крайней степени урбанизации. Изменение численности населения данной этнопопуляции определяется как достигнутой плотностью населения ($Popul$), степенью урбанизации ($Urban$), степенью загрязнения окружающей среды ($Poll$) и уровнем технического развития ($Tech$). Поскольку этнопопуляция может занимать несколько ячеек, то применяется операция усреднения таких характеристик как климат, природные ресурсы и загрязнение среды. Иными словами, каждая этнопопуляция представляет собой конечный автомат с 20 состояниями. Функция переходов этого автомата оформлена в модели не в виде матрицы переходов, что слишком громоздко и мало наглядно при принятом количестве состояний и входных воздействий, а в виде набора логических выражений типа: «если загрязненность среды очень высокая ($Poll=4$), то численность популяции снижается на одну градацию за 10 лет» или «если этнопопуляция расположена в ячейках с арктическим климатом ($Climat=1$), то плотность населения не может превышать 3 градаций шкалы» и т.п. Все рассмотренные операции включены в состав процедуры DEMOGRAPHY, как это видно на блок-схеме модели (рис. 2.6.7.6).

Процессы изменения состояния биосферы в каждой ячейке модели, а так же состояние не возобновляемых полезных ископаемых, сосредоточены в процедуре ECOLOGY (рис. 2.6.7.6). Состояние живой природы (WildLife) определяется климатическими особенностями данной ячейки, а также плотностью человеческой популяции (Popul) и уровнем технического развития той этнопопуляции, которая занимает данную ячейку. Уровень минеральных ресурсов в данной ячейки определяется их начальными запасами, а также наличием или отсутствием мемов угольной, горнодобывающей промышленности (T20) и нефтедобычи (T29) у той этнопопуляции, к которой относится данная ячейка. Технически, процедура ECOLOGY оформлена так же, как процедура DEMOGRAPHY, т.е. в виде серии логических выражений, которые, по существу, представляют собой, в очень схематичном виде базу знаний о взаимодействии между человеческой популяцией и природой.

Последний этап работы модели на каждом временном шаге связан с обменом информацией между этнопопуляциями, без поглощения одного этноса другим. При отсутствии средств дальней связи (T35, T36, T38 и T45) такой обмен может происходить только между соседними ячейками, а при наличии таких средств в обоих обменивающихся ячейках, между любыми ячейками модели. Выбор обменивающихся ячеек происходит случайным образом из предположения о равенстве всех заселенных ячеек. Вероятность такого обмена принята пропорциональной степени пассионарности этнопопуляций, которая определяется ее состоянием. Эта вероятность максимальна при акматической стадии и минимальна при реликтовой стадии. Сам же обмен информацией заключается в том, множества мемов научного и технического развития обменивающихся этнопопуляций объединяются.

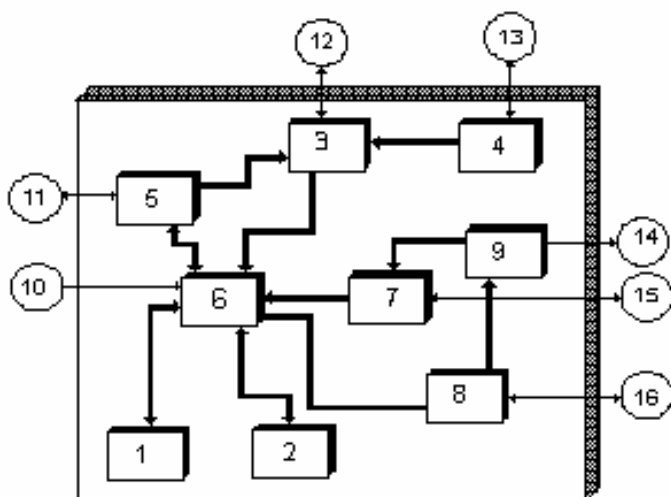


Рис. 2.6.7.6. Схема связей в одной ячейке модели:

1 — не возобновляемые природные ресурсы в виде рудных ископаемых и каменного угля (MINERAL), 2 — не возобновляемые природные ресурсы в виде нефти (OIL), 3 — возобновляемые природные ресурсы (LIFE), 4 — климат (CLIMATE), 5 — загрязнение окружающей среды (POLLUTION), 6 — уровень развития техники (TECHNIC) 7 — уровень развития науки (SCIENCE), 8 — численность населения (POPUL), 9 — состояние этнопопуляции (ETHNOS). Внешние связи ячейки: 10 — обмен технической информацией, 11 — трансграничные переносы загрязняющих веществ, 12 — биосферные переносы, 13 — общеклиматические изменения, 14 — экспансии соседних этнопопуляций, 15 — обмен научной информацией, 16 — миграции

На рис. 2.6.7.7. представлены результаты функционирования модели при среднем уровне пассионарности, а, следовательно, и темпа научного и технического развития. Заселение Земли в этом случае, занимает более 3000 лет, причем происходит скачкообразно, например, на освоение Америки потребовалось не более чем 50 лет. Число этносов испытывало периодические вспышки и затухание, а общее население Земли неуклонно росло. Рост этот был не равномерным, а, скорее, скачкообразным, причем первый резкий скачек численности населения Земли последовал примерно через 100 лет после резкого увеличения научных и технических знаний. В данной реализации до интенсивной разработки нефтяных и газовых месторождений человечество так и не дошло, но эксплуатация рудных и каменноугольных месторождений была значительной. Существенного загрязнения окружающей среды в масштабе всей биосферы за моделируемый период (5000 лет) так и не произошло, и живая природа была сохранена на среднем уровне.

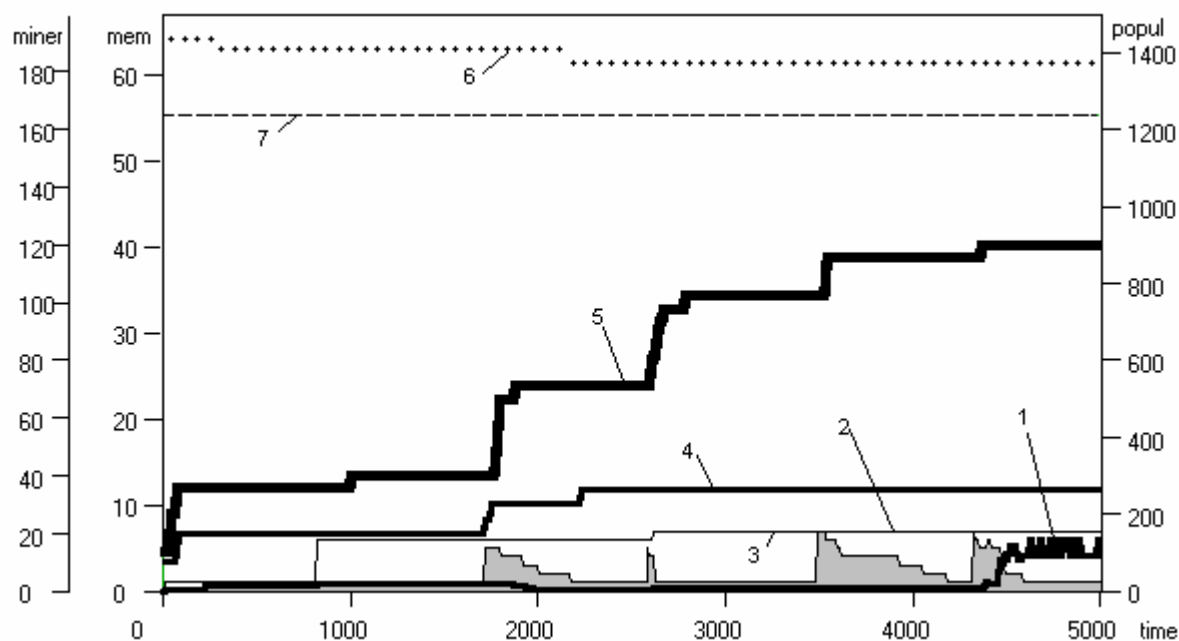


Рис. 2.6.7.7. Динамика модели при относительно низком уровне технического прогресса:

1 — численность человеческой популяции по всей Земле, 2 — число населенных ячеек, 3 — число этнопопуляций, 4 — число открытых мемов научного прогресса для всей Земли, 5 — число открытых мемов технического прогресса для всей Земли, 6 — запасы каменного угля и руды, 7 — запасы нефти и газа

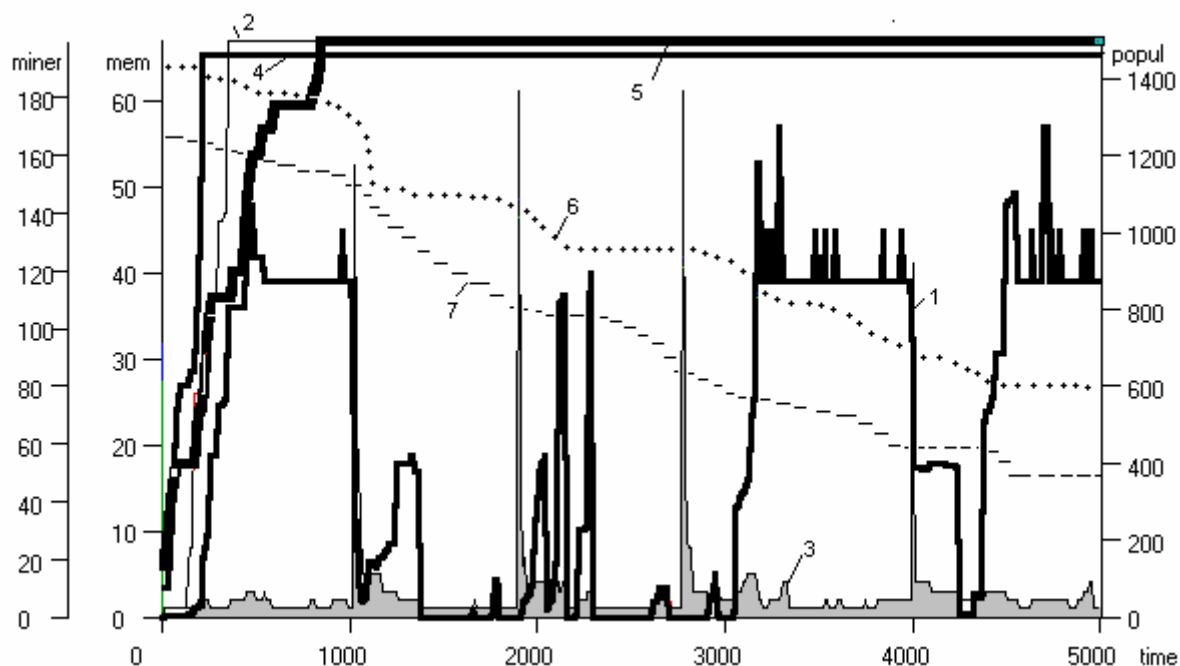


Рис. 2.6.7.8. Динамика модели при относительно высоком уровне технического прогресса:

1 — численность человеческой популяции по всей Земле, 2 — число населенных ячеек, 3 — число этнопопуляций, 4 — число открытых мемов научного прогресса для всей Земли, 5 — число открытых мемов технического прогресса для всей Земли, 6 — запасы каменного угля и руды, 7 — запасы нефти и газа

Совсем иная картина наблюдается при повышении уровня пассионарности этнопопуляций (при высоких значениях вероятности $pcreat$). Для достижения современного уровня научного развития потребовалось около 2000 лет, а технического менее 3000 лет. Первая научно-техническая революция (появление паровой машины) стимулировала относительно небольшой подъем численности населения (возможно, потому, что в нем не участвовал Американский континент), зато вторая научно-техническая революция привела не только к очень быстрому росту населения Земли, но

и к глобальному загрязнению среды и истощению ресурсов. Поэтому к 4100 году компьютерного эксперимента численность населения стала катастрофически падать. Последующее восстановление (далеко не полное) численности населения обязано только переходу к атомной энергетике, причем высокая загрязненность среды и, как следствие, низкое воспроизводство населения сохраняются.

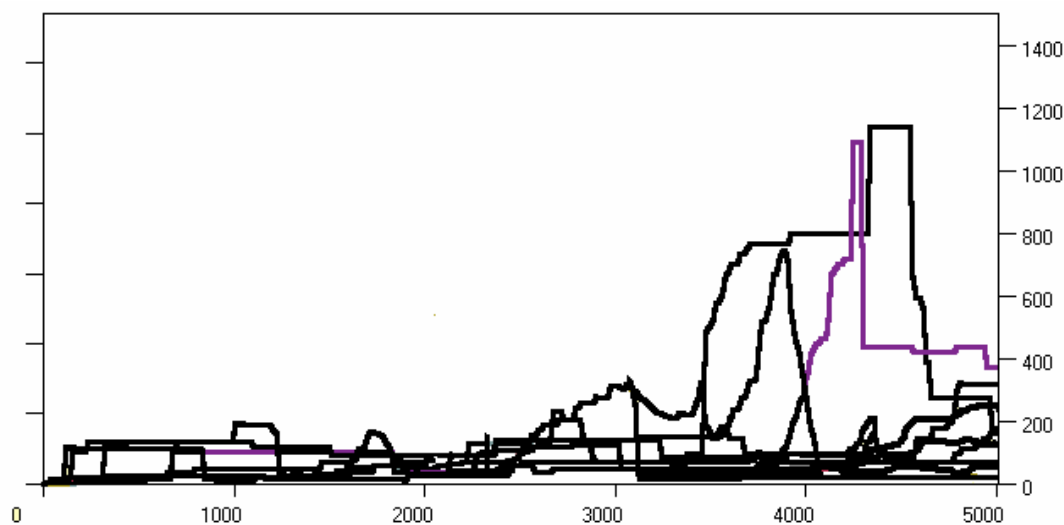


Рис. 2.6.7.9. Различные реализации одного и того же случайного процесса динамики численности населения Земли при низком уровне пассионарности

На рис. 2.6.7.8 представлены результаты функционирования модели при очень высоком уровне пассионарности. В этом случае развитие науки и техники до современного уровня происходит примерно за 1000 лет. Численность населения быстро достигает предельного уровня, по достижении которого наступают резкие колебания численности, связанные с территориальными переделами между отдельными этнопопуляциями. К 3000 году компьютерного эксперимента наступает экологическая катастрофа, которая более длительна и глубока, чем показанная на рис. 2.6.7.7. Выход из кризиса занимает более 1200 лет, после чего повторяется картина, имевшая место до катастрофы, — достижение предельной численности населения Земли с флуктуациями за счет территориальных переделов.

Созданная модель является вероятностной, поэтому судить о ее динамических свойствах следует не по одной, а по целой совокупности реализаций случайного процесса, которые генерирует эта модель. На рис. 2.6.7.9 приведена совокупность траекторий динамики численности населения Земли, полученная при одном и том же начальном состоянии и неизменных параметрах системы. В данном случае эти параметры соответствовали случаю, представленному на рис. 2.6.7.7. По данным рис. 2.6.7.9 можно заключить, что вариабельность траекторий достаточно велика. Наряду с благополучными вариантами, похожими в общих чертах на траекторию, изображенную на рис. 2.6.7.7, встречаются случаи, приводящие к снижению численности человеческой популяции из-за загрязнения среды и перенаселения в отдельных регионах. Относительно редко встречаются варианты, при которых численность населения Земли, несмотря на научный и технический прогресс, остается на низком уровне за все время компьютерного эксперимента. Все это свидетельствует о том, что данная модель обнаруживает достаточно сложное и трудно предсказуемое поведение, что, возможно, характерно и для прототипа этой модели — реальной человеческой популяции.

Статистические свойства рассматриваемой модели удобно представить в виде функций распределения численности населения Земли при фиксированном времени наблюдения. На рис. 2.6.7.10 изображены примеры таких функций для конечного времени компьютерного эксперимента ($t=5000$ лет). Сразу бросается в глаза бимодальность этих функций — или популяция обладает низкой численностью, или достаточно высокой, а промежуточные значения или вовсе отсутствуют или маловероятны. Подобная картина характерна для сложных эволюционирующих систем с бифуркациями (Князева, Курдюмов, 1994). Характерно, что при снижении интенсивности загрязнения среды (рис. 2.6.7.10D), функция распределения численности населения Земли сглаживается и начинает приближаться к равномерному распределению.

Пространственное распределение этнопопуляций отличается большим разнообразием. Это наглядно видно при выводе на экран дисплея карты в динамическом режиме. В публикации приходится ограничиться только отдельными примерами, которые соответствуют конечной картине пространственного распределения этнопопуляций при умеренной интенсивности пассионарности. В одном случае одна громадная мегапопуляция охватывает всю Европу, Африку и Ближний Восток. Другая занимает всю Южную, Центральную и часть Северной Америки. Более мелкие этнопопуляции расположены в Сибири, Юго-восточной Азии и Австралии. Другой вариант характеризуется весьма дробным этническим делением Африки и Южной Америки. Достаточно причудливы, хотя и не лишены некоторой логики и другие варианты. Искать каких-либо соответствий этих распределений с реальной этнографической картой Земли не имеет ни малейшего смысла, как ввиду множественности этих реализаций, так и в силу крайней упрощенности самой модели.

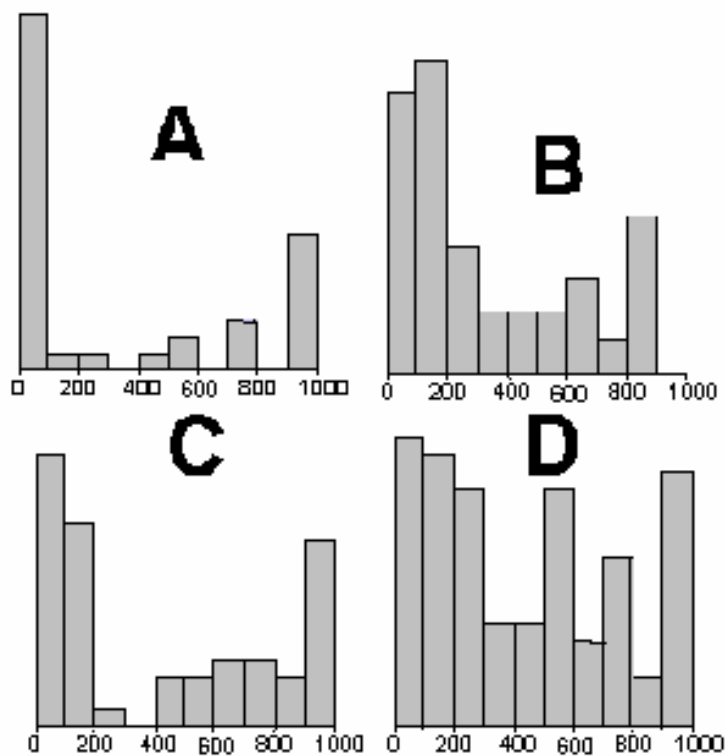


Рис. 2.6.7.10. Функции распределения численности населения Земли при $t=50$:

А — высокая интенсивность технического прогресса и миграций, В — снижение интенсивности технического прогресса, С — высокая интенсивность технического прогресса при снижении интенсивности миграций, D — низкая интенсивность технического прогресса

Идентификация созданной модели по данным реальной истории человеческой популяции не имеет большого смысла, по крайней мере, по двум причинам. Во-первых, история человеческой цивилизации является всего одной единственной реализацией случайного процесса эволюционного развития очень сложной системы, для суждения хотя бы об эргодичности, не говоря уже об идентификации, этого случайного процесса надо располагать целым ансамблем таких реализаций. Во-вторых, предлагаемая модель заведомо не учитывает многих, весьма существенных, черт процесса взаимодействия человеческой популяции и биосферы. Описание состояния живой природы в достаточно крупной ячейке всего одной дискретной переменной является крайней схематизацией. При таком подходе выпадают из рассмотрения такие важные элементы, как продуктивность искусственных и естественных наземных и водных экологических систем, радиационный и водный балансы биосферы, транспорт загрязняющих веществ и многое другое.

Методический смысл настоящего раздела в том, что проблема взаимной эволюции биосферы и человеческого общества сформулирована не в терминах дифференциальных уравнений (как это сделано, например, для биосферы Крапивиным, Свиревым и Тарко (1982), а для этноса Коробицыным (2001)), а в терминах дискретной математики или, точнее, с применением лингвистических переменных и вычислений не при помощи цифр, а при помощи слов (Zadeh, 2002). Основной шаг в этом направлении заключается в применении дискретной теории информации с применением понятия мемов (Доукинз, 1993; Левченко, 2003).

В содержательном плане предсказание грядущего или наступающего кризиса уже стало традиционным для глобального моделирования, начиная с работы Форрестера (1978) и кончая последними работами Н. Н. Моисеева (1998). Сценарии бескризисного развития, полученные при помощи созданной модели, не имеют большой практической ценности, так как предусматривают замедление темпа научного и технического развития человеческого общества с самого начала его существования. О необходимости перестройки экономической и социальной структуры человеческого общества для предотвращения или, хотя бы смягчения, катастрофического развития всей системы написано очень много (например, Гуц, 1997; Капца, Курдюмов, Малинецки, 1997). Аспект модельных исследований в этой области занимает весьма существенное место (Малинецкий, Махов, Посашков, 2001). Настоящая модель выполнена в том же направлении, но отличается от других тем, что авторы исходили не из опыта глобальных экосистемных, экологических или социологических моделей, а из опыта моделирования биологической эволюции (Меншуткин, Медников, 1977; Левченко, 2003). Временные масштабы биологической эволюции и эволюции человеческого общества настолько различны, что в первом приближении можно полагать доминирующее значение антропогенных факторов на развитие биологической составляющей ноосферы. Но только в первом приближении, поскольку, во всяком случае, на уровне микроэволюции, влияние человека на протекание эволюционных процессов бесспорно (например, Меншуткин, 2001).

ГЛАВА 2.7

МОДЕЛЬ РАЗВИТИЯ МЕГАПОЛИСА

Мегаполис Санкт-Петербург является сложной системой. Действительно, разобраться в демографической ситуации, наблюдаемой в Санкт-Петербурге, никак нельзя без учета экономических факторов, состояния рынка труда (безработица), состояния окружающей среды города (заболеваемость и смертность, связанная с загрязнением воздуха и воды). И все это еще на фоне очень не простой истории города и всей страны. Если к этому добавить еще и сознательные искажения демографической статистики в течение многих лет, то никаких сомнений в том, что мы имеем дело с системой очень высокой степени сложности, не остается.

На рис.2.7.1 представлена крайне упрощенная («крупноблочная», как говорят в системотехнике) блок-схема системы города. За каждым прямоугольником этой схемы скрывается вовсе не число и даже не вектор или матрица, а громадные массивы информации. Например, блок «экология» в Санкт-Петербурге представлен «Экологическим паспортом Санкт-Петербурга» (Серебрицкий, 2004), который представляет собой умело организованную совокупность более 200 компьютерных баз данных с миллионами цифровых и текстовых записей.

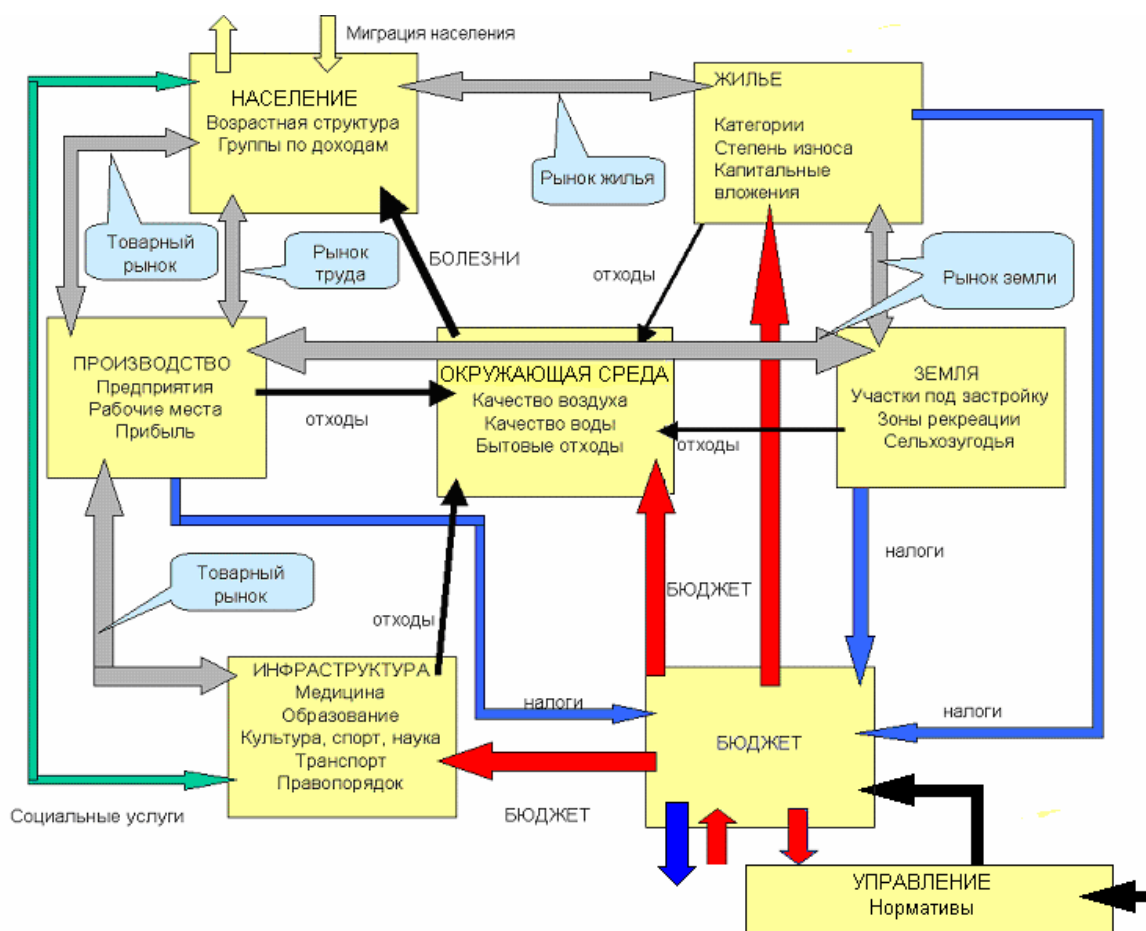


Рис.2.7.1. Принципиальная блок-схема города, как сложной социо-эколого-экономической системы

Каждая стрелка на рис. 2.7.1 (особенно, если она имеет два острых конца) символизирует вовсе не функциональную зависимость, как это принято на обычных блок-схемах, а достаточно сложное взаимодействие многих разнородных элементов. Например «рынок земли» в Санкт-Петербурге представлен не только громадной базой данных, содержащую инвентари-

зацию и оценку земельных участков и строений, но и столкновение разнородных интересов, арену для спекуляций и политических решений.

Помимо внутренней сложности система города Санкт-Петербурга обладает еще и большой пространственной неоднородностью. Достаточно взглянуть на рис. 2.7.2, чтобы представить себе всю глубину различий между Курортным и Павловским районами с одной стороны, и Центральным и Петроградским, с другой. При таком подходе система Санкт-Петербурга представляется типичной ландшафтной системой (Арманд, 1975). Современные методы ландшафтоведения немыслимы без применения компьютерных геоинформационных систем (ГИС), которые широко использованы в «Экологическом паспорте Санкт-Петербурга» (Серебрицкий, 2004).

Все сказанное выше, должно убедить нас в том, что город Санкт-Петербург представляет собой сложную динамическую систему в научном понимании этого термина. Если это так, то к системе Санкт-Петербурга применимы многие результаты, полученные как обобщение свойств всех сложных систем — таких как биосфера или ноосфера планеты Земля, мировая экономика или организм человека (Князева и Курдюмов, 1994).

Во-первых, следует отказаться от мысли, что система города Санкт-Петербурга может быть описана совершенно точно системой дифференциальных или каких-либо других уравнений и все дело только в мощности компьютеров для решения этих уравнений. Мечта Пьера Симона Лапласа (1749 — 1827) о том, что динамику всей вселенной можно описать системой уравнений и трудность только в определении начальных условий, к сложным динамическим системам оказалась неприменимой. Это означает, что когда мы говорим о состоянии системы Санкт-Петербурга, пытаемся прогнозировать изменения этого состояния в будущем или путем воздействия на систему привести ее в желаемое состояние, то мы говорим вовсе не о реальном Санкт-Петербурге, во всей его непередаваемой словами красоте и сложности, а об его модели. Модели ментальной, существующей только в мозгу ее создателей, концептуальной, математической или имитационной, существующей в недрах компьютеров, но все равно модели, как только некоторое отображения действительности. Надо только позаботиться, чтобы эти модели были как можно больше похожи на эту действительность. Собственно это свойство сложных динамических систем явилось первопричиной предлагаемой работы об индексах устойчивого развития Санкт-Петербурга. Система индексных переменных должна как можно лучше отображать состояние реальной системы.



Рис.2.7.2. Схема районирования города Санкт-Петербурга

Во-вторых, сложные системы, как правило, обладают свойством сильной связности. Это означает, что воздействие на один элемент системы, рано или поздно, в большой или незначительной степени скажется на любом другом элементе системы. Захороненные токсические вещества могут дать о себе знать через много лет и самым неожиданным образом. Коварным свойством сложных систем является тот факт, что очень небольшие воздействия на один элемент системы могут вызвать в будущем катастрофические последствия для всей системы. Почти все городские пожары, взрывы и другие чрезвычайные происшествия служат наглядной иллюстрацией этого свойства сложных систем. Весь пафос принципа устойчивого развития заключается если не в полном устранении, то во всемерной локализации и предотвращения таких катастроф. Собственно понимание, возможно чисто эмпирическое, этого свойства сложных систем привело к появлению в России специального министерства по борьбе с чрезвычайными ситуациям.

В-третьих, сложные системы в своей динамике склонны к проявлению цикличности. Примерами таких циклов являются известные Кондратьевские циклы в экономике, циклы Брюкнера в климатологии и т.п. (Пантин, 2004). Циклы могут быть экзогенного (внешнего) и эндогенного (внутреннего) происхождения. Последние возникают благодаря наличию в системе петель с отрицательной обратной связью. Безразмерные индикаторы, обычно, очень четко реагируют на циклические изменения и часто служат для их диагностики.

Начинать построение модели такой сложной системы, как мегаполис с составления балансовых уравнений по населению, финансам, энергии и топливу, по потокам твердых, жидких и газообразных отходов было бы не разумно в силу чрезвычайной громоздкости и неопределенности данных. Особенно трудно было бы увязывать отдельные балансы между собой. Поэтому приходится обратиться к математическому аппарату нечеткой логики (раздел 1.2.5)

Состояние модели мегаполиса описывается 48 переменными (не считая возрастной структуры населения города, которая насчитывает 80 возрастных групп), которые могут изменять свое значение в диапазоне от 0 до 1. Временной шаг модели — один год.

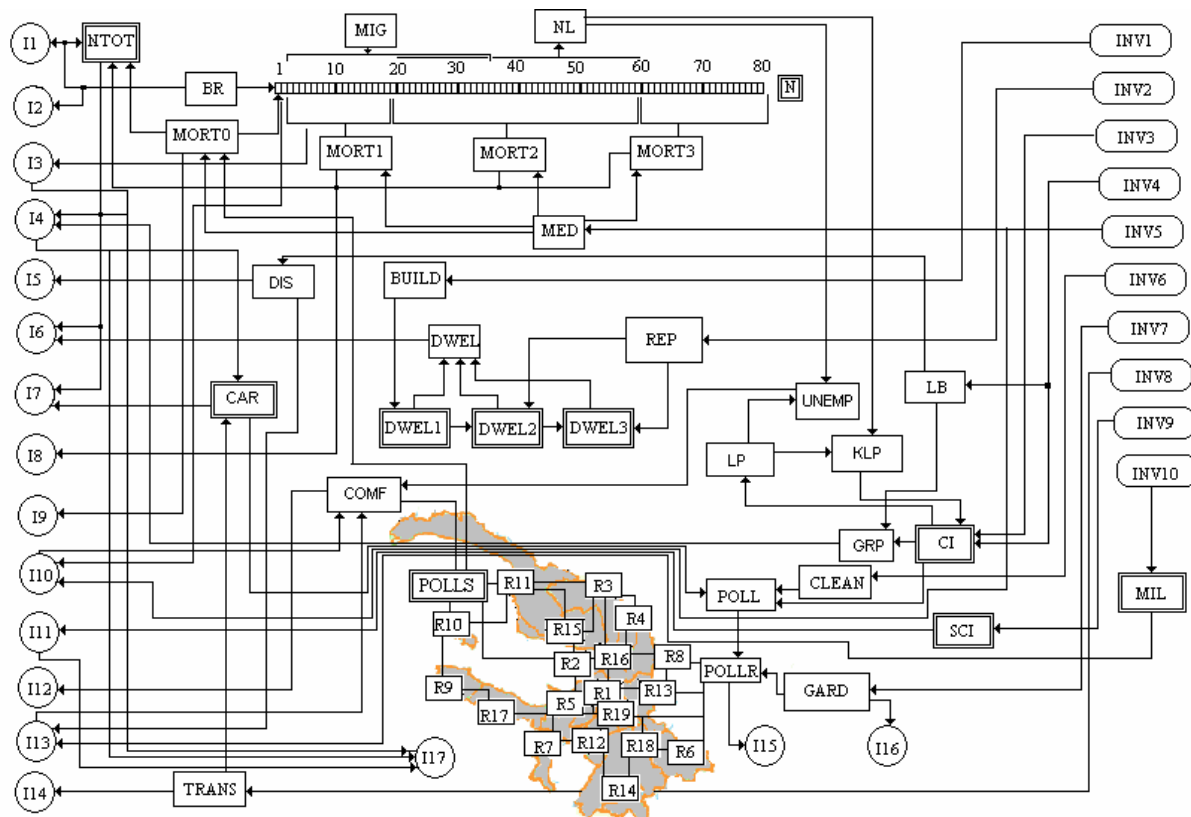


Рис.2.7.3. Блок-схема модели динамики города (на примере Санкт-Петербурга)

Состояние системы города описываются индикаторами, которые соответствуют предложениям, изложенным в брошюре, выполненной Комитетом по природопользованию Правительства Санкт-Петербурга и Санкт-Петербургским Научным центром Российской Академии наук (Меншуткин и др. 2006).

Общий коэффициент рождаемости.

$$I1 = f1(BR) \quad (2.7.1)$$

Коэффициент естественного прироста (убыли) населения.

$$I2 = f2(BR, MORT0, MORT1, MORT2, MORT3) \quad (2.7.2)$$

Ожидаемая продолжительность жизни при рождении.

$$I3 = f3(N()) \quad (2.7.3)$$

Валовый региональный продукт на душу населения

$$I4 = f4(GRP, NTOT) \quad (2.7.4)$$

Индекс концентрации доходов (индекс Джини).

$$I5 = f5(DIS) \quad (2.7.5)$$

Обеспеченность населения общей площадью жилья.

$$I6 = f6(DWEL, NTOT) \quad (2.7.6)$$

Обеспеченность населения личным автотранспортом.

$$I7 = f7(CAR, NTOT) \quad (2.7.7)$$

Общая заболеваемость.

$$I8 = f8(MORT1, MORT2, MORT3) \quad (2.7.8)$$

Уровень детской смертности (до 1 года).

$$I9 = f9(MORT0) \quad (2.7.9)$$

Удовлетворение потребностей населения в детских дошкольных учреждениях

$$I10 = f10(INV5) \quad (2.7.10)$$

Доля жителей города, имеющих высшее образование.

$$I11 = f11(SCI) \quad (2.7.11)$$

Соотношение браков и разводов на 10 жителей за год.

$$I12 = f12(COMF) \quad (2.7.12)$$

Уровень преступности.

$$I13 = f13(MIL, DIS) \quad (2.7.13)$$

Средне городская величина транспортной доступности.

$$I14 = f14(TRANS) \quad (2.7.14)$$

Максимальное превышение ПДК по оксиду азота в воздухе.

$$I15 = f15(POLLR()) \quad (2.7.15)$$

Площадь зеленых насаждений в городе.

$$I16 = f16(GARD) \quad (2.7.16)$$

Индекс развития человеческого потенциала.

$$I17 = f17(I3, I4, I11) \quad (2.7.17)$$

Внешние воздействия на систему города, регулируемые Правительством города.

INV1 — Инвестиции в жилищное строительство,

INV2 — Инвестиции в ремонт жилого фонда,

INV3 — Инвестиции в развитие производства,

INV4 — Инвестиции в развитие мелкого бизнеса,

INV5 — Инвестиции в развитие здравоохранения

INV6 — Инвестиции в строительство очистных сооружений,

INV7 — Инвестиции в развитие транспортной сети города,

INV8 — Инвестиции в благоустройство и озеленение районов города,

INV9 — Инвестиции в образование и науку,

INV10 — Инвестиции в развитие правоохранительных органов.

Основные переменные модели системы города.

NTOT — общая численность населения города,

N(80)- распределение численности населения по возрастным группам,

DWEL1, DWEL2, DWEL3 — жилищный фонд города с подразделением на новые здания, основной фонд и устаревшие здания, подлежащие капитальному ремонту или сносу.

CAR — количество легковых автомобилей в частном пользовании,
 COMF — уровень комфортности проживания в городе,
 CI — производственные фонды города,
 SCI — уровень развития народного образования и науки,
 TRANS — уровень развития транспортной сети города,
 MED — уровень медицинского обслуживания населения,
 MIL — уровень развития и оснащенности правоохранительных органов,
 GARD — площадь зеленых насаждений на территории города.
 POLLS — уровень загрязненности окружающей среды в городе.

Моделирующий алгоритм системы города состоит из следующих функциональных зависимостей.

1. Детская смертность увеличивается при росте загрязненности окружающей среды в городе и снижается при развитии системы медицинского обслуживания населения.

$$MORT0 = f0(MED, POLLS) \quad (2.7.18)$$

2. Смертность молодых людей в возрасте до 18 лет уменьшается с ростом медицинского обслуживания и увеличивается при ухудшении комфортности проживания.

$$MORT1 = f1(MED, COMF) \quad (2.7.19)$$

3. Смертность людей в возрасте от 18 до 60 лет уменьшается с ростом медицинского обслуживания и увеличивается при ухудшении комфортности проживания. При этом комфортность проживания играет решающую роль.

$$MORT2 = f2(MED, COMF) \quad (2.7.20)$$

4. Смертность людей пенсионного возраста уменьшается с ростом медицинского обслуживания и увеличивается при ухудшении комфортности проживания. При этом медицинское обслуживание играет решающую роль.

$$MORT3 = f3(MED, COMF) \quad (2.7.21)$$

5. Уровень рождаемости принимается, зависящим от комфортности проживания в городе.

$$BR = f4(MED, COMF) \quad (2.7.22)$$

6. Общая численность населения в городе в будущем году полагается зависящей от численности населения в текущем году, причем эта численность увеличивается за счет миграции населения и повышения уровня рождаемости и снижается за счет смертности во всех возрастных группах.

$$NTOT1 = f5(NTOT, MIG, MORT1, MORT2, MORT3, BR) \quad (2.7.23)$$

7. Численность детей в возрасте до 1 года определяется уровнем рождаемости и детской смертностью.

$$NT(1) = BR \times (1 - MORT0) \quad (2.7.24)$$

8. Численность каждой возрастной группы населения города в будущем году определяется численностью населения предыдущей группы в текущем году с учетом сокращения в результате смертности, характерной для данной возрастной категории.

$$NT(i) = N(i - 1) \times (1 - MORT) \quad (2.7.25)$$

9. Численность каждой возрастной группы может увеличиваться за счет миграций. При этом полагается, что возраст мигрантов изменяется от 8 до 45 лет.

$$NT(i) = f6(NT(i), MIG) \quad (2.7.26)$$

10. Численность трудоспособного населения определяется путем суммирования численности возрастных групп от 20 до 60 лет.

$$NL = \sum NT(i) \quad (2.8.27)$$

11. Уровень медицинского обслуживания в будущем году определяется уровнем обслуживания в текущем году и инвестициями в область здравоохранения.

$$MED1 = f7(MED, INV5) \quad (2.7.28)$$

12. Неравномерность распределения доходов полагается зависящей от уровня развития мелкого бизнеса. С развитием мелкого бизнеса неравномерность снижается.

$$DIS = f8(LB) \quad (2.7.29)$$

13. Общий жилищный фонд города складывается из вновь построенных зданий, основного жилого фонда и части фонда, подлежащей капитальному ремонту или сносу.

$$DWEL = f9(DWEL1, DWEL2, DWEL3) \quad (2.7.30)$$

14. Темп строительства новых зданий определяется суммой инвестиций направляемых в строительство.

$$\text{BUILD} = f10(\text{INV1}) \quad (2.7.31)$$

15. Интенсивность текущего и капитального ремонта зданий определяется суммой инвестиций направляемых на ремонтные нужды города.

$$\text{REP} = f11(\text{INV2}) \quad (2.7.32)$$

16. Объем нового жилищного фонда определяется темпом строительства.

$$\text{DWEL11} = f12(\text{BUILD}) \quad (2.7.33)$$

17. Объем основного жилищного фонда пополняется за счет введения в строй новых зданий, ремонта существующих и уменьшается за счет перехода зданий в категорию устаревших.

$$\text{DWEL12} = f13(\text{DWEL1}, \text{DWEL2}, \text{REP}) \quad (2.7.34)$$

18. Объем устаревшего жилого фонда пополняется за счет естественного старения и ремонта и сокращается за счет сноса старых зданий.

$$\text{DWEL13} = f14(\text{DWEL2}, \text{DWEL3}, \text{REP}) \quad (2.7.35)$$

19. Количество легковых автомашин в пользовании граждан города увеличивается пропорционально росту дохода на душу населения и развития транспортной сети города.

$$\text{CAR1} = f15(\text{CAR}, \text{I4}, \text{TRANS}) \quad (2.7.36)$$

20. Потребность в рабочей силе полагается зависящей от уровня развития производственных фондов города.

$$\text{LP} = f16(\text{CI}) \quad (2.8.37)$$

21. Уровень безработицы определяется численностью трудоспособного населения города и потребностями в рабочей силе.

$$\text{UNEMP} = f17(\text{NL}, \text{LP}) \quad (2.7.38)$$

22. Уровень комфортности проживания в городе определяется уровнем безработицы, доходами населения, социальной обеспеченностью и низким уровнем преступности и загрязнения среды.

$$\text{COMF1} = f18(\text{COM}) \quad (2.7.39)$$

23. Уровень обеспечения промышленности рабочей силой зависит от соотношения численности работоспособного населения и потребности в рабочей силе.

$$\text{KLP} = f19(\text{NL}, \text{LP}) \quad (2.7.40)$$

24. Уровень развития промышленности в следующем году определяется наличными производственными фондами, обеспеченностью рабочей силой, а также инвестициями в промышленность и мелкий бизнес.

$$\text{CI1} = f20(\text{CI}, \text{KLP}, \text{INV3}, \text{INV4}) \quad (2.7.41)$$

25. Валовый региональный продукт определяется уровнем развития промышленности и мелкого бизнеса.

$$\text{GRP} = f21(\text{CI}, \text{LB}) \quad (2.7.42)$$

25. Эффективность очистки отходов, выбрасываемых в атмосферу и воду, а также удаления твердых отходов определяется уровнем инвестиций в системы очистки.

$$\text{CLEAN} = f22(\text{INV6}) \quad (2.7.43)$$

26. Площадь зеленых насаждений на территории города в следующем году определяется площадью зеленых насаждений в текущем году с учетом инвестиций в благоустройство и зеленое строительство.

$$\text{GARD1} = f23(\text{GARD}, \text{INV7}) \quad (2.7.44)$$

27. Общий уровень загрязнения окружающей среды города определяется развитием промышленности, численностью населения (загрязнения от деятельности коммунального хозяйства) и количества автомобилей. Уровень загрязненности снижается в зависимости от развития очистных сооружений и их правильной эксплуатации.

$$\text{POLL} = f24(\text{CI}, \text{NTOT}, \text{CAR}, \text{CLEAN}) \quad (2.7.45)$$

28. Уровень загрязнения среды распределяется по территории города не равномерно, а пропорционально весовым коэффициентам $\text{RS}(i)$, которые отражают пространственное распределение источников загрязнения. Распределение рассчитывается по административным районам города, так как вся статистика ведется именно по районам.

$$\text{POLLR}(i) = \text{POLL} \times \text{RS}(i) \quad (2.7.46)$$

29. Окончательная оценка загрязнения атмосферного воздуха по районам города производится с учетом очищающего действия зеленых насаждений и их неравномерного распределению по территории города.

$$\text{POLL}(i) = f_{25}(\text{POLL}(i), \text{GARD}, \text{RN}(i)) \quad (2.7.47)$$

30. Максимальное загрязнение атмосферного воздуха, которое является одним из индикаторов устойчивого развития города (I15), выбирается из данных по районам города.

$$\text{I15} = \text{MAX}(\text{POLL}(i)) \quad (2.7.48)$$

31. Уровень осредненного загрязнения, который используется при определении, например, детской смертности (MORT0), определяется с учетом неравномерности распределения населения города по его районам (R1- R19).

В качестве примера приведем интерпретацию на языке нечеткой логики функции (2.7.18).

$$\text{MORT0} = \text{OR}(\text{NO}(\text{MED}, 0), \text{POLLS}, 1) \quad (2.7.49)$$

Почти при всех начальных состояниях и имеющих реальный смысл значениях параметров модель приходит к устойчивому стационарному состоянию. Именно такие состояния при различных внешних воздействиях на систему приведены в таблице 2.7.1. Изолированное действие инвестиций в отдельные отрасли городского хозяйства (столбцы 1 — 8 таблицы 2.7.1.) оказывается, обычно, локальным и малоэффективным. Так увеличение инвестиций в область промышленности, хотя и приводит к увеличению валового регионального дохода на душу населения, но сопровождается сокращением средней продолжительности жизни с 69.4 лет в базовом варианте до 67.1 года. Это связано с увеличением загрязнения окружающей среды. Вложение средств только в развитие медицинского обслуживания населения ведет к снижению заболеваемости и снижению детской смертности, но связано с ухудшением жилищных условий из-за увеличения общей численности населения город без соответствующего развития жилищного фонда. Аналогично обстоит дело при увеличении инвестиций в отдельные отрасли городского хозяйства (транспорт, озеленение, образование, органы охраны правопорядка).

Только совместное увеличение инвестиций во все области городского хозяйства может привести к существенному улучшению состояния города по всем индикаторам (столбец 10 в таблице 2.7.1). На рис. 2.7.4—2.7.10 представлено изменение всех индикаторов развития города при увеличении и сокращении инвестиций по всем областям городского хозяйства.

Таблица 2.7.1.

Изменение индикаторов состояния города (I1 — I17) по отношению к базовому варианту при различных внешних воздействиях на систему в установившемся режиме. (1 — увеличение инвестиций в строительство и ремонт жилого фонда, 2 — увеличение инвестиций в промышленность и мелкий бизнес, 3 — увеличение инвестиций в медицинское обслуживание населения, 4 — увеличение инвестиций в системы очистки отходов, 5 — увеличение инвестиций в развитие транспортной сети, 6- увеличение инвестиций в развитие зеленых насаждений, 7- увеличение инвестиций в развитие образования и науки, 8- увеличение инвестиций в органы охраны правопорядка, 9 — увеличение инвестиций в развитие притока мигрантов, 10 — увеличение инвестиций во все области развития города в 2 раза по сравнению с базовым вариантом, 11 — увеличение инвестиций во все области развития города в 1.5раза по сравнению с базовым вариантом, 12 — снижение инвестиций во все области развития города в 1.5 раза по сравнению с базовым вариантом, 10 — снижение инвестиций во все области развития города в 2 раза по сравнению с базовым вариантом) 13 — индекс среднего возраста населения, 13А — индекс ожидаемой продолжительности жизни при рождении.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
I1	1,	1,33	1,97	1,	1,	1,	1,	0,88	0,82	1,48	1,27	0,48	0,03
I2	1,	1,24	1,44	0,98	1,	1,	1,	0,78	0,87	1,13	1,09	0,78	0,62
I3	1,	0,94	0,98	1,02	0,98	0,94	1,	1,02	1,04	1,15	1,	0,92	1,85
I3A	1,	0,97	1,13	1,02	1,	1,	1,	1,02	1,	1,15	1,06	0,93	0,87
I4	1,	1,16	1,09	1,	1,	1,	1,	0,99	1,05	1,16	1,11	0,89	0,72
I5	1,	2,	1,	1,	1,	1,	1,	1,	1,	2,	1,70	0,30	0,02
I6	1,59	0,98	0,90	1,	1,	1,	1,	1,03	1,	1,59	1,03	1,	0,67
I7	1,	1,04	0,89	1,	1,	1,	1,	1,02	1,	0,96	0,98	1,04	1,06
I8	1,	1,33	0,11	1,	1,	1,	1,	0,67	0,78	0,11	0,44	1,33	1,67
I9	1,	1,	0,50	0,80	1,	1,	1,	1,	1,	0,40	0,80	1,20	1,60
I10	1,	0,10	2,	1,	1,	1,	1,	1,	1,	2,	1,50	0,50	0,
I11	1,	1,	1,	1,	1,	1,	2,	1,	1,	2,	1,70	0,30	0,
I12	1,	1,42	1,08	1,	1,	1,	1,	0,64	0,80	0,83	0,90	0,90	0,86
I13	1,	1,33	1,	1,	1,	1,	1,	0,13	0,67	0,27	0,39	0,95	1,07
I14	1,	1,	1,	1,	2,	1,	1,	1,	1,	2,	1,70	1,70	0,
I15	1,	1,09	1,03	0,75	1,	0,94	1,	1,	1,02	0,77	0,85	1,03	1,14
I16	1,	1,	1,	1,	1,	2,	1,	1,	1,	2,	1,50	0,50	0,
I17	1,	1,05	1,03	1,02	1,	1,	1,43	1,	1,03	1,52	1,34	0,64	0,64

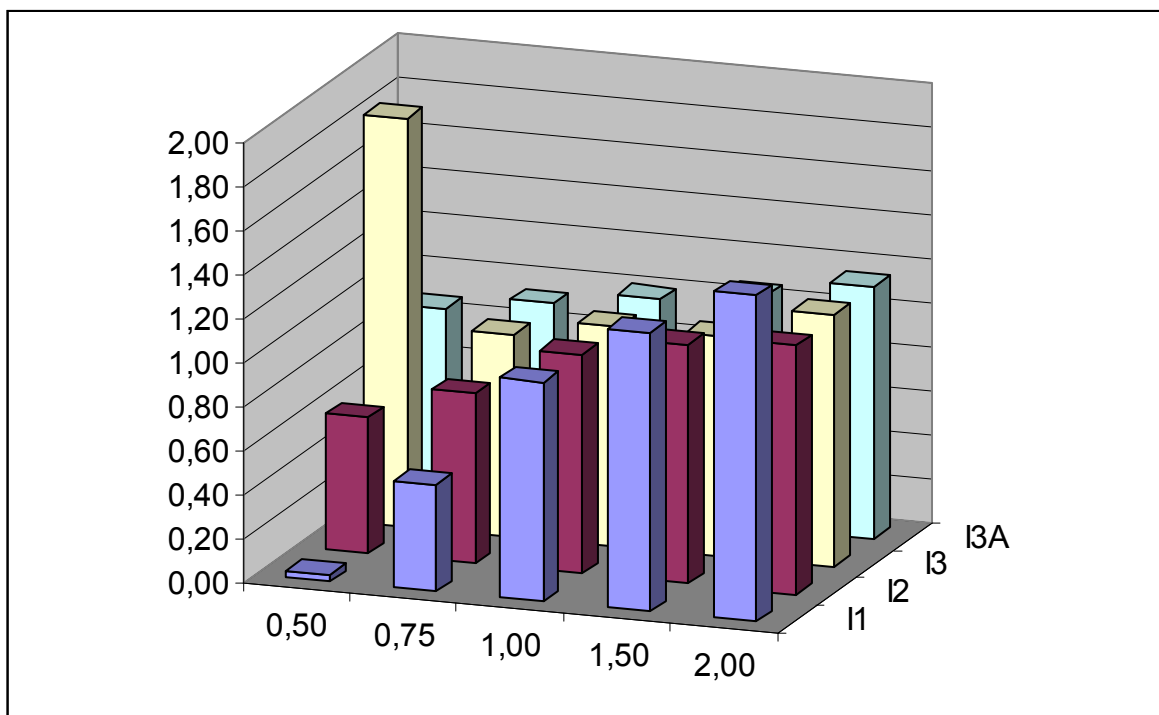


Рис.2.7.4. Изменение коэффициента рождаемости (I1), общего коэффициента прироста населения (I2), среднего возраста (I3) и продолжительности жизни (I3A) при изменении инвестиций в развитие города

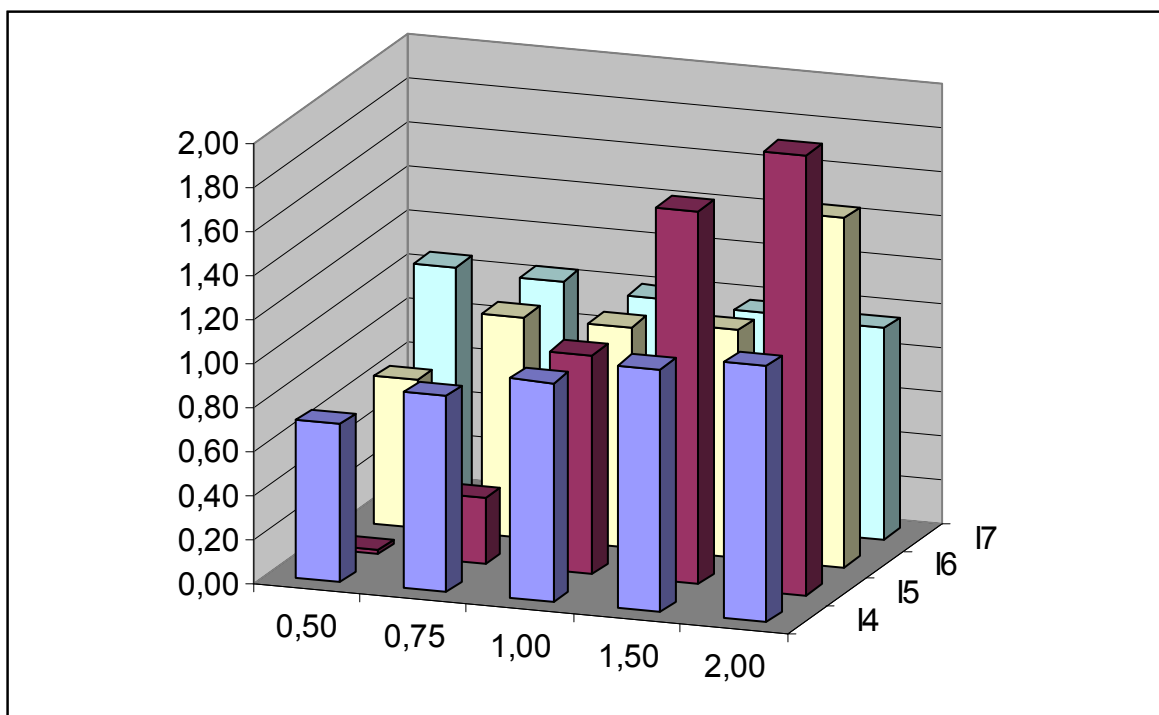


Рис.2.7.5. Изменение валового регионального продукта на душу населения (I4), индекса Джини (I5), обеспеченности жильем (I6) обеспеченности личным автотранспортом на 10 человек населения (I7) при изменении инвестиций в развитие города

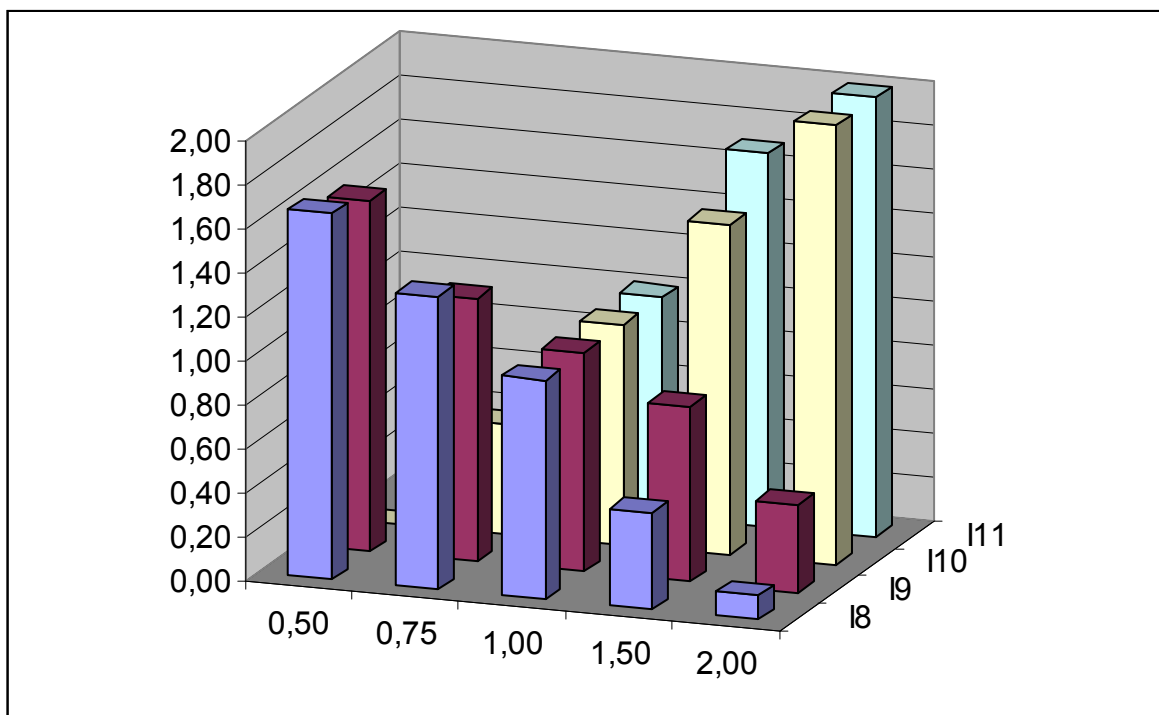


Рис.2.7.6. Изменение общей заболеваемости (I8), детской смертности (I9), удовлетворения потребностей населения в детских дошкольных учреждениях (I10) и доли жителей города, имеющих высшее образование (I11) при изменении инвестиций в развитие города

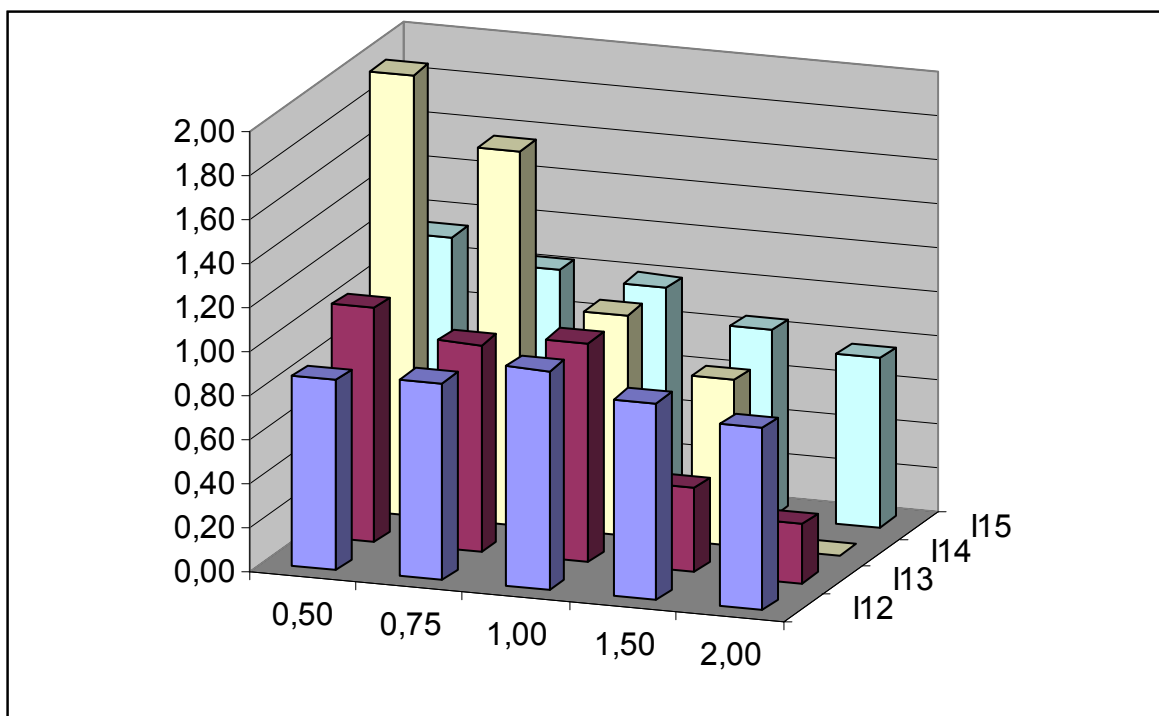


Рис.2.7.7. Изменение соотношения браков и разводов на 10 жителей за год (I12), уровня преступности. (I13), средние городской величины транспортной доступности.(I14) максимального превышения ПДК по оксиду азота в воздухе (I15) при изменении инвестиций в развитие города

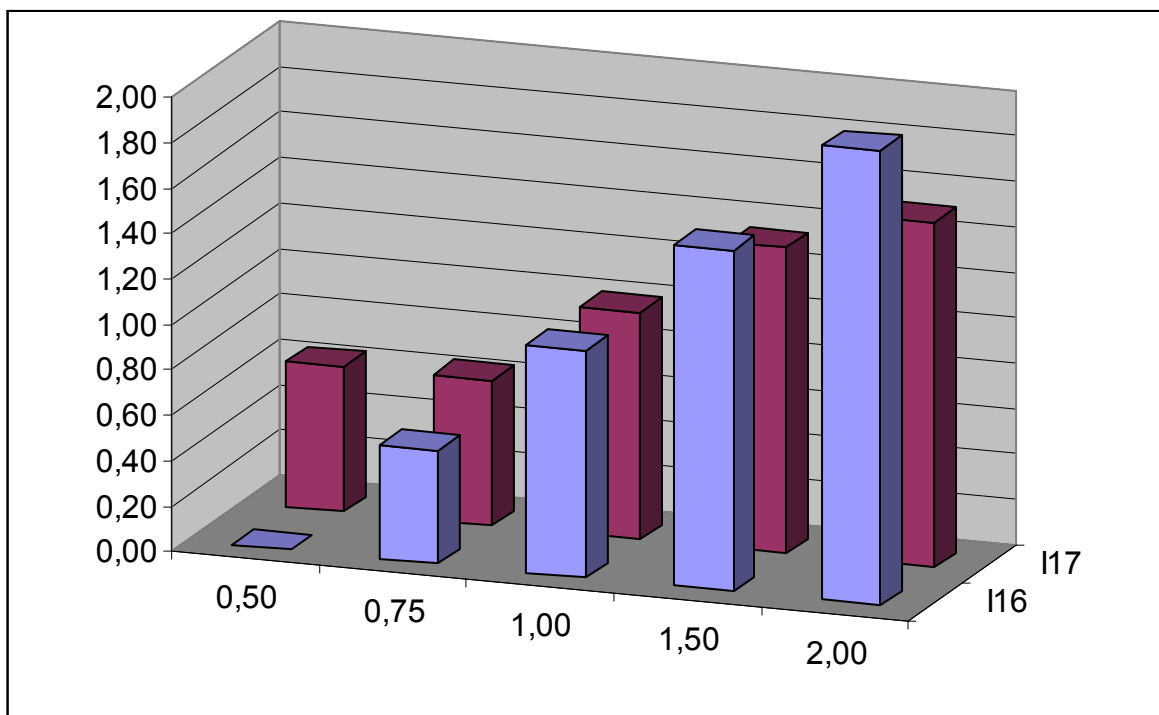


Рис.2.7.8. Изменение площади зеленых насаждений на территории города (I16) и индекса развития человеческого потенциала (I17) при изменении инвестиций в развитие города

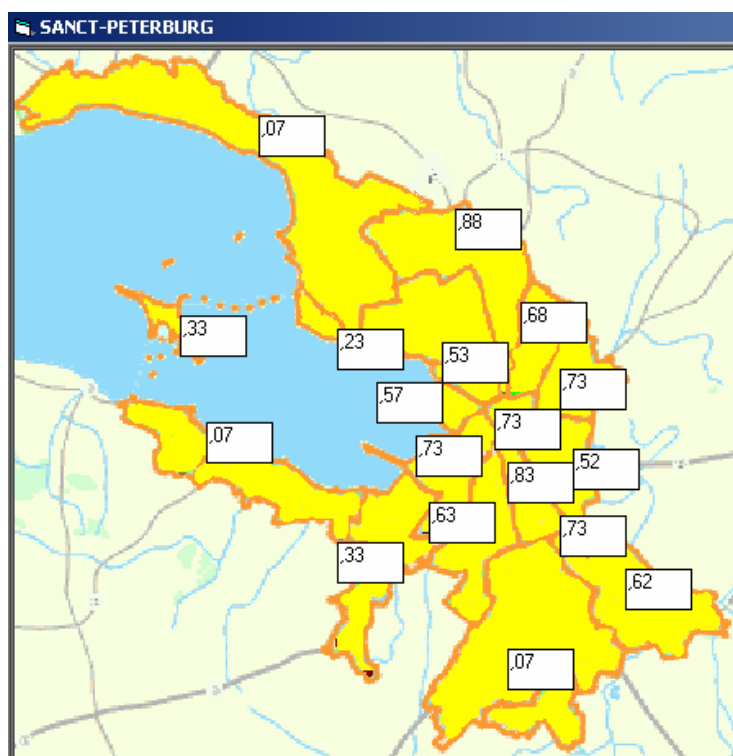


Рис. 2.7.9. Распределение загрязнения атмосферного воздуха по районам Санкт-Петербурга по данным базового варианта модели

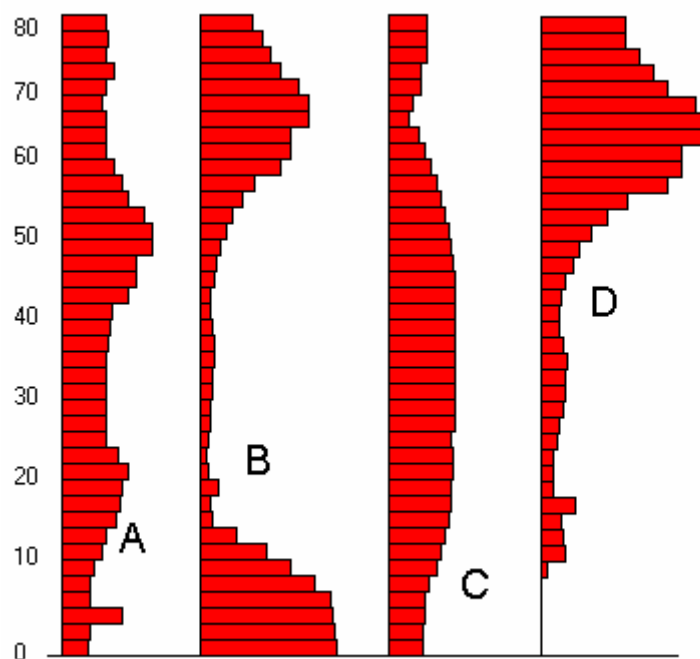


Рис.2.7.10. Возрастная структура населения Санкт-Петербурга (нормированные значения):

А — по переписи 2002 года (Сафарова, 26), В — прогноз на 2015 год при условии высоких инвестиций, но при отсутствии миграционного прироста, С — прогноз на 2015 год при условии высоких инвестиций, при интенсивном миграционном приросте, D — прогноз на 2015 год при условии сокращения инвестиций и отсутствии миграционного прироста

Созданная модель позволяет решить задачу об оптимальной структуре инвестиций в развитие городского хозяйства при ограниченной общей сумме капиталовложений. В качестве критерия оптимизации был принят средний индекс устойчивого развития, который уже использовался выше. Ограничение накладывалось в виде суммы инвестиций по всем позициям. Требовалось найти такое распределение вкладов в отдельные отрасли городского хозяйства, которые обеспечивали бы максимальное значение среднего индекса. Функция отклика модели оказалась достаточно гладкой, что позволило находить максимум при помощи стандартного метода градиентного спуска по 10 переменным (Банди, 1988). На рис. 2.7.11 представлены результаты расчетов оптимальных структур инвестиций в зависимости от суммарного объема капиталовложений. При малых объемах общих инвестиций приоритетными оказываются области здравоохранения и образования. С увеличением объема инвестиций появляется возможность вложений в промышленность и жилищное строительство, сохраняя приоритетность здравоохранения и образования. Начиная с некоторого порогового значения общего уровня инвестиций, оказывается рациональным дополнительные вложения в развитие правоохранительных органов и очистных сооружений. Что касается развития мелкого бизнеса и расширения зеленых насаждений, то вклады в эти отрасли городского хозяйства оказываются рациональными в небольшом объеме даже при благоприятном инвестиционном климате.

Рассмотренная модель представляет собой не более чем эскизный или даже предэскизный проект модели системы мегаполиса, которая может быть реальным инструментом управления городским хозяйством. По существу, каждый пункт моделирующего алгоритма может иметь разную интерпретацию, количественно обосновать коэффициенты «жесткости» логических функций не представляется возможным. Структура предлагаемой модели может быть существенно улучшена за счет введения более детального рассмотрения имущественных групп населения города, неравномерного распределения жилого фонда и промышленных предприятий по территории, выделение отрасли обслуживания туристов и т.п.

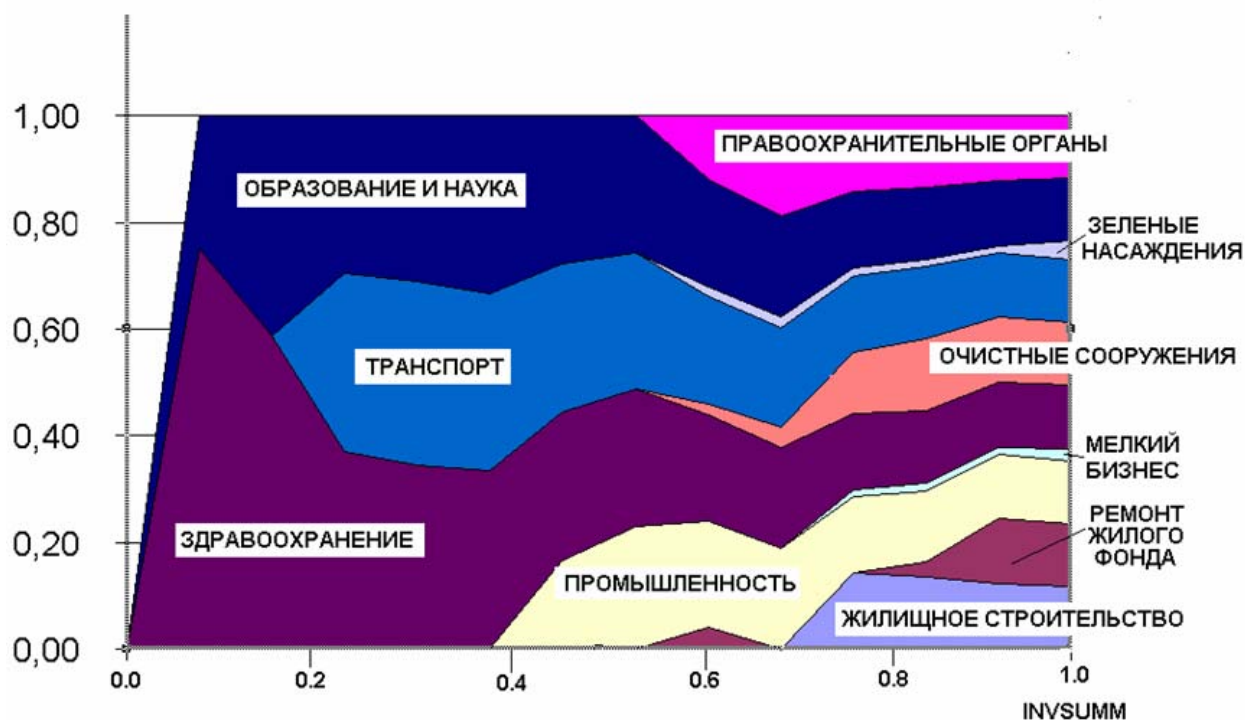


Рис.2.7.11. Изменение оптимальной структуры инвестиций в городское хозяйство в зависимости от общего объема инвестиций.

Разработанная модель может служить основой для создания оптимизационной модели города, предназначенной для определения стратегии наилучшего использования бюджетных средств города, достижения состояния, при котором будут выполняться стандарты проживания в Санкт-Петербурге, принятые его Правительством.

ГЛАВА 2.8

Моделирование развития науки

Для наукометрического (Налимов, Мульченко, 1969) исследования публикаций по экологическому и эволюционному моделированию была использована база данных из 1023 моделей, которая по своему составу была близка к библиографическому списку биофака МГУ с учетом личных интересов авторов. Каждая модель, помимо литературной ссылки, описывалась сведениями о типе модели (математическая с аналитическим решением, математическая с численным решением, компьютерная имитация), о характере модели (детерминированная, стохастическая, оптимизационная) и об объекте моделирования. При описании математического аппарата, использованного при построении модели, выделялся аппарат дифференциальных уравнений, конечных автоматов и нечеткой логики. Выделялся класс моделей, основанных на рассмотрении каждого дискретного элемента способного к рождению и гибели («individual-based models»). Отдельно рассматривалось применение в процессе построения или исследования модели аппарата математической статистики или создания специальных средств программного обеспечения.

По назначению выделялись модели технических, экономических и биологических систем. В последнем случае выделялись модели особей, популяций, сообществ и целых экологических систем. По месту нахождения различались модели наземных и водных экологических систем. Для водных экосистем делалось подразделение на модели фитопланктона и первичной продукции, модели зоопланктона и бентоса, модели рыб и водных млекопитающих. С учетом специфических научных интересов автора выделялись модели, относящиеся к озеру Байкал и к озерам северо-запада России (в особенности к Ладожскому озеру).

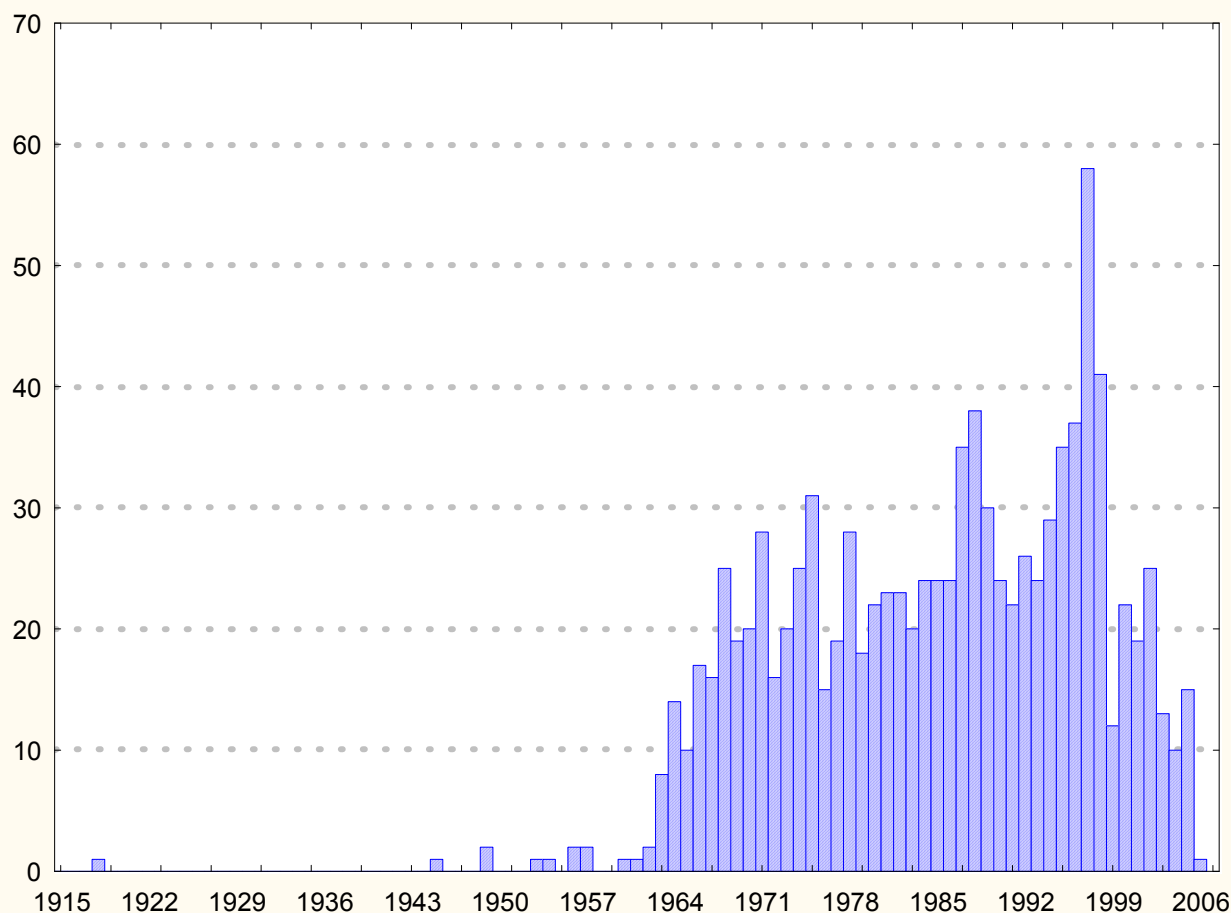


Рис.2.8.1. Распределение числа публикаций по экологическому и эволюционному моделированию во времени. По оси абсцисс — годы, по оси ординат — число публикаций в базе данных

На рис.2.8.1. представлено распределение публикаций по моделированию во времени. Уменьшение количества публикаций после 2000 года можно, в некоторой степени, объяснить особенностями формирования выборки (розыск, изучение и осмысление публикации требует определенного времени). Однако, с другой стороны, достижение насыщения в классической S-образной форме числа публикаций (Налимов, Мульченко, 1969), несомненно, имеет место.

Следующим этапом исследования было установление связей между различными свойствами моделей, описанных в рассмотренной выборке публикаций. Для этого вычислялись коэффициенты ранговой корреляции Спирмена и коэффициенты сходства Серенсена (Миркин, 1980). Корреляционная матрица и матрица сходства не приводятся из-за их громоздкости, а дается только качественное описание их особенностей.

Начнем с математического аппарата рассмотренных моделей. Наиболее распространенным математическим аппаратом являются системы дифференциальных уравнений (коэффициент сходства $K=0.69$). Далее идет использование аппарата конечных автоматов ($K=0.33$), статистических методов и аппарата нечеткой логики. Применение аналитических математических моделей наиболее характерно при решении общих экологических проблем, таких как форма кривой роста, динамика изолированных абстрактных популяций или проблемы конкуренции или хищничества в развитии классических моделей Вольтера или Баранова. Напротив, при моделировании сложных систем отмечается увеличение доли моделей использующих статистические методы, теорию автоматов и нечеткой логики. Развитое программное обеспечение характерно для моделей, сформулированных в виде системы дифференциальных уравнений, что относится в большей степени к моделям физических, химических и экономических процессов ($K=0.12$), чем к моделям экологическим и, тем более эволюционным.

Теперь об объектах моделирования. Для моделирования поведения и жизнедеятельности отдельной особи наиболее характерен метод индивидуального моделирования ($K=0.29$). Такое моделирование более характерно для наземных животных. Это связано с развитием в последние десятилетия средств телеметрии, которая обеспечила исходный материал для построения подобных моделей.

Популяция животных является старейшим и излюбленным объектом моделирования. Наибольшее число моделей популяций в исследованной выборке — это модели популяций рыб ($K=0.49$). За рыбами следуют наземные животные и водные ракообразные. На уровне популяции чаще всего делаются попытки оптимизации антропогенного воздействия на возобновляемые природные ресурсы. Популяционные модели также преобладают в моделях микроэволюции и генетики.

Уровень моделирования сообщества более характерен для растительных наземных сообществ ($K=0.29$) и сообществ фитопланктона ($K=0.27$), чем для сообществ животных ($K=0.17$).

Построение моделей экологических систем характерно для лимнологических ($K=0.54$) и океанологических исследований ($K=0.27$). При этом учет в моделях химических и физических факторов среды происходит гораздо чаще, чем в моделях популяций и сообществ. Для моделей экологических систем характерен учет антропогенных воздействий, и даже создание гибридных эколого-экономических моделей ($K=0.20$).

Совершенно естественно, что модели физиологических процессов почти всегда разрабатываются на уровне особи. Для моделей этого типа характерно широкое применение аппарата математической статистики и реже дифференциальных уравнений.

Эволюционные модели в рассматриваемой выборке публикаций слишком малочисленны (всего 65 названий) для того, чтобы делать достоверные статистические выводы. Отметим, что почти все эволюционные модели имеют стохастический характер. В этих моделях велика доля моделей, использующих индивидуальный подход к моделированию и метод Монте-Карло. Моделей, относящихся к микроэволюции, существенно больше, чем моделей макроэволюции. Объекты эволюционного моделирования очень разнообразны — от гипотетических организмов, не имеющих какой-либо привязки к реальным живым организмам, до вполне конкретных животных и растений.

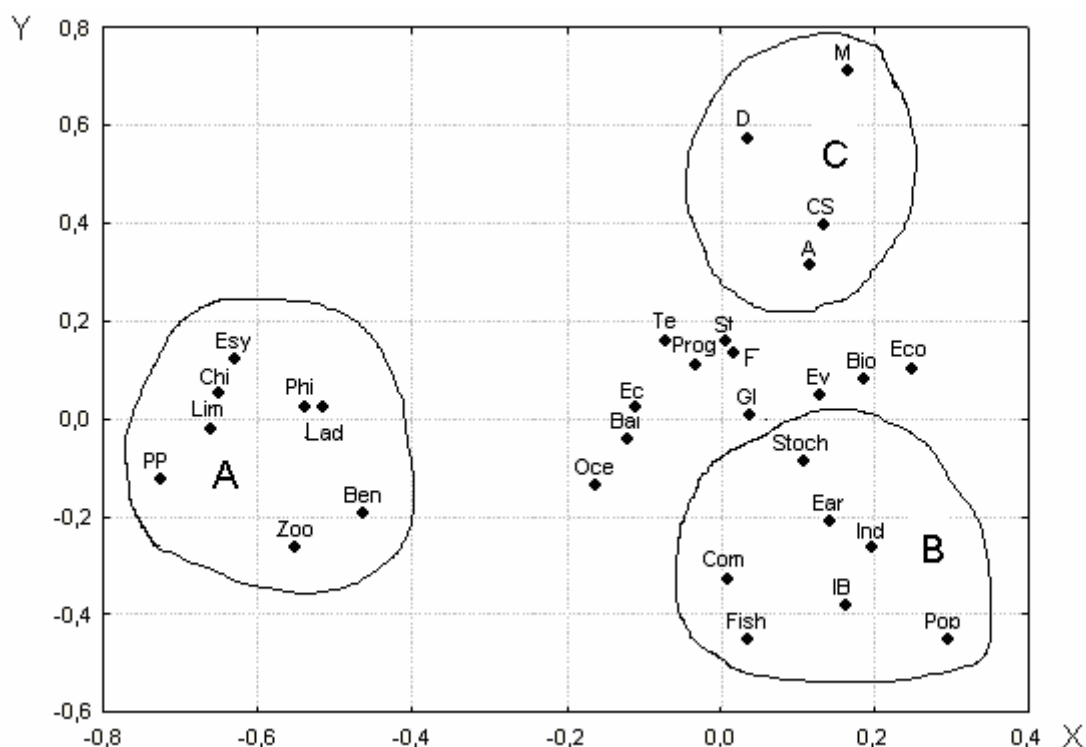


Рис.2.8.2. Результаты многомерного шкалирования 1023 публикаций по экологическому и эволюционному моделированию:

М — математика, D — дифференциальные уравнения, CS — сложные системы, A — автоматы, F — нечеткая логика, Stoch — стохастические системы, St — статистические методы, Prog — программное обеспечение, Esy — экологические системы, Phi — гидрофизика, Chi — гидрохимия, Lim — лимнология, PP — фитопланктон и первичная продукция, Zoo — зоопланктон, Ben — бентос, Fish — рыбы, Lad — водоемы северо-запада России, Bai — Байкал, Ose — океанология, Eco — экономика, Bio — физиология и биология развития, Ec — общие проблемы экологии, Te — техника, Ev — эволюция, IB — «individual-based model», Pop — популяция, Com — сообщество, Ear — наземные экосистемы, Gl — глобальные проблемы

На рис. 2.8.2 представлено изображение свойств рассматриваемых моделей при помощи применения метода многомерного шкалирования. В качестве меры сходства одного свойства (j) с другим (k) применялось манхеттенское расстояние (D_{jk}), представляющее собой сумму абсолютных значений разностей свойств (A_{ij} и A_{ik}) для модели с индексом i:

$$D_{jk} = \sum_{i=1}^{1023} |A_{ij} - A_{ik}|$$

При наличии у модели данного свойства полагалось $A=1$, а при отсутствии $A=0$.

На рис.2.8.2 четко обособилась группа точек (A), которая соответствует моделям водных экологических систем крупных пресноводных водоемов. Это действительно одна из наиболее разработанных областей экологического моделирования, которая включает в себя модели экосистем Великих Американских озер (Верхнее, Мичиган, Эри, Онтарио) и Ладожского озера. Для этих моделей характерно сочетание трехмерных гидродинамических моделей с моделями биотического и абиотического переноса и трансформации вещества в экосистеме.

Другая группа точек (B на рис.2.8.2) соответствует многочисленным моделям популяций и сообществ животных и растений, в которых часто используется индивидуальный метод моделирования. К этой группе относятся, так называемые «геп-модели» (gap-models) растительных сообществ, широко используемые в фитоценологии. Многочисленны модели популяций промысловых рыб, поскольку они имеют существенное прикладное значение при определении допустимых квот вылова. Для этой группы моделей характерен стохастический подход.

В группе C (рис. 2.8.2) представлены модели, в которых доминирующую роль играет не столько конкретный объект моделирования, сколько математический аппарат построения самой

модели. К этой группе относятся многочисленные варианты модели типа «хищник-жертва», основанные на исследовании модификаций уравнений Лотки-Вольтерра. Модели, основанные на применении общих принципов теории сложных систем, теории конечных автоматов, относятся к этой группе. Сюда же относятся модели, в которых применяются принципы термодинамики открытых систем.

Эволюционные модели занимают промежуточное положение между группами моделей «В» и «С». Это связано с тяготением эволюционных моделей к стохастическим методам, с одной стороны, и применения нестандартного математического аппарата, при относительно слабой привязке модели к конкретному биологическому объекту.

В качестве примера эволюции науки выбрана наука об озерах — лимнология. Этот выбор основывался на относительной молодости (немного более 100 лет), компактности и хорошей документированности этой науки (O'Sullivan, Reynolds, 2001).

Лимнология, как и всякая наука, представляет собой сложную, развивающуюся информационную систему. Традиционная наукометрия (Налимов, Мульченко, 1969) обычно рассматривает только статистическую картину совокупности публикаций, представляющей данную науку. Исследованию процесса научного открытия посвящено относительно мало работ (Кун, 1975), основная часть которых относится к математике и физике. Обстоятельное исследование процесса развития науки Луи Лагранжа (Lagrendre, 2004), основанное на экологическом и океанологическом опыте, представляется наиболее близким к проблеме эволюции лимнологии, тем более что автор во многом основывается на лимнологических концепциях Риглера и Петерса (Rigler, Peters, 1998). Именно эти исследования послужили стимулом, а во многом и исходным материалом для создания описываемой в настоящей статье модели.

Имитационная модель развития науки нужна, прежде всего, для того, чтобы выяснить пути развития этой науки при различных вариантах внешних и внутренних факторов. Сделать это методами описательной наукометрии невозможно. Исследуя функции распределения числа публикаций и индекса цитируемости отдельных ученых, нельзя ответить на вопросы о том, как влияет на развитие науки приток молодых ученых, организация образования и обмена научной информацией в среде лимнологов, демографическая и экономическая ситуация. Естественно, что всякое модельное исследование неизбежно связано с упрощением и огрублением свойств такой сложной системы, как современная наука, но такова цена почти всякого научного исследования.

Лимнология относительно молодая наука, насчитывающая немного более века своей истории, которую принято начинать с появления монографии Ф.Фореля о Женевском озере (Форель, 1912). Существование Международного общества лимнологов (SIL), проводящего регулярные съезды, начиная с 1922 года, и издающего объемистые труды (The Proceedings of the International Association of Theoretical and Applied Limnology), существенно упрощает работу по созданию модели.

Основой предлагаемой модели является понятие о меме, как о единице научной информации (Dawkins, 1975). Под мемами будем понимать обучающие информационные сообщения конечной протяженности, создаваемые одними разумными субъектами и для передачи другим разумным субъектам. Можно сказать, что мемы — это обучающие сообщения, создаваемые с целью передать их другим (Levchenko, 1994). Конкретное выделение мемов информации в лимнологии — дело достаточно субъективное, однако возможно разбиение всего множества лимнологических знаний на 75 дискретных единиц — мемов (m_i), как это представлено на рис.2.8.3. Например, m_1 — «режим изменения уровня воды в озере» — представляет собой совокупность сведений об изменении уровня воды в различных озерах в течение времени», а m_{14} — «видовой состав макрофитов» — содержит в себе списки видов высших водных растений, обитающих в озере. В качестве отдельных мемов выделены, например, такие ключевые понятия лимнологии, как тепловой баланс озера (m_{28}) или представление о первичной продукции (m_{18}). Каждый подобный мем — это не только набор фактических данных, но и определение новых понятий и методов их определения. Тепловой баланс озера включает в себя не только понятия радиационного баланса, альбедо, затрат тепла на испарение и турбулентный обмен с атмосферой, но и методы определения этих величин и конкретные результаты таких измерений для конкретных озер с необходимыми обобщениями (Тихомиров, 1982). Мем первичной продукции включает в себя не только ее формальное определение, но и методы определения ее величины в конкретных условиях и связи с другими характеристиками водоема (Винберг, 1960). Подробное рассмотрение каждого мема с

литературными ссылками невозможно в рамках этого раздела, отметим только, что некоторые мемы, представленные на рис.2.8.3, только еще начинают формироваться — например «оптимальное управление природными ресурсами озера» (m_{63}) или «юридическое обеспечение охраны и эксплуатации ресурсов озер» (m_{73}).

Мемы, составляющие совокупность лимнологических знаний, связаны между собой. Разработка одного мема не может быть выполнена без знания некоторых других мемов. Например, составление водного баланса озера (m_{27}) предусматривает знание уровня режима (m_1). Построение математической модели популяции рыб (m_{40}) немыслимо без элементарных ихтиологических знаний (m_9). Разработка идеи биоманипуляции (m_{51}) предусматривает доскональное знание взаимодействия фито- и зоопланктона (m_{46}). Совокупность множества мемов (M) и связей между ними (множество дуг — S) составляет ориентированный граф $\Gamma(M, S)$. Естественное требование к конструкции этого графа — это отсутствие замкнутых циклов. Вершины графа $\Gamma(M, S)$, которые не имеют заходящих в них дуг, соответствуют первичным мемам лимнологии, т.е. таким, которые были известны в самом конце XIX-ого века, во время опубликования монографии Фореля (Форель, 1912).

В науке кроме информационной составляющей есть еще и человеческая составляющая — множество ученых, развивающих данную науку (L). Каждому ученому приписывается некоторый научный багаж в виде совокупности нескольких мемов. Этот багаж по аналогии с генетическим термином «геном» можно назвать «мемоном» данного ученого ($\mu_j \in L$). В начале научной карьеры, которая приурочена в модели к возрасту 25 лет, мемон данного ученого является пустым множеством, которое может заполняться уже существующими в лимнологии мемами в процессе обучения и передачи научной информации.

Процесс научного творчества моделируется согласно (Lagrendre, 2004) как добавление к уже существующему в лимнологии множеству мемов некоторого нового из множества возможных. С некоторой вероятностью (p) каждый ученый может разработать новый мем лимнологической информации. Первый вариант имитирует метод «проб и ошибок». Новый мем выбирается с помощью датчика случайных чисел. После такого выбора «открытие» проходит проверку на осуществимость. Первый этап отбора заключается в установлении технической осуществимости. Например, открытие мема (m_{57}) «трехмерная гидродинамическая модель озера» невозможно осуществить не только без знания режима течений и термике озера, но и ранее 1950-60 годов, поскольку для реализации такой модели необходимы достаточно мощные вычислительные средства, которых не было до этого времени. Аналогично, создание схемы потоков энергии в озерной экосистеме (мем m_{33}) невозможно без того, чтобы в лимнологии уже была разработана концепция первичной продукции (мем m_{18}) и концепция трофических уровней (мем m_{16}). Следующий этап отсеивания намечающегося открытия заключается в проверке того, имеются ли в научном багаже (мемоне) данного ученого необходимые знания для осуществления открытия. Иными совами, в мемоне открывателя должны уже находиться все те мемы, исходящие из которых дуги графа $\Gamma(M, S)$ заходят в предлагаемый к открытию новый мем. Только после прохождения этих проверок открытие полагается совершившимся, и новый мем включается в множество лимнологических знаний и личный мемон открывателя. Описанный процесс напоминает процесс естественного отбора в модели дарвиновской эволюции со случайными мутациями (раздел 2.6.1).

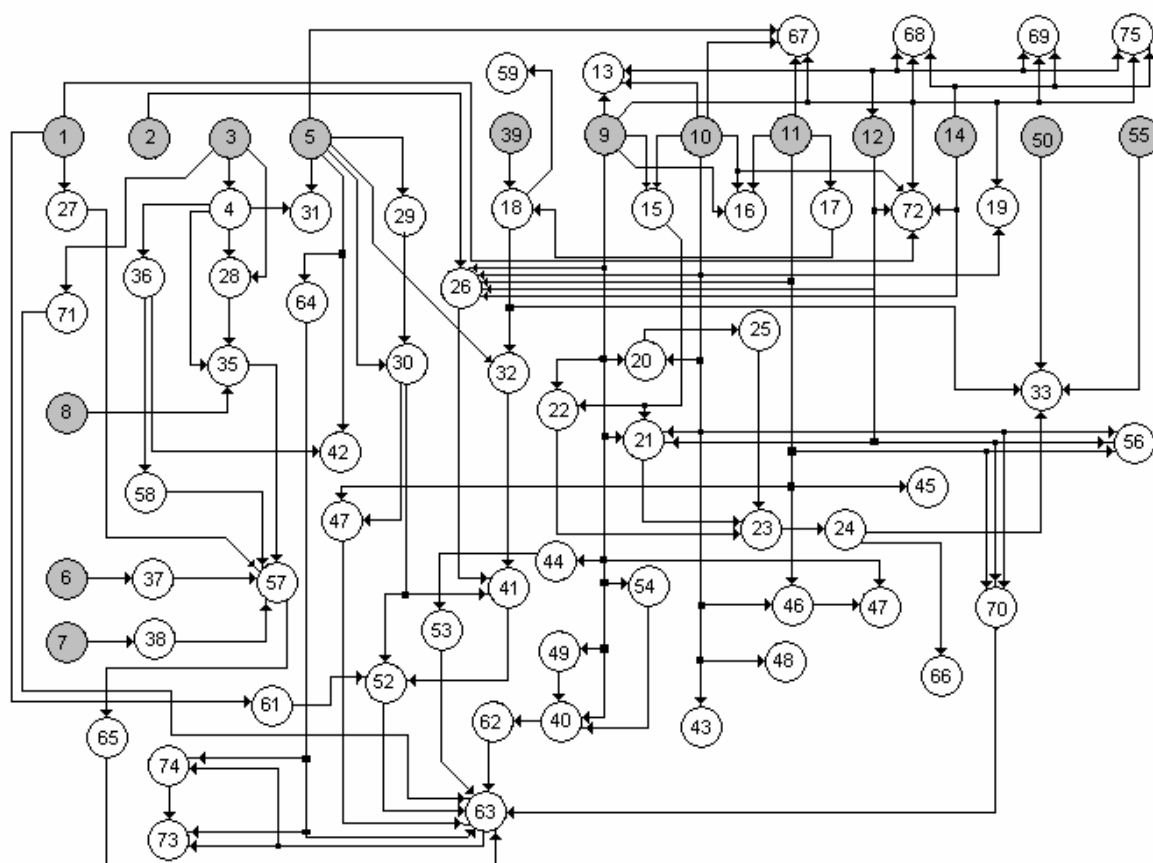


Рис.2.8.3. Граф информационной структуры лимнологии:

1 — уровеньный режим озера, 2 — морфометрия озера и морфология его котловины, 3 — температурный режим озера, 4 — вертикальная стратификация озера, 5 — химический состав воды, 6 — течения в озере, 7 — сейши и внутренние волны, 8 — ледовый режим озера, 9 — список видов рыб, 10 — список видов зоопланктона, 11 — список видов фитопланктона, 12 — список видов бентоса, 13 — эндемичность и происхождение флоры и фауны озера, 14 — список видов макрофитов, 15 — концепция биомассы, 16 — концепция трофических уровней, 17 — фотосинтез, 18 — первичная продукция, 19 — интенсивность дыхания гидробионтов, 20 — энергетический баланс особи, 21 — отношения пищевой конкуренции, 22 — отношения типа «хищник-жертва», 23 — трофическая цепь, 24 — трофическая сеть, 25 — потоки вещества и энергии, 26 — концепция экологической системы озера, 27 — водный баланс озера, 28 — тепловой баланс озера, 29 — концепция лимитирования первичной продукции концентрацией биогенов, 30 — динамика азота и фосфора в экосистеме озера, 31 — динамика растворенного в воде кислорода, 32 — классификация озер по степени трофности, 33 — энергетический баланс экосистемы озера, 34 — баланс биогенов (фосфора) в экосистеме озера, 35 — математическая модель термичи озера, 36 — концепция турбулентной диффузии, 37 — математическая модель течений в озере, 38 — математические модели сейш и внутренних волн, 39 — физика распространения света в воде, 40 — математическая модель популяции рыб, 41 — антропогенная эвтрофикация озер, 42 — седиментация и обмен между водой и дном, 43 — математическая модель популяции зоопланктона, 44 — концепция сообщества рыб, 45 — сукцессия фитопланктонного сообщества, 46 — взаимодействие фито- и зоопланктона, 47 — динамика «цветения» сине-зеленых водорослей, 48 — вертикальные миграции зоопланктона, 49 — воспроизводство рыб, 50 — бактериопланктон озера и его продуктивность, 51 — концепция биоманипуляции, 52 — концепция фосфорной нагрузки на озеро, 53 — интродукция новых видов в озерную экосистему, 54 — генетическая структура популяций гидробионтов, 55 — озерный перифитон и его продукция, 56 — пространственное распределения фито- и зоопланктона, 57 — трехмерная гидродинамическая модель озера, 58 — экспериментальные исследования турбулентной диффузии в озерах, 60 — математическая модель озерной экосистемы, 61 — концепция озера и водосбора, как единой системы, 62 — оптимизация эксплуатации рыбных запасов озера, 63 — оптимизация эксплуатации природных ресурсов озера, 64 — загрязнение озерных экосистем, 65 — распространение загрязнений в экосистеме озера, 66 — распространение радиоактивных изотопов в экосистеме озера, 67 — особенности лимнологии соленых озер, 68 — особенности лимнологии водохранилищ, 69 — особенности лимнологии высокогорных озер, 70 — биологическое разнообразие видового состава и его сохранение, 71 — термическое загрязнение озер, 72 — долговременные ряды наблюдений за озерными экосистемами, 73 — правовые аспекты использования озер, 74 — экономические аспекты использования озер, 75 — популяризация лимнологических знаний. Первичные мемы отмечены серым цветом

Второй вариант моделирования творческого процесса заключается в попытке имитации научной интуиции (Lagrendre, 2004). Исследователь на основании собственных знаний пытается экстраполировать их в неизвестную область науки. В рамках принятой модели это означает, что ведется поиск такой вершины графа $\Gamma(M, S)$, все заходящие дуги которой принадлежали бы множеству мемов, составляющих мемофонд данного исследователя. Если такая вершина найдена, то остается только пройти контроль на временные ограничения, как и в предыдущем варианте модели творческого процесса. Этот вариант основан на формализации недарвиновского процесса эволюции (раздел 2.6.5).

В модели учитывается ограниченность продолжительности жизни ученых. Введение вероятности смерти ученых возрасте от 40 до 70 лет позволяет имитировать изменение продолжительности их жизни, причем считается, что мемы умерших ученых бесследно исчезают.

Модель была реализована в виде программы для персонального компьютера, написанной на языке Visual Basic 6.0.

Модель исследовалась во временном диапазоне от 19 до 20 года. Начальное состояние составляли 20 лимнологов в возрасте от 25 до 50 лет с научным багажом в 16 мемов, что соответствовало уровню знаний в начале XX-ого века. Начальные знания заключались в уже разработанной систематике гидробионтов, первичными описательными знаниями по гидрологии и гидрохимии озер.

На рис. 2.8.4 приведены типичные результаты функционирования модели. Поскольку и изменение информационной емкости лимнологии (M), и число ученых-лимнологов (N) представляют собой случайные функции времени, то для исследования модели применялся метод Монте-Карло, т.е. исследовалась не одна, а целая совокупность реализаций случайного процесса при постоянном значении параметров. Просматривалось до 1000 реализаций, однако экспериментально было найдено, что уже 100 реализаций обеспечивают устойчивое определение средних значений и из стандартных отклонений.

Общей характерной чертой всех исследованных реализаций была неравномерность во времени процесса развития лимнологии. Первые десятилетия XX-го века характеризовались быстрым накоплением информации, а затем наступил период некоторого застоя, который сменился новым информационным взрывом 60—70 годов. В конце века развитие лимнологических знаний снова несколько замедлилось. Такая неравномерность связана не только с замедлением притока в лимнологию новых кадров во время мировых войн (что учтено в модели), но и со структурой самой науки. Контрольный компьютерный эксперимент с равномерным в течение всего века притоком молодых ученых и постоянная (в среднем) продолжительность их жизни качественно не изменили неравномерности процесса развития лимнологии.

На рис. 2.8.3 представлена зависимость информационного содержания лимнологии, достигаемого к 2000 году, от средней продолжительности жизни ученых. Сокращение продолжительности жизни (имеется, конечно, не демографическое значение этой величины, а продолжительность периода творческой активности) существенно затормозило бы развитие науки при сохранении величины вероятности научного открытия. Если бы лимнологи перестали делать открытия в 30-и летнем возрасте, то при прочих равных условиях лимнология к 2000 году находилась бы на уровне работ Беджа и Джудая (см. Hutchinson, 1957), а идея продукции только-только начала бы распространяться.

Увеличение возраста ученых за 60 лет при сохранении творческой активности уже не оказывает существенного влияния на развитие науки.

Зависимость уровня развития лимнологии к 2000 году от величины вероятности научного открытия (рис. 2.8.4) достаточно очевидна — чем больше эта вероятность, тем быстрее развивается наука. Однако зависимость эта не линейна — высокие значения вероятности научного открытия становятся все менее эффективными. Небольшая группа гениальных ученых начала XX-го века в принципе не смогла бы довести уровень информационной емкости лимнологии до 70—75 мем в силу временных ограничений, заложенных в модели. Этот эффект проверен в ходе компьютерных экспериментов с моделью. На эффективность научных исследований оказывает влияние и сам стиль научной работы. Как отмечалось при описании модели, были приняты две гипотезы научного творчества — метод «проб и ошибок» и метод научной интуиции. Оказалось, что во всех

случаях метод научной интуиции дает лучшие результаты, чем метод «проб и ошибок» при прочих равных условиях.

Исследование модели показало решающую роль обучения молодых ученых и обмена научной информацией в деле развития науки (рис. 2.8.5). При низких параметрах обучения развитие лимнологии ограничивалось вкладом первого поколения лимнологов, а все последующие поколения, несмотря на свою многочисленность и высокую научную активность (вероятность p), оказывались научно бесплодными. Только после повышения параметра обучения и научного обмена выше некоторой критической величины (около $e = 0.2$ мем на ученого в год) модель выходила на плато, и процесс развития науки начинал регулироваться другими параметрами. Как и в случае с зависимостью развития лимнологии от вероятности научного открытия, в данном случае гипотеза о научной интуиции давала несколько более высокие темпы развития науки, чем гипотеза «проб и ошибок».

Принятое в настоящей модели выделение таких единиц научной информации как мемы, достаточно условно. Всякий участник развития науки знает, что новое в науке не рождается ни мгновенно, ни даже за один год. Например, внедрение в лимнологию понятия продукции (Винберг, 1960) заняло больше десятилетия. Схему трофической типологии озер Тиннемана и Науманна продолжают совершенствовать, критиковать и обсуждать с момента ее появления и до настоящего времени (Китаев, 1984, 2007).

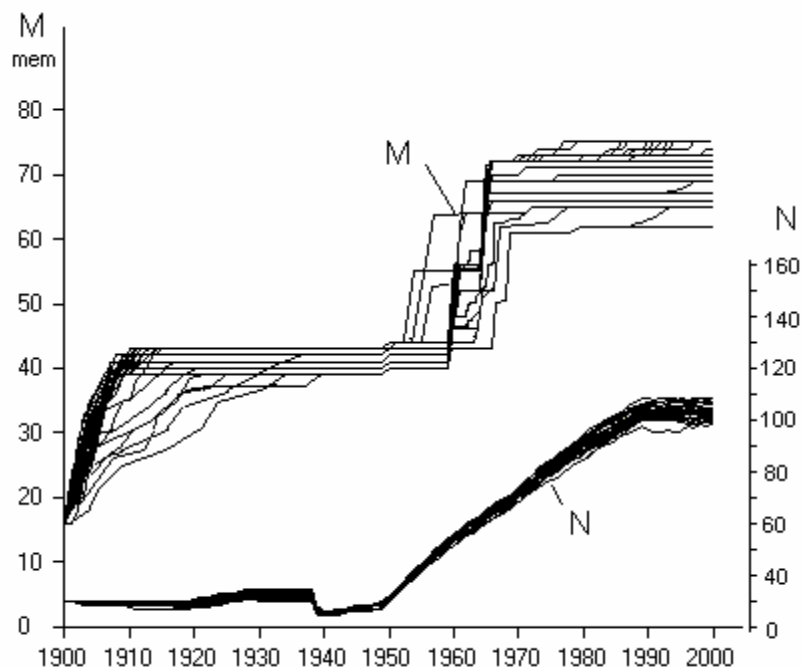


Рис.2.8.4. Изменение информационного содержания лимнологии (M в мемах) и численности ученых лимнологов (N). Приведены результаты 30 реализаций случайного процесса. Вероятность научного открытия $p=0.02$ в год на одного ученого. Интенсивность обучения и обмена научной информацией $e=0.01$ на ученого в год. Принята гипотеза о направленном научном поиске

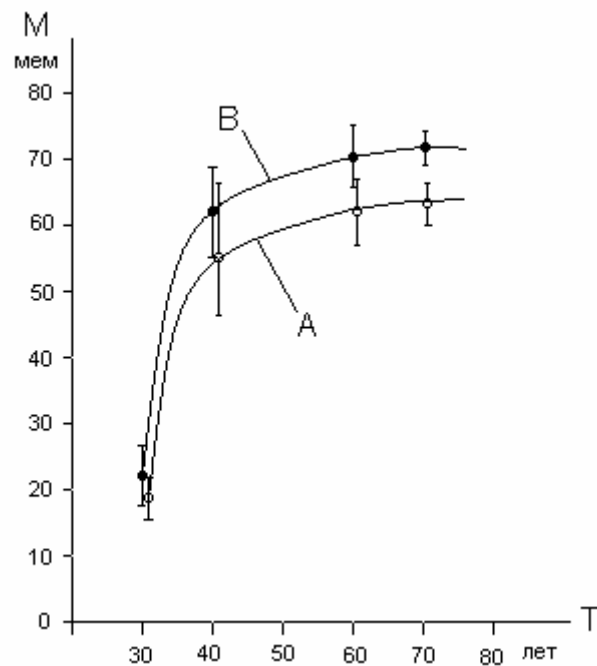


Рис.2.8.5. Зависимость информационного содержания лимнологии к 20 году (M в мемах) от продолжительности жизни ученых (T) в годах.:

A — гипотеза о применении метода «проб и ошибок»
 B — гипотеза о направленном научном поиске

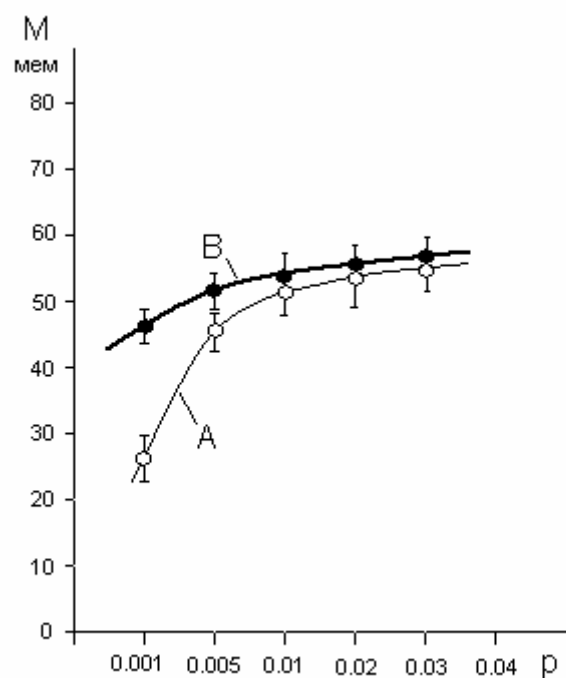


Рис.2.8.6. Зависимость информационного содержания лимнологии к 20 году (M в мемах) от вероятности научного открытия (p) на одного ученого в год.:

A — гипотеза о применении метода «проб и ошибок»
 B — гипотеза о направленном научном поиске

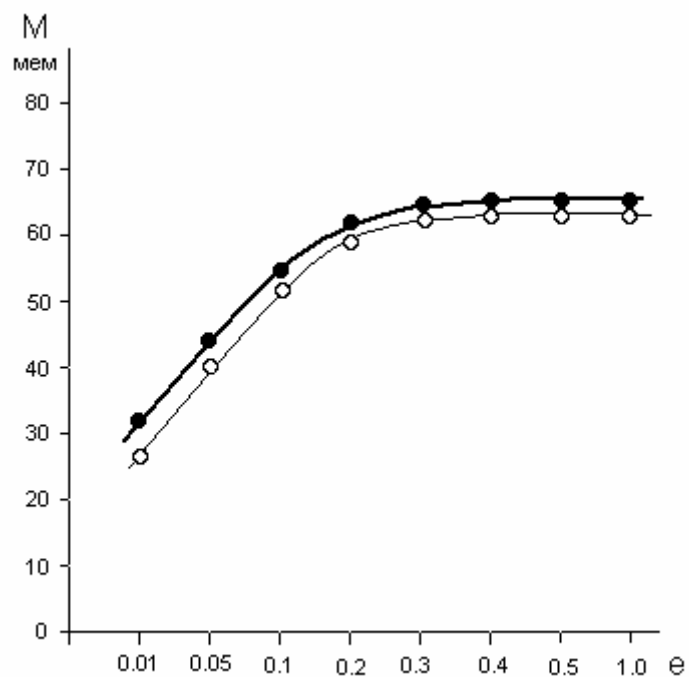


Рис.2.8.7. Зависимость информационного содержания лимнологии к 20 году (M в мемах) от интенсивности обучения и научного обмена (e) в мемах на одного ученого в год

А — гипотеза о применении метода «проб и ошибок»

В — гипотеза о направленном научном поиске

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведем и прокомментируем несколько цитат, которые с разных сторон характеризуют метод моделирования. «Имитация систем есть специфическая форма процесса познания. Предметом имитации могут быть системы реально существующие, проектируемые или даже не имеющие непосредственного отношения к реальности. Основной принцип имитации систем — получение суждений об имитируемой системе при помощи экспериментов с моделью. Именно эксперименты с моделью отличают имитацию от других форм познания». Так, очень кратко и очень верно, охарактеризовал Милан Страшкраба имитационное моделирование на конференции по моделированию водных систем, проходившей в Праге в 1992 году.

«При построении количественной модели в нее следует смело включать все те стороны системы, которые имеют, по нашему мнению, существенное значение при словесном описании изучаемых явлений» (Дж. Форрестер, Основы кибернетики предприятия, 1971). Например, при построении модели экосистемы Байкала совместно с профессором О.М. Кожовой (раздел 2.4.1 настоящей книги) учтено почти все, что было известно ко времени создания модели о функционировании этой системы. Первоначально модель представляла собой связный непротиворечивый текст, который впоследствии был реализован в виде компьютерной программы. Аналогично создавалась модель действия препаратов на головной мозг человека (раздел 2.1.3) или модель популяции брюхоногого моллюска *Ephera turrita* (раздел 2.2.5). Другое дело, что далеко не все зависимости, содержащиеся в первоначальной словесной модели (ее еще называют «концептуальной» или «ментальной»), удалось подкрепить надежными экспериментальными данными или проверенными теоретическими представлениями.

«Модель является правильной и обоснованной, когда она выполняет возложенные на нее функции». Это высказывание Дж. Форрестера (1971) расширяет представление об идентификации модели (раздел 1.1.2) в духе американского прагматизма (Шаповалов, 1999). При решении практических задач бывает не так уж важно точность и обоснованность всех деталей модели, важен конечный результат. Если этот результат дает решение поставленной задачи, то модель признается правильной. Пример — модель управления качеством воды в реке Варта (раздел 2.5.2). При решении теоретических проблем такой подход не может быть рекомендован, поскольку в таких случаях модель играет роль логического вывода или экспертной системы, когда правильность предпосылок играет решающую роль. Например, модели макроэволюции строятся по такому принципу. Уверенность в правильности положений дарвиновской теории эволюции составляет обоснование этих моделей. Если предлагаются другие теории, то и модель становится иной (раздел 2.6.4.3).

«Вопреки мнению многочисленных скептиков, с сомнением относящихся к моделированию сложной природы, можно утверждать, что информация об относительно небольшом числе переменных может послужить для создания достаточно эффективных моделей, поскольку каждое явление в значительной степени управляется или контролируется «ключевыми» или «интегрирующими» факторами» Это высказывание классика экологии Ю. Одума хорошо согласуется с мнением специалиста из совсем другой области знания Р.Куэнна (Торпедные подводные лодки. 1970 стр.81) — «Исследователь либо имеет простую модель, либо у него бесполезная модель». Действительно, громоздкие модели, оперирующие сотнями переменных, например модель экосистемы озера Марион в Канаде (Walters, 1970) или Азовского моря (Жданов, 1979) оказались малоэффективными. Собственно все искусство модельера, о котором говорит Е.С. Венцель (1972), заключается в выборе этих «ключевых» переменных и параметров, что на практике далеко не всегда удается.

«Нужно признать, что создание идеально точных моделей для представляющих интерес биологических систем неосуществимо. Для того чтобы получить полезные модели, необходимо поставить перед собой конкретные цели и для достижения их регулярно чередовать теоретические и экспериментальные исследования. Важно представить результаты в форме, легко доступной для предполагаемых потребителей, и сосредотачивать как можно больше внимания на самых существенных характеристиках системы» (Э.Лайтфут. Явления переноса в живых системах, 1977). Это высказывание ценно тем, что обращает внимание на чередование экспериментальных и теоретических работ в процессе построения модели.

История разработки модели дальневосточных лососей может служить иллюстрацией к этому положению. Первоначально была разработана модель популяции нерки озера Курильского, но

из-за недостатка данных по пищевой конкуренции и смертности от хищников пришлось перейти к популяции озера Дальнего (Крогиус и др., 1969) для которого имелся длинный ряд наблюдений. Однако этого оказалось мало и для уточнения модели пришлось организовать специальные исследования, например по биологии трехиглой колючки (*Gasterosteus aculeatus*).

Другое положение Э.Лайтфута о наглядности представления результатов моделирования также очень существенно. Например, для представления результатов по моделированию системы Ладожское озеро-река Нева — Невская губа заказчику — Комитету по природопользованию и охране окружающей среды правительства Санкт-Петербурга (Невская губа — опыт моделирования, 1997) была разработана специальная демонстрационная модель, на которой показывалась совместная работа четырех достаточно сложных моделей.

«Можно заложить в машину сведения об основных закономерностях развития жизни — наследственности, мутациях, естественном отборе, а так же сведения о физических процессах происходивших на Земле с момента возникновения жизни. Машину можно заставить пройти все стадии эволюции от первичной протоплазмы до мозга человека (разумеется, в чисто информационном плане). Это же в принципе, можно проделать для Марса, Венеры или любой другой планеты. Но осуществимо это только тогда, когда люди лучше будут знать законы биологии, физики и других наук». Это высказывание академика В.М.Глушкова (Что такое кибернетика? 1975), может служить эпиграфом к главе 2.6 о моделировании эволюции. До Марса и Венеры очередь еще не дошла, но благодаря успехам в области эволюционной физиологии (Наточин, 2004) удалось создать модель эволюции ранних стадий развития животных. Этот путь контрастирует с направлением «Artificial Life» (Kauffman, 1995; Adami, Ofria, Colber, 2000), которое опирается исключительно на общетеоретические положения без привлечения конкретных физиологических и биохимических данных при построении эволюционных моделей (например, модели AVIDA и TERRA).

Результаты, приведенные в главе 2.6 (в популярном изложении), послужили даже отправной точкой при создании романа с философским уклоном. «Листая на сон грядущий популярный журнал, я случайно натолкнулся на статью...Группа биологов, возглавляемая доктором биологических наук В.В.Меншуткиным, задалась целью промоделировать — ни больше, ни меньше — эволюцию позвоночных, начиная с протозои. Прочитав об этом, я взволновался и устыдился.... Оказывается с неподвласно-величавой историей тоже можно проводить эксперименты...» (В.Тендряков Покушение на миражи. Новый Мир. 1987 № 4, стр. 76—77).

«Именно потому, что модель лишь приближенно описывает действительность и никогда не передает полностью всех деталей, мы должны неусыпно следить, чтобы необдуманным или небрежным обращением с моделью не увеличивать расхождения между нею и реальностью» (А.Реньи. Диалоги о математике. 1969). Действительно, испортить модель «неумелым» обращением с ней довольно просто. Так модель внутричерепного кровообращения (раздел 2.1.2) при задании жесткости черепа по литературным данным, которые считались общепризнанными и вошли в учебники, демонстрировала абсурдные результаты (немедленный инсульт у здорового человека). Только проведение натурных экспериментов по определению жесткости черепа живого человека (а не мертвого экспоната из музея, как, оказалось, делали классики) сделало модель вполне эффективной без всякой переделки ее структуры.

Применение метода моделирования, как уже сказано во введении, привлекло внимание философов (Штофф, 1966; Giere, 1999). Дело в том, что применение моделей или модельный подход (model-based view) существенно отличается от эмпирического позитивизма, господствующего (во всяком случае, в западной) науке во второй половине XX-ого века. Модельный подход предусматривает не просто обобщение данных и вывод некоторых общих закономерностей, как это происходит при эмпирическом подходе, а построение нового объекта модели. Для построения модели, конечно, необходимы эмпирические факты, но этого не достаточно. Чтобы построить модель помимо фактов, нужно еще и «воображение» (imagination) (Giere, 1999; Burck, 2003). Именно это «воображение» и делает моделирование искусством.

По самой своей сущности модель не может быть истинной. По образному выражению Деминга (цитировано по Hannon, Ruth, 2001) «все модели врут, но некоторые из них даже очень полезны». Все модели имеют конечное число переменных, поэтому ни одна модель не может отобразить бесконечное разнообразие реального мира.

Модельный подход, в отличие от статистического, не требует для своего осуществления целого ансамбля явлений («генеральной совокупности» в теории статистики). Модель может строиться по одной единственной реализации, в противном случае модели биологической эволюции или истории человеческого общества оказались бы невозможными. Более того, в перечисленных случаях модельный подход может оказаться единственным конструктивным подходом для изучения происходящих явлений. Пример этому — материал главы 2.6.

При создании теоретической модели мы выигрываем дважды: находим истину в наших эмпирических наблюдениях и обретаем реализм без погони за призрачной идентичностью модели и оригинала (Burck, 2003). Крайний случай такого подхода к моделированию — это «**free style models**» по выражению Гримма (Grimm, 1994). Примером такой модели может служить модель развития биосферы (раздел 2.6.6)

«Моделирование — теперь это отнюдь не абстрактно-научная деятельность. Развитие технических средств и ничем не сдерживаемое их использование для преобразования природы возлагает на биомодельеров устрашающую ответственность». Это высказывание В.В. Налимова (2000) не требует пояснений, как и соображение Н.П. Бусленко (1978) — «Построение математической модели представляет собой необходимый шаг любого серьезного исследования».

Литература

- Абакумов А.И. Математическое моделирование популяционной динамики с учетом адаптивного поведения особей // Журнал общей биологии. 2000. 61(2) С. 145-156.
- Абросов Н.С., Ковров Б.Г. Анализ видовой структуры трофического уровня одноклеточных. Наука. 1977.
- Агурский М.С. Моделирование генетической системы управления // Журнал Общей Биологии. 1970. 31(3). С. 259–267.
- Адельсон-Вельский Г.М., Арлазаров В.Л., Донской М.В. Программирование игр. Наука. 1978.
- Айзерман М.А., Гусев Л.А., Резоноэр Л.Н., Смирнова И.М., Таль А.А. Логика, автоматы, алгоритмы. Физматгиз. 1963.
- Александров В.В., Алексеев А.И., Семенов А.И. ЭВМ: игра и творчество // Машиностроение. 1989.
- Алексеев В.В. Математическое моделирование биогидроценозов. Автореферат диссертации на соискание ученой степени д.ф.-м.н. 1977.
- Алексеев В.В., Сазыкина Т.Г. Конкуренция между водорослями в проточной системе // Журнал общей биологии. 1982. 43(2). С. 205–211.
- Алексеев С.С., Мина М.В., Кондрашов А.С. Параллельные клины как результат встречного расселения особей и смещения признаков: Анализ ситуации в роде *Brachymystax* (*Salmonidae*, *Salmoniformes*) // Зоологический журнал. 1986. 65(2). С. 227–234.
- Алехин А.Б. Вопросы повышения эффективности использования ресурсов на основе оптимизации эколого-экономических систем (на примере рыбоводства). Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.э.н. 1981.
- Алехин Ю.М. Статистические прогнозы в геофизике. ЛГУ. 1963.
- Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. Наука. 2000.
- Алимов А.Ф., Андреев О.А., Астраханцев Г.П., Воробьева О.М., Гришман З.М., Егорова Н.Б., Казанцева Т.И., Левченко В.Ф., Макаров О.Н., Малько А. М. Меншуткин В.В. (отв.ред.), Неелов И.А., Петрова Н.А., Писулин И.В., Расплетина Г.Ф., Руховец Л.А., Савчук О.П., Семенцова В. И., Соколов А.В., Степанов М.М., Умнов А.А., Флоринская Т.М. Невская губа — опыт моделирования. Изд. Санкт-Петербургского научного центра РАН. СПб. 1997.
- Алимов А.Ф., Буллон В.В. (ред.). Реакция озерных экосистем на изменения биотических и абиотических условий. Труды ЗИН т. 235. 1997.
- Алимов А.Ф., Умнов А.А. Модель популяции амфиподы *Gammarus lacustris* // Журнал общей биологии. 1989. 50(5). С. 673–681.
- Алтухов Ю.П., Варнавская Н.В. 1983. Адаптивная генетическая структура и связь с возрастом, дифференциацией по полу и скорости роста у камчатского лосося *Oncorhynchus nerka* // Генетика, 19(5). С. 790–706.
- Амосов Н.М. Моделирование сложных систем/ Наукова Думка. 1968.
- Андреев В.Д. (ред). Алгоритмические методы в анализе эколого-географических и геологических данных. ДВНЦ. 1989.
- Андреев В.Л. Классификационные построения в экологии и систематике. Наука. 1980.
- Андроникова И.Н., Мокиевский К.А. Особенности формирования качества воды в разнотипных озерах Карельского перешейка. Наука. Л. 1984. 298 с.
- Андронов А.А., Вольцингер Н.Е. Пролиты мирового океана. Общий подход к моделированию. Наука. 2005.
- Аптер М. Кибернетика и развитие. Мир. 1970.
- Астраханцев Г.П., Егорова Н.Б., Меншуткин В.В., Писулин И.В., Руховец Л.А., Петрова Н.А. (1995). Моделирование современного состояния Ладожского озера // Издание СПб экономико-математического института РАН. 32 стр.
- Астраханцев Г.П., Егорова Н.Б., Руховец Л.А. Моделирование течений и термического режима Ладожского озера // Препринт. — Л.: Ин-т озераведения АН СССР, 1988.
- Астраханцев Г.П., Меншуткин В.В., И.В. Писулин, Л.А.Руховец. Математическая модель для исследования реакции экосистемы Ладожского озера на изменение антропогенной нагрузки Математическое моделирование экосистемы Ладожского озера. 1998.
- Астраханцев Г.П., Меншуткин В.В., Петрова Н.А., Руховец Л.А. Моделирование экосистем больших стратифицированных озер. 2003. Санкт-Петербург. Наука. 320 с.
- Астраханцев Г.П., Меншуткин В.В., Петрова Н.А., Руховец Л.А. Система моделей экологической системы Ладожского озера // Обзорные прикладной и промышленной математики. 2002. 9(2). С. 330–334.
- Афанасьев А.Н. (ред.). Течения в Байкале. Наука. 1977.
- Ащепкова Л.Я. Исследование динамики экосистемы озера Байкал методом математического моделирования. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.б.н. 1979.

- Ащепкова Л.Я. Применение программного пакета STELLA для моделирования сложных систем. Изд. Дальневосточного Университета. Владивосток. 2002.
- Ащепкова Л.Я., Кожова О.М., Меншуткин В.В. Модель сезонной динамики пелагического сообщества озера Байкал // В.В.Гурман, И.П. Дружинин (ред). Модели природных систем. Новосибирск. 1978. С. 57–65.
- Багоцкий С.В., Вавилин В.А., Даценко Ю.С., Овчинникова Л.С. Модель развития фитопланктона в Учинском водохранилище // Водные ресурсы. 1983. т. 2. С. 124–130.
- Базикалова А.Я. Амфиподы озера Байкал // Труды Байкальской лимнологической станции АН СССР. 1945. Т. 11. С. 7–440.
- Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействия популяций. Автореферат диссертации на соискание ученой степени д.ф.-м.н. 1986.
- Базыкин А.Д. Модель динамики численности вида и проблема сосуществования близких видов // Журнал общей биологии. 1969. № 30. С. 55–64.
- Базыкин А.Д.(ред.). Математические модели в экологии. Библиографический указатель отечественных работ ВИНТИ. 1981.
- Баканов А.И. О некоторых методологических вопросах применения системного подхода для изучения структур водных экосистем // Биология Внутренних вод. 2000. В. 2. С. 5–19.
- Балонов Л.Я. Деглин В.Л. Слух и речь доминантного и недоминантного полушарий. Л. Наука. 1976.
- Балушкина Е.В., Голубков С.М., Иванова М.Б., Никулина В.Н., Умнов А.А., Умнова Л.П. Опыт прогнозирования последствий эвтрофирования водоемов на основе закономерностей функционирования экосистемы (на примере Лакшмозера). Алимов А.Ф. Бульон А.А. (ред) // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий. Труды ЗИН. 1997. С. 228–265.
- Баранов Ф.И. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства // Известия отдела рыболовства и научно-промысловых исследований. 1918. С. 84–12.
- Бачурина С.С. Мегapolis: методы и модели управления комплексной реконструкции сложившейся застройки. 2003. М. 224 с.
- Башалханов И.А. Моделирование продукционного процесса степного фитоценоза // Модели природных систем (Гурман В.И. ред.). 1978. С. 1–106.
- Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Изд АН СССР. М. 1964.
- Бекман М.Ю., Меншуткин В.В. Анализ процесса продуцирования у популяций простейшей структуры // Журнал Общей Биологии. 1964. 25(3), С. 177–188.
- Беллман Р. (ред.). Математические проблемы в биологии. Мир. 1966.
- Белотелов Н.В. Глобальные модели. Наука и игра. Математика и компьютерное образование. 2002. Вып.9.
- Белотелов Н.В., Богатырев Г.А., Кириленко А.П., Веневский С.М. Моделирование изменения динамики растительности при различных сценариях изменения глобального климата // Проблемы мониторинга и моделирования динамики лесных систем ред. А.С. Исаев. М Наука. 1995. С. 252–277.
- Беляев В.И. Моделирование морских систем. Наукова Думка. 1987.
- Беляев В.И. Теория сложных систем. Наукова Думка. 1978.
- Бенделл Дж. Мышцы, молекулы и движение. Мир. 1970.
- Берг Л.С. Труды по теории эволюции (1922-1930). Ленинград: Наука. 1977.
- Бергаланфи Л. Общая теория систем — критический обзор // Исследования по общей теории систем. Наука. М. 1969.
- Беэр С.А. Алгоритм информационно-логического анализа (на примере оценки влияния природных факторов на численность моллюсков *Bithynia leachi var inflata* Hans) // Журнал общей биологии. 1972. 33(3). С. 359–372.
- Бивен Д.Э. Использование электронных вычислительных машин в колледже рыбного хозяйства Вашингтонского университета // Вопросы ихтиологии. 1969. 9(6). С. 16–1021.
- Бир С. Т. Кибернетика и управление производством. Физматгиз. 1963.
- Блауберг И.В., Юдин Э.Г. Становление и сущность системного подхода. Наука. 1973.
- Бобырев А.Е., Криксунов Е.А. Математическое моделирование популяций рыб с переменным темпом пополнения. Наука. 1996.
- Богословский Б.Б. Озероведение. 1960. М. Изд. МГУ. 335 с.
- Болдовская О.Р., Леонов А.В. Формирование функций метаболизма фитопланктона и моделирование динамики форм фосфора в пресноводных экосистемах // Водные ресурсы. 1997. 24. С. 97–110.
- Болч Б.У., Хуань К.Д. Многомерные статистические методы для экономики. Статистика. М. 1979.
- Брусиловский П.М. Коллективы экологических предикторов в экологическом прогнозировании. Тр. Саратовского Ун-та. 1987.
- Брусиловский П.М. Коллективы экологических предикторов: теория и применение. Автореферат диссертации на соискание ученой степени д.ф.-м.н. 1989.
- Бугровский В.В., Елина Г.А., Лисс О.Л., Матвеева Е.К. Моделирование болотной системы // Сибирский экологический журнал. 1995. 3. С. 247–252.

- Букатова И.Л., Михасев Я.И. Шаров А.М. Теория и практика эволюционного моделирования. Наука. 1991.
- Букварева У.Т., Алищенко Г.М. Схема исследования биологической иерархии в случайной среде // Успехи современной биологии. В.117. 1997. С. 18–32.
- Булгакова Т.И., Засосов А.В., Шатуновский М.И. Отчет ВНИРО «О моделировании некоторых хозяйственных систем рыболовства и рыбоводства с учетом эколого-физиологических факторов». Отчет ВНИРО. М. 1973.
- Булгакова Т.И. Математическое исследование устойчивости экосистем и некоторые аспекты управления промыслом морских животных. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.ф.-м.н. 1977.
- Бусленко И.П. Моделирование сложных систем. Наука. 1978.
- Бусленко И.П., Шрейдер Ю.А. Метод статистических испытаний. Физматгиз. 1961.
- Бусленко Н.П. и др. Лекции по теории сложных систем. Советское Радио. 1973.
- Буторин Н.В. (ред.). Современные проблемы ихтиологии (70-летие Н.В.Никольского). Наука. 1981.
- Буторин Н.В. Складенко В.Л. (ред.). Экосистема озера Плещеево. М. Наука. 1989.
- Буяцкий Е.В., Смирнов Л.П. Математические методы в задачах управления наукой. Наукова Думка. 1973.
- Вавилин В.А. Нелинейные модели биологической очистки и функциональная роль времени оборота биомассы. Автореферат диссертации на соискание ученой степени д.ф.-м.н. 1986.
- Варшавский В.И., Поспелов Д.А. Оркестр играет без дирижера. Размышления об эволюции технических систем и управления ими. Наука. 1984.
- Венцель Е.С. Исследование операций: задачи, принципы, методология — М.: Наука, 1980. 532 с.
- Верещагин Г. Ю. Происхождение и история Байкала, его фауны и флоры. Тр. Байкальской лимнологической станции АН СССР, т. X, 1940.
- Вернадский В.И. Несколько слов о биосфере // Успехи современной биологии. 1944. №18 (2). С. 113–120.
- Винберг Г.Г. (ред.). Биологические основы рыбного хозяйства на внутренних водоемах Прибалтики. Наука и техника. 1964.
- Винберг Г.Г. (ред.). Биологические процессы и самоочищение на загрязненном участке реки (на примере верхнего Днепра). БелГУ. 1973.
- Винберг Г.Г. (ред.). Основы изучения пресноводных экосистем. Наука. Л. 1981. 172 с.
- Винберг Г.Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Успехи современной биологии. 1966. Т.61, вып.2. С. 138–156.
- Винберг Г.Г., Меншуткин В.В. Значение математического моделирования для разработки научных основ рационального использования биологических ресурсов пресных вод // Проблемы долгосрочного планирования биологических исследований. Зоология. 1974. Наука. Л. С. 25–44.
- Виноградов М.Е. (ред.). Биологическая продуктивность океана. М. Наука. 1977.
- Виноградов М.Е. (ред.). Экосистемы пелагиали Черного моря. М. Наука. 1980.
- Виноградов М.Е. Меншуткин В.В. Детерминированные модели функционирования сообществ // Океанология. Биология океана. Биологическая продуктивность. М. Наука. М. 1977.
- Виноградов М.Е., Меншуткин В.В., Шушкина Э.А. Математическая модель функционирования экосистемы пелагиали тропических районов океана (по материалам 50 рейса НИС «Витязь») // Океанология. 1973. т. 13 (5). С. 852–866.
- Виноградов М.Е., Меншуткин В.В., Шушкина Э.А. Математическая модель пелагиали Японского моря // Океанология. 1975. т.14, вып.5. 880–887.
- Власов М.П., Шимко П.Д. Моделирование экономических процессов. Феникс. Ростов-на Дону. 2005.
- Водяницкий В.А. (ред.). Структура и динамика водных сообществ и популяций. Наукова Думка. 1967.
- Войсунский А. Я говорю, мы говорим. Очерки о человеческом общении. Знание. 1982.
- Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. Наука. 1976.
- Воронина Н.М. Экосистемы пелагиали Южного океана. Наука. 1984.
- Воронина Н.М., Меншуткин В.В., Цейтлин В.Б. Вторичная продукция пелагиали Антарктики. Океанология. 1980. т. 20. С. 1087–1108.
- Воронина Н.М., Меншуткин В.В., Цейтлин В.Б. Математическое моделирование пространственно-временного распределения и возрастной структуры популяции антарктических копепод // Океанология. 1979. 1. С. 122–131.
- Галазий Г.И. (ред.). Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Наука. Новосибирск. 1967.
- Галазий Г.И. (ред.). Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах (математическое моделирование экосистем водоемов). Иркутск. СО АН СССР. 1977.
- Галазий Г.И. (ред.). Лимнологические исследования Байкала и некоторых озер Монголии. Тр. ЛИН. Т. 20. Наука. 1965.
- Галицкий В.В., Комаров А.С. Модель динамики биомассы дерева. Пушино. 1978.
- Галкин Л.М. Решение диффузионных задач методом Монте-Карло. Наука. 1975.

- Гарфинкель Д. Моделирование экологических систем // Вычислительные устройства в биологии и медицине. Мир. 167. С. 333–345.
- Гельфонд И.М., Гурфинкель В.С., Цетлин М.С. О тактиках управления сложными системами в связи с физиологией // Биологические аспекты кибернетики. 1962. С. 66–73.
- Герцев В.И. и др. Математическое моделирование ихтиоценозов озерных водоемов. 1985.
- Герцев В.И. Унификация математических моделей в гидробиологии. 1987.
- Гильдерман Ю.И. Вооружившись интегралом. Наука. 1980.
- Гильдерман Ю.И. Лекции по высшей математике для биологов. Наука. 1974.
- Гиляров А.М. Популяционная экология. М. Изд. МГУ. 1991.
- Гинецинский А. Г. Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. М. — Л., 1963.
- Гладков Л.А., Курейчик В.В., Курейчик В.М. Генетические алгоритмы. М. Физматгиз. 2006. 320 с.
- Глушков В.М. Синтез цифровых автоматов. Физматгиз. М. 1962.
- Голиков А.Н., Меншуткин В.В. Моделирование популяции брюхоногого моллюска на вычислительной машине // Океанология. 1971. 11(4), С. 695–699.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. Моллюски залива Посет (Японское море) и их экология // Труды Зоологического института, 1972. Т. 42. С. 5–67.
- Голубчиков С.Н., Гутников В.А., Ильина И.Н., Минин А.А., Прохоров Б.Б. Экология крупного города (на примере Москвы). Пасьева. М. 2001. 192 с.
- Гольдман Р.С. Информационное моделирование и исследование влияния факторов среды на биоресурсы морей. Изд. Кольского научного центра АН СССР. Апатиты. 1988.
- Горбань А.Н., Хлебопрос Р.Г. Демон Дарвина. Теория оптимальности и естественный отбор. Наука. 1988.
- Горбачук В.М. Оптимизационные модели качества воды. Тр. Ин-та кибернетики АН СССР. 1989.
- Горохов А.В., Путилов В.А. Системная динамика в задачах регионального планирования. Изд. КНЦ РАН. Апатиты. 25. 138 с.
- Горстко А.Б. и др. Имитационное моделирование экосистемы оз. Байкал и ее антропогенных изменений // Гурман В.И., Дружинин И.П. (ред.). Моделирование природных систем. 1978. С. 65–87.
- Горстко А.Б. Математическое моделирование экологических систем и проблемы рационального природопользования. Автореферат диссертации на соискание ученой степени д.ф-м.н. 1978.
- Горстко А.Б. Познакомьтесь с математическим моделированием Знание. 1991.
- Горшков В.Г. Энергетика биосферы и устойчивость состояния окружающей среды. ВИНТИ. 1990.
- Грабовский В.И. Взаимодействие в коэволюции хищника и жертвы // В Модели жизни в биологии развития, экологии и экономике. 1995.
- Грабовский В.И. Клеточные автоматы как простые модели сложных систем // Успехи Современной Биологии. 1995. Т. 115, вып.4. С. 412–418.
- Грабовский В.И. Самоорганизация биосоциальных систем // Поведение животных и человека. Сходство и различия. С. 187–204.
- Гранин Н.Г., Левин Л.А., Заворуев В.В. Исследование флуктуаций полей температуры и фитопланктона по верхнего слоя оз. Байкал. Иркутск. 1988.
- Грант В. Эволюция организмов. Мир. М. 1980. 480 с.
- Грачев М.А.. О современном состоянии экологической системы озера Байкал. Иркутск. 2002.
- Грневский Г. Кибернетика без математики. Советское Радио. 1964.
- Гринченко С.Н. Системная память живого (как основа его метаэволюции и периодической структуры). ИПИРАН. 2004. 512 с.
- Гродницкий Д.Л. Устойчивость и экологическая оптимальность экологических признаков // Успехи Современной биологии. 2000. 120 (4). С. 323–329.
- Гулд Х., Табачник Я. Компьютерное моделирование в физике. Т. 1 и 2. 1990.
- Гумилев Л.Н. Этногенез и биосфера Земли. Л. Гидрометеиздат. 1990. 370 с.
- Гусев В.М. Численное моделирование механизмов пространственного взаимодействия биологических систем со средой. Автореферат диссертации на соискание ученой степени. д.ф-м.н. 1987.
- Гуц А.К. Глобальная этносоциология: Учебное пособие. Омск, Изд. ОмГУ, 1997.
- Гуц А.К., Коробицин В.В., Лаптев А.А., Паутова Л.А., Фролова Ю.В. Социальные системы. Формализация и компьютерное моделирование. Омск. Изд. Омского ГУ, 2000.
- Гушанская Е.М. и др. Компьютерные игры. Лениздат. 1988.
- Давидян И.Н. (ред.). Проект «Балтика». Моделирование компонентов экосистемы, вып.3. Гидрометеиздат. 1987.
- Давыдов А. Испытатели природы. Знание. 1981.
- Дал У., Дейкстра Э., Хоор К. Структурное программирование. Мир. М. 1975. 246 с.
- Даценко Ю.С., Иваненко С.А., Эдельштейн К.К. Математическая модель динамики вод и распространения загрязняющих веществ в Ивановском водохранилище // Водные ресурсы. 2000. 28(3). С. 292–304.

- Деглин В.Л. Клиническое и электрофизиологическое исследование унилатеральных электросудорожных припадков // Журнал невропатологии и психиатрии. 1973, т.73. С. 1609–1618.
- Дейч С. Модели нервной системы. Мир. 1970.
- Дементьева Т. Ф.(ред.). Методы оценки запасов и прогнозирование уловов рыб. Тр. ВНИРО, т.62 // Пищевая промышленность. 1967.
- Джеймс А.(ред.). Математические модели контроля загрязнения воды. Мир. М. 1981.
- Дмитриев В.В. Моделирование круговорота вещества в водных экосистемах умеренных широт. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.г.н. 1987.
- Догель В. А. Зоология беспозвоночных. Москва. Наука. 1991.
- Домбровский Ю.А. Пространственно-неоднородные модели водных экосистем. Автореферат диссертации на соискание ученой степени д.ф-м.н. 1985.
- Домбровский Ю.А. Маркман Г.С.Эффект сезонных периодических изменений окружающей среды на систему хищник-жертва. Математическая модель // Доклады Академии наук СССР. 1983. том. 269,5. С. 1275–1277.
- Домбровский Ю.А., Ильичев В.Г., Селютин В.В., Сурков Ф.А. Теоретические и прикладные аспекты моделирования первичной продукции водоемов. Изд. Рост. ГУ. 1990.
- Домбровский Ю.А., Обущенко Н.И., Тютюнов Ю.В. Рыбные популяции в стохастической среде. Модели управления и выживаемости. Изд. РостГУ. 1991.
- Дорогостайский В. Вертикальное и горизонтально распределение фауны озера Байкала. Сборник трудов профессоров и преподавателей Гос. Иркутского ун-та, в. 4, Иркутск, 1923.
- Доукинз Р. Эгоистичный ген. М. Мир. 1993. 340 с.
- Драбкова В.Г., Селютин В.В. Опыт применения математических моделей для анализа эвтрофирования малых озер // Антропогенное эвтрофирование природных вод. 1983. С. 32-34.
- Дыбовский Б. Гаммароиды озера Байкала. Изв. Сиб. Отд. Рус. Геогр. Общ. VI, 1875, С. 10–80.
- Дьюдни А.К. Моделирование эволюции в мире биоморфов // В мире науки. 1988. Т.4. С. 81–85.
- Елисеева И.И., Э.К.Васильева, М.А.Клупт и др. Демография и статистика населения. М.: Финансы и статистика, 2006. 688 с.
- Еремеева А.О. Моделирование выноса фосфора с водосбора под воздействием речного стока. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.т.н. 1989.
- Жаков Л.А. Меншуткин В.В. Практические занятия по ихтиологии (учебное пособие). Издание Ярославского университета. 1982. 112 с.
- Жаков Л.А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. Наука. 1984.
- Жаков Л.А. Численность и структура популяций хищных рыб аборигенов как условие лимитирующее эффект интродукции рыб. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.б.н. 1966.
- Жаков Л.А., Меншуткин В.В. Практические занятия по ихтиологии. Издание Ярославского университета. 1982.
- Жаков Л.А., Меншуткин В.В. Пространственная имитационная модель ихтиоценоза малой реки // Вопросы ихтиологии. 1990. т. 27. С. 570–575.
- Жаков Л.А., Меншуткин В.В., Тихонов С.В. Применение учебных имитационных моделей в курсе «Основы рыбного хозяйства» // Современные проблемы биологии, экологии и экологического образования. Издание Ярославского университета. 2001. С. 375–377.
- Жданов Ю.А., Ворович И.И., Макаров Э.В., Воловик С.П., Горстко А.Б. и др. Имитационная модель экосистемы Азовского моря, как средство системного анализа, прогнозирования и управления природно-техническими комплексами. Ростов-на-Дону. Молот. 1979.
- Заде Л. Понятие лингвистической переменной и ее применение к принятию приближенных решений. Мир. М. 1976.
- Заде Л. Понятие состояния в теории систем // «Общая теория систем». Мир. М. 1966. С. 49–65.
- Заика В.Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. Наукова Думка. Киев. 1972. 96 с.
- Закс М.Г., Соколова М.М. Изменение типа осморегуляции в разные периоды миграционного цикла у нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) // Вопросы ихтиологии, 1965, т.5, вып.2 (35).
- Замятин Д.Н. Моделирование географических образов. Ойкумена. 1999.
- Засосов А.В. Динамика численности промысловых рыб. Пищевая промышленность. 1976.
- Звенигородский Э.Л. Использование методов теории нечетких множеств для оценки экологического статуса водохранилищ // Гидробиологический журнал. 1999. 35(3). С. 90–98.
- Зотин А. И. (ред.). Количественные аспекты роста организмов. Наука. М. 1975.
- Иванищев В.В., Михайлов В.В., Флегонтов А.В. Имитационное моделирование природной системы «озеро-водосбор» (Севан). Тр. ЛИИАН. 1987.
- Иванищев В.В. Методы автоматизации алгоритмического моделирования сложных систем. Автореферат диссертации на соискание ученой степени д.т.н. 1987.

- Иванищев В.В. Система автоматизации представлений проблемной области, формирования алгоритмов, программ и решений (САПФИР). Изд. ЛВЦ. Ленинград. 1982.
- Иванов К.П., Клещев А.С. Биологический вычислительный центр. Наука. 1975.
- Иванов О.А., Суханов В.В. Структура нектонных сообществ прикурильских вод. ТИНРО-центр. 2002.
- Иванова М.Б. Продукция ракообразных в пресных водах. Наука. Л. 1985.
- Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. Пищепромиздат. 1955. М. 250 с.
- Израэль Ю.А. (ред.). Проблемы регионального мониторинга состояния озера Байкал. Гидрометеиздат. 1983.
- Израэль Ю.А. (ред.). Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Т.1. Гидрометеиздат. 1978.
- Израэль Ю.А. (ред.). Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Т.2. Гидрометеиздат. 1979.
- Израэль Ю.А. (ред.). Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Т.4. Гидрометеиздат. 1981.
- Израэль Ю.А. (ред.). Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Т.5. Гидрометеиздат. 1982.
- Израэль Ю.А. (ред.). Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Т.6. Гидрометеиздат. 1983.
- Израэль Ю.А. (ред.). Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Т.9. Гидрометеиздат. 1986.
- Израэль Ю.А. (ред.). Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Т.10. Гидрометеиздат. 1987.
- Израэль Ю.А. (ред.). Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Т.15. Гидрометеиздат. 1993.
- Израэль Ю.А. (ред.). Совершенствование регионального мониторинга состояния озера Байкал. Гидрометеиздат. 1985.
- Иконников В.Ф. Математическое моделирование процесса первичного продуцирования органического вещества в озерах Нарочанской группы. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.б.н. 1988.
- Ильин В.А., Гулин К.А. Оценка глобальной конкурентоспособности России с позиций развития человеческого потенциала // Россия в глобализирующемся мире. Наука. М. 2005. С. 204–221.
- Ильинский Н.Ф., Цаценкин В.К. Приложение теории графов к задачам электромеханики. Энергия. 1968.
- Ильичев В.Г. Математическое моделирование малого биотического круговорота и проблема регулирования кормовой базы ихтиофауны. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.ф.м.н. 1982.
- Ильичев В.Г. Экологические и экономические аспекты оптимального вылова рыбных популяций // Журнал общей биологии. 2003. 64(4). С. 337–346.
- Интегрированное управление водными ресурсами Санкт-Петербурга и Ленинградской области. Изд. СПб НЦ РАН, СПб, 2001. 420 с.
- Исаев А.С., Недорезов Л.В., Хлебопрос Р.Г. Бумеранг — эффект в системах хищник — жертва // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т.2. Гидрометеиздат. Л. 1979. С. 190–196.
- Йоргенсен С.Э. Управление озерными системами. Агропромиздат. М. 1985.
- Казанский А.Б. Моделирование динамики ихтиоценозов на примере Цимлянского водохранилища. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.б.н. 1981.
- Казанцева Т.И. Балансовая модель мелкого высокоэвтрофного озера // Журнал общей биологии. 2003. 64(1). С. 128–145.
- Казанцева Т.И., Смирнова Т.С. Зоопланктон центральной части Ладожского озер (имитационная модель). Изд. ИЭФИБ. 1996.
- Калантадзе Н.Н., Раутиан А.С. Эвристическая модель эволюции сообщества и его таксономического и экологического разнообразия // Биологическое разнообразие: подход к изучению и сохранению. ЗИН. 1992. С. 65–80.
- Калашников В.В. и др. Нить Ариадны в лабиринте моделирования. Наука. 1993.
- Калман Р., Фалб П., Арбиб М. Очерки по математической теории систем. Мир. 1971.
- Камалтынов В.М. Амфиподы // Аннотированный список фауны оз. Байкал и его водосборного бассейна. Под ред. О.А. Тимошкина. 2001. Наука. Новосибирск. Том.1. С. 572–831.
- Капица С.П. Общая теория роста человечества. Сколько людей жило, живет и будет жить на Земле. Наука. 1999.
- Капица С.П., Курдюмов С.П., Милицкий Г.Г. Синергетика и прогнозы будущего. Наука. 1997. 176 с.
- Карев Г.П. Структурные модели лесных сообществ // Сибирский экологический журнал. 1999. в. 4. С. 381–396.
- Карпов В.Г., Ф.В. Крогиус, Е.М. Крохин, Меншуткин В.В. Модель ихтиоценоза озера Дальнего, реализованная на электронной вычислительной машине // Биологические основы рыбного хозяйства и регулирования морского промысла. 1969.

- Касти Дж. Большие системы. Связность, сложность и катастрофы. Мир. 1982.
- Кастрель Т.Н. (ред). Библиография по моделированию в экологии // Научный совет по проблемам биосферы. 1979.
- Кауфман Д.А. Экспериментальное изучение особенностей функциональной специализации полушарий мозга при шизофрении // Физиология человека, 1979. т.5, № 6, С. 435–440.
- Кемени Дж., Снелл Дж. Кибернетическое моделирование. Советское Радио. 1972.
- Кемени Дж., Снелл Дж., Томпсон Дж. Введение в конечную математику. ИЛ. 1963.
- Кисляков Ю.Я. Математическое моделирование кровообращения и газообмена в мозгу. Наука. 1975.
- Китаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озер различных природных зон. Наука. 1984.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск. 2007. 395 с.
- Князева Е.Н., Курдюмов С.П. Законы эволюции и самоорганизации сложных систем. Наука. 1994.
- Кобленц-Мишке О.И. Первичная продукция // Океанология. Биология океана. — М.: Наука, 1977. — С. 62–65.
- Ковров Б.Г., Косолапова Л.Г. Исследование биологической эволюции с помощью дискретной математической модели // Журнал общей биологии. 1975. 36 (4). С. 492–497.
- Кожов М.М. Биология озера Байкал. М.: Изд. АН СССР. 1962. 313с.
- Кожова О.М. (ред.). Математическое моделирование водных экологических систем. Межвузовский сборник. Изд. ИрГУ. 1978.
- Кожова О.М., Меншуткин В.В. Ащепкова Л.Я. Камерная модель динамики экосистемы озера Байкал с учетом трехмерной циркуляции вод // Математическое моделирование водных экосистем. Труды советско-американского симпозиума. Гидрометеиздат. Л. 1981.
- Козак И., Меншуткин В. Исследование динамики лесных экосистем с использованием компьютерного моделирования // Известия РАН, серия биологическая. 1998.
- Козлов Н.В. Оптимизация товарного выращивания рыбы в озерах юга Западной Сибири. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.б.н. 1988.
- Колесова Г.И., Полетаев И.А. Математическая модель «наследование приобретенных признаков» // Проблемы эволюции (Н.Н.Воронцов, ред.). 1973. 3. С. 222–229.
- Коли Г. Анализ популяций позвоночных. Мир. 1979.
- Колман Р., Фальб П., Арбиб М. Очерки по математической теории систем. Мир. 1971.
- Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Наука, Л. 1980. 234 с.
- Конторин В.В. Математическое моделирование популяции байкальского омуля. Наука. 1980.
- Конторин В.В. Математическое моделирование популяции байкальского омуля. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.б.н. 1981.
- Корзухин М.Д. О программе прогноза динамики лесов // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1982. 5. С. 91–102.
- Коробицин В.В. О математическом моделировании этнических процессов. Распространение этнических полей // Gumilevica. 2001.
- Коровин Л.К. Разработка математической модели процесса биологической очистки сточных вод целлюлозно-бумажной промышленности. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.т.н. 1976.
- Котрехов Е.П. Численное моделирование гидравлического режима сложных озерно-речных систем (на примере р. Вуоксы) // Водные ресурсы. 2000. 27(3). С. 273–285.
- Коэн Р. Торпедные подводные лодки. Военмориздат. Л. 1978.
- Крапивин В.Ф. Исследования по теории живучести сложных систем с приложением к экологии. Автореферат диссертации на соискание ученой степени д.ф.-м.н. 1972.
- Крапивин В.Ф. Теоретико-игровые методы синтеза сложных систем в конфликтных ситуациях. Советское Радио. 1972.
- Крапивин В.Ф., Свирижев Ю.М., Тарко А.М. Математическое моделирование глобальных биосферных процессов. Наука. 1982.
- Криксунов Е.А. Динамика промыслового стада рыб в связи с закономерностями формирования пополнения. Автореферат диссертации на соискание ученой степени д.б.н. 1988.
- Криксунов Е.А. Исследование закономерностей динамики популяций короткоцикловых рыб методом математического моделирования. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.б.н. 1976.
- Криксунов Е.А. Теория динамики промыслового стада рыб. Изд. МГУ. 1991.
- Крогиус Ф.В. О значении генетических и экологических факторов в динамике популяции красной оз. Дальнего // Вопросы ихтиологии, 1978. 18(2). С. 122–137.
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В. Сообщество пелагических рыб озера Дальнего (опыт кибернетического моделирования). Наука. 1969. 69 с.
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В. Тихоокеанский лосось нерка в экосистеме озера Дальнего. Наука. 1987.
- Крохин Е.М. Возникновение температурного скачка в озерах // Известия АН СССР, 1960, №6, С. 20–27.
- Крохин Е.М. Энергетические потоки в экосистеме пелагиали оз. Дальнего (Камчатка) // Доклады Академии наук СССР, 1969. т.189. №5. С. 1118–1121.

- Крышев И.И. Статистическая механика экосистем. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.ф.-м.н. 1976.
- Крэйн М., Лемуан О. Введение в регенеративный метод анализа моделей. Наука. 1982.
- Кудрин Б.И. Введение в технетику. Изд. Томского ун-та. 1989.
- Кудрина К.Н., Полетаев И.А. Модели системы Либиха для пространственно неоднородных биогеоценозов // Математические модели морских экологических систем. 1975. С. 35–37.
- Кулагина О.С., Ляпунов А.А. К вопросу о моделировании эволюционного процесса // Проблемы кибернетики. 1966. 16. С. 145–169.
- Кулеш В.П. Имитационная модель экосистемы озера Ильмень. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.г.н. 1990.
- Кулик В.Т. Цифровое моделирование сложных систем. Изд. Киевского Ун-та. 1964.
- Кун Т.С. Структура научных революций. М. 1975.
- Куравин П.В., Малинецкий Г.Г. Клеточные автоматы с псевдо-квантовой эволюцией // Препринт Института Прикладной Математики, №20. 2001.
- Курашов Е.А. Закономерности влияния антропогенного загрязнения и эвтрофирования на мейобентос Ладожского озера // Ладожское озеро. Мониторинг, исследование современного состояния и проблемы управления Ладожским озером и другими большими озерами. 2000. Петрозаводск. С.215–222
- Куренков И. И. Зоопланктон озер Камчатки. — Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 2005
- Кучай Л.А. Модель экосистемы пелагиали озера Плещеево // Формирование и динамика полей гидрологических характеристик во внутренних водоемах. Гидрометеиздат. 1993. С. 73–92.
- Куэнн Р. Торпедные подводные лодки. Воениздат. 1970.
- Кэрноп Д. (ред.). Применение теории графов связей в науке и технике. Мир. 1974.
- Лайтфут Э. Явления переноса в живых системах. 1977.
- Ланге О. Введение в экономическую кибернетику. Прогресс. 1968.
- Лапин Ю.Е. Типы нерестовых популяций и некоторые вопросы методики исследования численности промысловых рыб // Вопросы ихтиологии, 1961. т.1. вып. 4.
- Лафевр В.А. Конфликтующие структуры. Советское Радио. 1973.
- Лебедев А.Н. Моделирование в научно-технических исследованиях. Радио и Связь. 1989.
- Лебедев В.Л., Айзатуллин Т.А., Хайлов К.М. Океан как динамическая система. Гидрометеиздат. 1974.
- Левин Р., Дранг Д., Эделсон Б. Практическое введение в технологию искусственного интеллекта и экспертных систем с иллюстрациями на Бейсике. Финансы и статистика. 1990.
- Левич А.П., Личман У.Г. Модельное изучение возможностей направленного изменения структуры фитопланктонного сообщества // Журнал общей биологии. 1993. 54. 3. С. 282–297.
- Левченко В.Ф. Эволюция биосферы до и после появления человека. Наука. 2001.
- Леоленков А.В. Нечеткое моделирование в среде MATLAB и FUZZY TECH. БХР. С. Петербург, 2003, 736 с.
- Леонов А.В., Литвинов Ф.С., Разгулин С.М. Анализ особенностей функционирования экосистемы Рыбинского водохранилища с помощью математической модели // Водные ресурсы. 1996. т.23, 6. С. 739–753.
- Леонов А.В., Осташенко М.М., Лаптева Е.Н. Математическое моделирование процессов трансформации органического вещества и соединений биогенных элементов в водной среде: предварительный анализ условий функционирования экосистемы Ладожского озера // Водные ресурсы. 1991. 12. С. 51–72.
- Леонов А.В. Математическое моделирование трансформации соединений фосфора в пресноводных экосистемах на примере оз. Балатон. Наука. 1986.
- Лернер А.Я. Начала кибернетики. М. Наука. 1967.
- Лернер А.Я., Розенман Е.А. Оптимальное управление. М. Энергия. 1970.
- Литвинчук Г.С. (ред.). Применение математических методов в экономико-экологических исследованиях. Изд. ИЭ УкрАН. 1983.
- Логофет Д.О. Сукцессионная динамика растительности: классические концепции и современные модели // Экология России на рубеже XXI века (наземные экосистемы). 1999. С. 70–98.
- Любецкая Е.В. Динамические модели популяции белок // В. Гурман, И.Дружинин (ред). Модели природных систем. Новосибирск. 1978. С. 107–112.
- Любищев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М. Наука. 1982.
- Ляпунов А.А. О математическом подходе к изучению жизненных явлений // Математическое моделирование жизненных процессов. Мысль. 1968. С. 65–109.
- Ляпунов А.А. О некоторых общих вопросах кибернетики // Проблемы кибернетики 1957. т.1. С. 12–37.
- Ляпунов А.А. Об изучении балансовых соотношений в биогеоценозах — попытка математического анализа // Журнал общей биологии. 1968. т. 29. С. 124–137.
- Ляпунов А.А.(ред.). Школа по моделированию в Мозжинке. 1973.
- Ляпунов А.А., Багриновская Г.П. О методологических вопросах математической биологии // Математическое моделирование в биологии. 1975.

- Ляпунов А.А., Кулагина Л.Г. 1963. Моделирование эволюционного процесса // Проблемы кибернетики вып.2, С. 34–47.
- Ляпунов А.А., Яблонский С.В. Теоретические проблемы кибернетики // Проблемы кибернетики. 1963.
- Маевский В.И. Введение в эволюционную экономику. 1997.
- Макарова Н.П. Балансовые модели в экологии особей и популяций. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.б.н. 1976.
- Малинецкий Г.Г., Махов С.А., Посашков С.А. Процессы глобализации и компьютерное моделирование // Интернет. 2001. (<http://spkurdyumov.narod.ru/D3MalinetskiyPosashkov.htm>)
- Маркман Г.С. Пространственно-временная динамика экологических систем. Математические модели. Автореферат диссертации на соискание ученой степени д.ф.-м.н. 1989.
- Марков А. В. Возвращение Черной Королевы или закон роста средней продолжительности существования родов в процессе эволюции // Журнал общей биологии. 2000. т.61, №4, С. 357–369.
- Марков А. В. Новый подход к моделированию динамики разнообразия фанерозойской морской биоты // Палеонтологический журнал. 2001. № 6, С. 3–12.
- Мартынов В.В. Кибернетика, семиотика, лингвистика. Наука и техника. 1966.
- Марчук Г.И. Математическое моделирование в проблеме окружающей среды. Наука. 1982.
- Матвеева Т.Ю. Введение в макроэкономику. Курс лекций для экономистов. Интернет. 2000.
- Матвеев В.Д. Модели экономической динамики. Высшая школа экономики. СПб. «Ютас». 2006. 108 с.
- Медоуз Д.Ч., Медоуз Д.Л., Рандерс. За пределами роста. Прогресс. 1994.
- Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журнал общей биологии. 1978. №4. С. 245–257
- Мелихов А.Н. Ориентированные графы и конечные автоматы. Наука. 1971.
- Мельников Ю.Н. Достоверность информации в сложных системах. Советское Радио. 1973.
- Мельцер И.М. Диалоговое управление производством. Модели и алгоритмы. Финансы и статистика. 1983.
- Меншуткин В.В. Метод моделирования в динамике численности рыб. Издание ВНИРО. 1964.
- Меншуткин В.В. Реализация простейших моделей популяций рыб на электронной вычислительной машине // Вопросы ихтиологии. 1964. 4(4). С. 625–631.
- Меншуткин В.В. Опыт математического определения характера динамики численности окуня в заданных экологических условиях // Озера Карельского перешейка. Лаборатория Озероведения АН СССР, Л. 1964. С. 140–155.
- Меншуткин В.В. Опыт применения электронной вычислительной машины при анализе динамики численности рыб // Применение математических методов в биологии. ЛГУ, Л. 1964. 3. С. 128–134.
- Меншуткин В.В. Опыт математического определения характера динамики численности окуня в заданных экологических условиях // Биологические основы рыбного хозяйства в водоемах Прибалтики. Минск. 1964. С. 218–229.
- Меншуткин В.В. Исследование динамики численности рыб на основе представления популяции в виде кибернетической системы // Вопросы ихтиологии. 1964. 4(1). С. 23–33.
- Меншуткин В.В. Модель популяции рыб с переменным пополнением // Вопросы ихтиологии. 1965. 5(2). С. 235–239.
- Меншуткин В.В. Об оптимальной стратегии рыболовства // Вопросы ихтиологии. 1966. 6(1). С. 3–13.
- Меншуткин В.В. Оптимальное управление популяцией промысловой рыбы // Вопросы ихтиологии. 1966. 6(4). С. 735–738.
- Меншуткин В.В. Опыт моделирования стада озерной красной на электронной вычислительной машине // Методы оценки запасов и прогнозы уловов рыбы. Труды ВНИРО. 1967. 62. С. 78–89.
- Меншуткин В.В. Популяция рыб как конечный автомат // Структура и динамика водных сообществ и популяций. 1967. С. 165–175.
- Меншуткин В.В. Рациональное использование природных ресурсов озера // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Наука. М. 1967. С. 315–328.
- Меншуткин В.В. Моделирование как средство исследования продуктивности водных сообществ // Методы определения продукции водных животных. Минск. 1968. С. 158–160.
- Меншуткин В.В. Моделирование отношений пищевой конкуренции между популяциями рыб // Зоологический журнал. 1968. 47(11). С. 1597–1603.
- Меншуткин В.В. Популяция рыб как саморегулирующаяся система // Вопросы ихтиологии. 1968.
- Меншуткин В.В. Приходько Т.И. Продукционные свойства стационарной популяции с растянутым периодом размножения // Гидробиологический журнал. 1969. 5(1). С. 3–10.
- Меншуткин В.В. Исследование сообществ водных животных методами теории графов // Журнал Общей Биологии. 1969. 30(1). С. 42–49.
- Меншуткин В.В. Опыт прогнозирования динамики численности озерной красной на основе кибернетической модели этого стада // Биологические основы рыбного хозяйства и регулирования морского промысла. 1969. 65(1). С. 88–1.

- Меншуткин В.В. Математическая модель круговорота вещества и потоков энергии в озерной экологической системе // Зоологический журнал. 1970. 49(7). С. 957–966.
- Меншуткин В.В. Математическое моделирование популяций промысловых рыб (методика). Издание ВНИРО, М. 1970.
- Меншуткин В.В. Моделирование популяций и сообществ водных животных на цифровых электронных вычислительных машинах // Зоологический журнал. 1971. 7(4). С. 12–17.
- Меншуткин В.В. Моделирование взаимодействия промысла рыбы с экологической системой водоема // Вопросы ихтиологии. 1971. 11(2). С. 695–699.
- Меншуткин В.В. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Наука. 1971.
- Меншуткин В.В. Функциональная модель озерной экологической системы // Журнал Общей Биологии. 1971. 32(2). С. 163–168.
- Меншуткин В.В. Моделирование процессов изучения и эксплуатации озерной экологической системы // Журнал Общей Биологии. 1972. 33(1). С. 15–20.
- Меншуткин В.В. Модель механизма возникновения зрительных последовательных образов и влияния на них неспецифических систем мозга // Последовательные образы: физиология, фармакология, клиника. (ред. Л.Я. Балонов). Наука. Л. 1972.
- Меншуткин В.В. Математическая модель двухслойной озерной экологической системы // Гидробиологический журнал. 1973.
- Меншуткин В.В. Теоретические основы математического моделирования водных экосистем // Журнал Общей Биологии. 1974. 35(1). С. 34–42.
- Меншуткин В.В. Управление озерной экологической системой // Рыбное Хозяйство. 1974. 2:92–94.
- Меншуткин В.В. Язык моделирования гидробиологических процессов // Гидробиологический журнал. 1975. 6. С. 11–17.
- Меншуткин В.В. Модельное исследование результатов промыслового воздействия на ихтиоценоз // Гидробиологический журнал. 1975. 11(3). С. 10–14.
- Меншуткин В.В. Опыт имитации эволюционного процесса на вычислительной машине // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1977. 13(5). С. 545–555.
- Меншуткин В.В. Моделирование микроэволюционного процесса в популяциях водных животных // Проблемы экологии Прибайкалья. 1979.
- Меншуткин В.В. Модель экосистемы пелагиали Тихого океана // Океанология. 1979. 19(2). С. 318–328.
- Меншуткин В.В. Модели и модельеры // Знание — Сила. 1985. №. 3. С. 33–35.
- Меншуткин В.В. Модель озерной экосистемы с учетом вертикальной стратификации и сезонных изменений // Проблемы исследования крупных озер СССР. 1985. С. 23–28.
- Меншуткин В.В. Оценка возможности эвтрофикации озера Байкал. Архив ЛИН СО РАН. 1987. 137 с.
- Меншуткин В.В. Моделирование процесса эволюции байкальских гаммарид // Долгосрочное прогнозирование состояния экосистем. Наука. Новосибирск. 1988.
- Меншуткин В.В. Имитационная модель популяции антарктического криля // Пелагические системы Южного океана. Наука. М. 1993.
- Меншуткин В.В. Имитационные модели водных экологических систем. Наука. 1993.
- Меншуткин В.В. Проект «Невская Губа». Издание Санкт-Петербургского научного центра РАН. 1994.
- Меншуткин В.В. Аналогия закономерностей биологической и технической эволюции // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Вторые Любищевские чтения. (Ред: Розенберг Г.С.) 1995. Интер-Волга, Тольятти, С. 67–72.
- Меншуткин В.В. (ред.). Невская губа — опыт моделирования. Наука. 1997.
- Меншуткин В.В. Сообщество рыб Ладожского озера // Математическое моделирование экосистемы Ладожского озера. 1998.
- Меншуткин В.В. Модель облавливаемого стада рыбы с учетом изменения генетической структуры популяции // Вопросы ихтиологии. 2001. 41(5). С. 665–669.
- Меншуткин В.В. Компьютерное моделирование процесса эволюции рыб // Вопросы ихтиологии. 2002. 42(4). С. 543–548.
- Меншуткин В.В. Моделирование популяции нерки (*Oncorhynchus nerka*) озера Дальнего с применением индивидуально-ориентированного метода // Биология моря. 2003. 29(3). С. 211–221.
- Меншуткин В.В. Помехоустойчивость экологической системы водохранилища (модельное исследование) // Биология Внутренних вод. 2003. 2(1). С. 3–10.
- Меншуткин В.В. Компьютерная имитация различных типов эволюционного процесса // Журнал Общей Биологии. 2003. 64(4). С. 328–336.
- Меншуткин В.В. Оптимальное управление экологической системой озера или водохранилища с целью получения наибольшей экономической выгоды от эксплуатации природных ресурсов водоема. Издание СПб Экономико-математического института РАН. 2005. 172 с.

- Меншуткин В.В., Жаков Л.А. Применение математического моделирования в исследованиях по динамике численности окуня // Доклады X-ой конференции по биологии водоемов Прибалтики. 1963. С. 104–105.
- Меншуткин В.В., Гадибиров Л.Ф. Моделирование простейших популяций рыб на электронной вычислительной машине // Труды Лимнологического института СО АН СССР. 1965. 6(26). С. 22–233.
- Меншуткин В.В., Москаленко Ю.Е. Моделирование системы внутречерепного кровообращения // Материалы Первой всесоюзной конференции по электронной аппаратуре в ВНД и нейрофизиологии. 1966. С. 289–290.
- Меншуткин В.В., Кисляков Ю.Я. Оптимизация режимов рыболовства методом динамического программирования // Рыбное Хозяйство. 1967. №7. С. 79–81.
- Меншуткин В.В., Кисляков Ю.Я. Моделирование популяции промысловой рыбы с учетом переменного темпа роста // Зоологический журнал. 1967. 46(5). С. 805–810.
- Меншуткин В.В., Приходько Т.И. Исследование продукционного процесса на моделях простейших популяций водных животных // Гидробиологический журнал. 1968. 4(6). С. 3–12.
- Меншуткин В.В., Жаков Л.А., Умнов А.А. Исследование причин смертности молоди окуня методом моделирования // Вопросы ихтиологии. 1968. 8(6). С. 881–891.
- Меншуткин В.В., Будиков О.М. Связь электрических характеристик и веса интактного куриного яйца с дифференциацией пола будущего потомства // Вестник Сельско-хозяйственной науки. Изд. Колос. 1968. 12(147). С. 71–72.
- Меншуткин В.В., Кисляков Ю.Я. Моделирование влияния кормовой базы на динамику популяции рыб // Зоологический журнал. 1968. 47(3). С. 325–330.
- Меншуткин В.В., Кисляков Ю.Я., Филановская Т.П., Демченко И.Т. О некоторых возможностях моделирования системы мозгового кровообращения // Материалы Второй Украинской республиканской конференции по бионике. Киев. 1968. С. 205–207.
- Меншуткин В.В., Кисляков Ю.Я. О применении динамического программирования к изучению регуляции внутречерепного кровообращения // Физиологический журнал. 1968. 54(8). С. 923–929.
- Меншуткин В.В., Свидерский В.Л., А.А. Умнов. Нервные механизмы регуляции полета саранчи (опыт моделирования системы, контролирующей полет) // Биохимия и физиология беспозвоночных. 1968. С. 110–117.
- Меншуткин В.В., Приходько Т.И. Вероятностная модель популяции планктонных ракообразных (Т.И. Приходько) // Зоологический журнал. 1969. 48(12). С. 1765–1771.
- Меншуткин В.В., И.И. Куренков, Ф.В. Крогиус, Е.М. Крохин. Модель экологической системы озера Дальнего // Гидробиологический журнал. 1969. 5(5). С. 14–22.
- Меншуткин В.В., Приходько Т.И. Моделирование популяций планктонных ракообразных на электронной вычислительной машине // Океанология. 1970. 10(2). С. 341–347.
- Меншуткин В.В., Умнов А.А. Математическая модель простейшей водной экосистемы // Гидробиологический журнал. 1970. 6(2). С. 28–36.
- Меншуткин В.В., Умнов А.А. Математическая модель экологической системы озера Дривяты // Экология. 1971. 4. С. 3–10.
- Меншуткин В.В., Умнов А.А. Энергетическая модель экосистемы пелагиали озера Дальнего // Гидробиологический журнал. 1971.
- Меншуткин В.В., Приходько Т.И. Модельное исследование вертикального распределения и продукции фитопланктона // Гидробиологический журнал. 1971. 7(2). С. 5–10.
- Меншуткин В.В., Голиков А.Н. Модельное исследование продукционного процесса популяции брюхоного моллюска *Ephera turrita* (A. Adams) // Доклады Академии наук СССР. 1971. 197(4). С. 944–947.
- Меншуткин В.В., Голиков А.Н. Моделирование популяции брюхоного моллюска на электронной вычислительной машине // Океанология. 1971. 50(4). С. 461–73.
- Меншуткин В.В., Жаков Л.А. Математическая модель озерного ихтиоценоза // Вопросы ихтиологии. 1974. 14(3). С. 387–395.
- Меншуткин В.В., Финенко З.З. Математическое моделирование процесса развития фитопланктона в условиях океанического апвеллинга // Экосистемы пелагиали Тихого океана. Труды ИОАН. 1975.
- Меншуткин В.В., Финенко З.З. Математическое моделирование процесса развития фитопланктона в условиях океанического апвеллинга // Труды ИОАН: Экосистемы пелагиали Тихого океана. 1975. т. 102. С. 175–183.
- Меншуткин В.В., Рудяков Ю.А. Математическое моделирование суточных вертикальных миграций зоопланктона // Экосистемы пелагиали Тихого океана. Труды ИОАН. 1975.
- Меншуткин В.В., Наточин Ю.В., Вайнунская Г.С. Математическое моделирование водно-солевого обмена и функций почек нерки // Вопросы ихтиологии. 1976. 16(2). С. 345–350.
- Меншуткин В.В., Сорокин Ю.И. Модельное исследование экосистемы Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. Информационный бюллетень. 1976.
- Меншуткин В.В., Медников Б.М. Опыт моделирования эволюции нуклеотидной последовательности ДНК на ЭВМ // Журнал общей биологии. 1977. 37(2). С. 198–203.

- Меншуткин В.В., Кожова О.М., Ащепкова Л.Я. Функциональная модель экосистемы озера Байкал // Гидробиологический журнал. 1978. 14(3). С. 3–11.
- Меншуткин В.В., Суворова Т.П. Язык моделирования сложных биологических систем (КАМО) и его реализация // Автоматизация экспериментальных физиологических исследований. 1978.
- Меншуткин В.В., Воронина Н.М., Цейтлин В.Б. Математическое моделирование пространственно-временного распределения и возрастной структуры популяций антарктических копепод // Океанология. 1979. 19(1). С. 122–132.
- Меншуткин В.В., Воронина Н.М., Цейтлин В.Б. Продукция массового вида антарктических копепод *Calanoides acutus* // Океанология. 1980. 20(1). С. 137–141.
- Меншуткин В.В., Воронина Н.М., Цейтлин В.Б. Модельное исследование годового цикла популяции массового вида копепод *Rhincalanus gigas* и оценки его продукции // Океанология. 1980. 20 (6). С. 1079–1086.
- Меншуткин В.В., Воронина Н.М., Цейтлин В.Б. Вторичная продукция пелагиали Антарктики // Океанология. 1980. 20(6). С. 1087–1889.
- Меншуткин В.В., Цейтлин В.Б. Стохастический подход к моделированию экосистемы апвеллинга // Экосистемы пелагиали Перуанского района Тихого океана. Наука. М. 1980.
- Меншуткин В.В., Казанский А.Б. Математическое моделирование сообществ рыб на ЭВМ // Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Гидрометеиздат. Л. 1981. 4. С. 251–265.
- Меншуткин В.В., Криксунов Е.А. Вероятностные модели популяций промысловых рыб // Современные проблемы ихтиологии. 1981. С. 264–288.
- Меншуткин В.В., Суворова Т.П., Балонов Л.Я. Модель функционального выключения одного из полушарий и нейрофармакологических воздействий на глубокие структуры мозга // Физиология Человека. 1981, 7(5). С. 880–888.
- Меншуткин В.В., Ащепкова Л.Я. Исследование путей эволюции байкальских амфипод методом моделирования // Доклады Пятого съезда Всесоюзного Гидробиологического общества. Тольятти. 1986.
- Меншуткин В.В., Казанский А.Б. Вероятностные модели сообществ рыб // Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Л.: Гидрометеиздат. 1986. С. 341–344.
- Меншуткин В.В., Воробьева О.Н. Модель экологической системы Ладожского озера // Современное состояние экосистемы Ладожского озера. 1987.
- Меншуткин В.В., Воробьева О.Н. Имитационные модели больших водных экологических систем // Проект «Балтика» вып.3. 1987.
- Меншуткин В.В., Левченко В.Ф. Имитация макроэволюционного процесса на ЭВМ // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1987. 23(5). С. 658–674.
- Меншуткин В.В., Левченко В.Ф., Цендина М.Л. Моделирование макроэволюционного процесса на ЭВМ // Математическое моделирование сложных биологических систем. Наука. М. 1988.
- Меншуткин В.В., Жаков Л.А. Пространственная имитационная модель ихтиоценоза малой реки // Вопросы ихтиологии. 1989. 29(4). С. 570–575.
- Меншуткин В.В., Китаин В.Я., Цейтлин В.Б. Эколого-генетическая модель облавливаемой популяции дальневосточного лосося // Вопросы ихтиологии. 1989. в. 3. С. 399–405.
- Меншуткин В.В., Воробьева О.Н. Моделирование сукцессии фитопланктонного сообщества Волховской губы Ладожского озера // Труды ГосНИОРХ. 1990.
- Меншуткин В.В., Пинчук Н.М., Гришман З.М. Исследование и прогноз экосистемы Невской губы и Восточной части Финского залива методом имитационного моделирования // Физиология человека. 1992. 18(5). С. 131–135.
- Меншуткин В.В., Астраханцев Г.П., И.В. Писулин, Л.А. Руховец. Математическая модель для исследования реакции экосистемы Ладожского озера на изменение антропогенной нагрузки. Издание ассоциации ученых «Будущее Санкт-Петербурга». 1993.
- Меншуткин В.В. А.М.Малько, О.Н.Макаров, В.Н.Семенцов, М.М.Степанов, Т.М.Флоринская. Общая концепция организации потоков данных в едином программном комплексе «Невская Губа» // Критерии экологической безопасности. Материалы научно-практической конференции. 1994.
- Меншуткин В.В., О.Н.Макаров, В.Н.Коноплев. Интегрированная эко-информационная система большого города и прогнозирование экологических ситуаций // Критерии экологической безопасности. Материалы научно-практической конференции. 1994.
- Меншуткин В.В., Астраханцев Г.П., Н.Б.Егорова, Н.А.Петрова, И.В. Писулин, Л.А. Руховец. Моделирование современного состояния экосистемы Ладожского озера. Издание Санкт-Петербургского Экономико-математического института РАН. 1995.
- Меншуткин В.В., Жаков Л.А. Об имитационном моделировании озерных и речных ихтиоценозов // Первый съезд ихтиологов России. 1997.
- Меншуткин В.В., Фишер С. Модель растительно-почвенной экологической системы в горной части Карконош // Известия РАН, серия биологическая. 1999. Т. 6. С. 658–663.

- Меншуткин В.В., Клековски Р.З. Эколого-экономическая модель развития региона, основанная на экспертных оценках (на примере района Бешад) // Известия РАН, серия биологическая. 2001. 4. С. 507–512.
- Меншуткин В.В., Показеев К.В., Филатов Н.Н. Гидрофизика и экология озер. Том 2. Экология. Издание Московского Государственного Университета. 2004.
- Меншуткин В.В., Клековски Р.З. Экологическое моделирование на языке STELLA. Издательский дом Энергия. 2006. 160 с.
- Меншуткин В.В., Руховец Л.А., Флоринская Т.М., Худолей В.В., Чистобаев А.И. Индикаторы устойчивого развития для Санкт-Петербурга — инструмент для оценки социально-экономического развития города на период. 23–28 годы. СПб. 2006. 16 с.
- Меншуткин В.В., Наточин Ю.В. Сочетанная эволюция пищеварительной, кровеносной и выделительных систем. Модельное исследование // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2007. Т. 43, № 3, С. 279–285.
- Месарович М. Основания общей теории систем. Общая теория систем. М.: Мир. 1966. С. 15–48.
- Мешкова Т.М. Закономерности развития зоопланктона в озере Севан. АН АрмССР. 1975.
- Мигдал А.А. (ред.). Эксперимент на дисплее (первые шаги вычислительной физики). Наука. 1989.
- Минкина Н.И. Исследование методами математического моделирования движений планктонных копепоид с оценкой их энергетических затрат. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.б.н. 1982.
- Миркин Б.Г. Теоретические основы современной фитоценологии. Наука. 1985.
- Михайлов В.В. и др. Моделирование популяции севанского сига. Изд. Лен ВЦ. 1983.
- Моисеев Н.Н. Математика ставит эксперимент. Наука. 1979.
- Моисеев Н.Н. Судьба цивилизации. Путь разума. М. 1998.
- Моисеев Н.Н. Человек, среда, общество. Наука. 1982.
- Моисеев Н.Н., Александров В.В., Тарко А.М. Человек и биосфера. Опыт системного анализа и эксперименты с моделями. Наука. 1985.
- Моисеев П.А. (ред.). Биологические основы рыбного хозяйства и регулирование морского промысла тр. ВНИРО, т. 67. Пищевая промышленность. 1969.
- Молчанов А.М. (ред.). Математическое моделирование биологических процессов М.:Наука. 1979.
- Молчанов А.М. (ред.). Математическое моделирование сложных биологических систем. М.:Наука. 1988.
- Молчанов А.М. Возможная роль колебательных процессов в эволюции. Колебательные процессы в биологических и химических системах. Наука. 1966. С. 274–288.
- Молчанов А.М. Нелинейности в биологии. ПНЦ РАН. Пущино. 1992.
- Монин А.С., Озмидов Р.В. Океанская турбулентность. Л.:Гидрометеиздат. 1981. 320 с.
- Москаленко Ю.Е. Динамика кровенаполнения головного мозга в норме и при гравитационных нагрузках. Наука. Л. 1967.
- Москаленко Ю.Е., Меншуткин В.В., Кисляков Ю.Я. О применении принципа динамического программирования к изучению регуляции внутричерепного кровообращения // Физиологический журнал СССР, 1968, т.54, №8. С. 923–929.
- Муске Г.А. Исследование генетических структур популяции нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) // Биологические основы генетики и селекции. 1983. Наука. Л. С. 186–190.
- Мытник Н.А. Краткая история корабельных наук. Владивосток. Изд-во Дальневосточного университета. 2004. 197 с.
- Назаров Н.А., Демидов В.Н. Методы и результаты численного моделирования переноса неконсервативной примеси в речном потоке // Водные ресурсы. 2001. 28(1). С. 38–46.
- Налимов В.В. Вероятностная модель языка. Наука. 1974.
- Налимов В.В. Разбрасываю мысли. Прогресс-Традиция. М. 2000.
- Налимов В.В. Спонтанность сознания. Вероятностная теория смыслов и смысловая архитектура личности. 1989.
- Налимов В.В., Мульченко З.М. Наукометрия. Наука. М. 1969.
- Наточин Ю. В. Физико-химические доминанты физиологической эволюции: от протоклетки к человеку // Рос. физиолог. журн. им. И.М.Сеченова. 26. Т. 92, №1. С. 57–72.
- Наточин Ю.В. Роль ионов натрия как стимула в эволюции Клеток и многоклеточных животных // Палеонтологический Журнал, 25, т.92, С. 19–24.
- Наточин Ю.В., Ахмедов А.М. Физиологические и палеогеохимические аргументы новой гипотезы стимула эволюции эукариот и многоклеточных животных // Доклады РАН, 1990. т.4. С. 836–839.
- Наточин Ю.В., Краюшкина Л.С., Маслова М.Н., Соколова М.М., Бахтеева В.Т., Лаврова Е.А. Активность ферментов в жабрах и почках и эндокринные факторы, регуляции ионообмена у покатной и нерестующей нерки // Вопросы ихтиологии. 1975. Т.15. вып.1. с. 90.
- Наточин Ю.В., Меншуткин В.В. Проблемы эволюции функций в физиологии, экологии и технике // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1993, Т.29. С. 434–446.
- Наточин Ю.В., Меншуткин В.В., Черниговская Т.В. Общие черты эволюции функций гомеостатических и информационных систем // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1992. 28(5). С. 625–633.

- Наточин Ю.В., Меншуткин В.В., Черниговская Т.В. Общие черты эволюции функций гомеостатических и информационных систем // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1992. 28 (5), С. 625–633.
- Наточин Ю.В., Соколова М.М., Гусев Г.П., Шахматова Е.И., Лаврова Е.А. Взаимосвязь между реабсорбцией натрия и секреции магния в почке лососевых рыб // Доклады АН СССР, т.184. № 3. 1969.
- Недоступ Л.М. Чувствительность экологических моделей качества воды. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.ф.-м.н. 1983.
- Нейлор Т. Имитационные эксперименты с моделями экономических систем. М.Мир. 1975. 237 с.
- Нельсон Р.Р., Уинтер С.Дж. Эволюционная теория экономических изменений. М. «Дело». 2002. 536 с.
- Никаноров А.М. (ред). Математическое моделирование водных экосистем. Труды советско-американского симпозиума. Гидрометеиздат. 1981.
- Николаенко Н.Н., Меншуткин В.В. Сознание и электрическая активность мозга в процессе восстановления деятельности доминантного и недоминантного полушарий // Физиология человека. 1981. 7(2). С. 341–344.
- Николаенко Н.Н., Меншуткин В.В., Черниговская Т.В., Деглин В.Л. Функциональная специализация полушарий мозга человека и нейрофизиологические механизмы языковой компетенции // Доклады Академии наук СССР. 1982. 247(2). С. 499–502.
- Николаенко Н.Н., Нуллер Ю.Л. Клиническое и электроэнцефалографическое исследование действие лапонекса // Алкогольные и экзогенно-органические психозы. Л. Медицина. 1978. С. 272–280.
- Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. Наука. М. 1965.
- Овсянников Л.Л. Эколого-физиологические модели системы «ресурс-потребитель» и критерии оптимальности. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.ф.-м.н. 1985.
- Оганесян А.А., Руховец Л.А. Вариационно-разностные методы решения эллиптических уравнений. Изд. АН Армении. 1979.
- Огарков О.Б., Камалтынов Р.М., Беликов С.И., Щербаков Д.И. 1997. Филогенетические связи эндемичных байкальских амфипод (*Crustacea, Amphipoda*) установленные при помощи исследования нуклеотидных последовательностей цитохромной оксидазы // Молекулярная Биология, т. 31, №1, С. 24–29.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т.1- 328 с.; Т.2 — 376 с.
- Орбели Л. А. Основные задачи и методы эволюционной физиологии // Избранные труды. М.–Л., 1964.
- Основные направления политики Санкт-Петербурга в области охраны окружающей среды и обеспечения экологической безопасности с 23 по 27 год. СПб. 2002. 60 с.
- Островский В.И. Зависимость размерного распределения молоди от числа производителей красной (*Oncorhynchus nerka*) озера Дальнего // Биология моря, 1998. 24(4). С. 231–238.
- Охлопова А.Н. Течения Ладожского озера. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.г.н. 1965.
- Очков В.Ф., Рахаев М.А. Этюды на языках Qbasic, QuickBasic, Basic Compiler. Финансы и статистика. М. 1995. 366 с.
- Павельеева Е.Б. Начальные звенья продукционного процесса и их утилизация в оз. Дальнем. автореферат диссертации на соискание ученой степени д.б.н. 1974.
- Павлов А.М. Закономерности роста, энергетического обмена и питания личинок стрекоз. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.б.н. 1990.
- Пантин И.И. Волны и циклы социального развития. М.: Наука, 2004. 246 с.
- Парин В.В., Баевский Р.М. Введение в медицинскую кибернетику. М.: Медицина, 1966, с. 278.
- Перельмутер Ю.Н. Моделирование стратегии охраны поверхностных вод в городе (очистка сточных вод) // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1992. 14. С. 231–238.
- Першин Ж.А. (ред). Автоматизация экспериментальных физиологических исследований // ИнФиз. 1978.
- Петрова Н.А. Сукцессии фитопланктона при антропогенном эвтрофировании больших озер. Л. Наука. 1990. 200 с.
- Петрова Т.Н. Математические модели области научного исследования // Системные исследования. 1971. С. 57–74.
- Печуркин Н.С. Популяционная микробиология. Наука. 1978.
- Печуркин Н.С. Энергетические аспекты развития надорганизменных систем. Наука. 1982.
- Плюта В. Многомерный сравнительный анализ в экономических исследованиях (методы таксономии и факторного анализа). Статистика. М. 1980.
- Поддубный С.А., Сухова Э.В. О моделировании перемещений скоплений гидробионтов в водохранилищах // Водные ресурсы. 2000. 27(4). С. 457–465.
- Подлесных А.В., Пашенко С.В. Эффективность воспроизводства эпигенетических групп красной *Oncorhynchus nerka* в зависимости от плотности нерестового стада // Биология моря. 1997. 23(6). С. 322–327.
- Показеев К.В., Филатов Н.Н. Гидрофизика и экология озер. Том.1. Гидрофизика. 2002. Изд. МГУ. М. 276 с.
- Полетаев И.А. О математическом моделировании колебательных процессов // Колебательные процессы в биологических и химических системах. Наука. 1966. С. 289–291.
- Полищук Л.В. Анализ динамики численности и биомассы популяций ветвистоусых ракообразных. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.б.н. 1983.
- Полищук Л.В. Динамические характеристики популяций планктонных животных. Наука. 1986

- Полуектов Р.А., Вол И.А., Заславский Б.Г., Пых Ю.А., Фунтшал С.М. Базовая модель продуктивности агро-систем // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1983. Т.6. Л.: Гидрометеиздат. С. 189–201.
- Полуектов Р.А. Динамические модели агросистем. Гидрометеиздат. 1991.
- Поляк Ю.Г. Вероятностное моделирование на электронных вычислительных машинах // Советское Радио. 1971. № 1 С. 971.
- Пономарев В.А. Корабельная архитектура и теория корабля. М.:Гострансиздат. 1932. 145 с.
- Постон Т., Стевард И. Теория катастроф и ее приложения. Мир. М 1980.
- Преображенский В.С. Беседы о современной физической географии. Наука. 1972.
- Пригожин И.Р., Стенгерс И. Порядок и хаос. Новый диалог человека с природой. Мир. М. 1986.
- Приходько Т.И. Исследование продукционного процесса популяций и сообществ пресноводного зоопланктона методом математического моделирования. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.б.н. 1975.
- Приц А.К. Принцип стационарных состояний открытых систем и динамика популяций. КалГУ. 1974.
- Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. Пер. с англ., М., 1967.
- Пугачев В.С. Теория случайных функций и ее применение к задачам автоматического управления. М.: Физматгиз, 1960.
- Путилов В.А., Горохов А.В. Системная динамика регионального развития. 2002. Мурманск НИЦ «Пазори». 306 с.
- Разоренов Г.И. Выбор масштабов при моделировании. Советское Радио. 1973.
- Райбман Н.С. Что такое идентификация? Наука. 1979.
- Райфа Г. Анализ решений: введение в проблему выбора в условиях неопределенности. Наука. 1977.
- Ратнер В.А. Шамин В.В. Сайзеры: моделирование фундаментальных особенностей молекулярно-биологической организации. Соответствие общих свойств и конструктивных особенностей коллективов макромолекул // Журнал общей биологии. 1983. Т.44. 1.С. 51–61.
- Редько В.Г. Адаптивный сайзер // Биофизика. 1990.Т.35. Вып.6. С. 17–1011.
- Редько В.Г. Моделирование когнитивной эволюции — естественный путь к искусственному интеллекту // Новости Искусственного Интеллекта. 2001.
- Редько В.Г. Оценка скорости эволюции в моделях Эйгена и Куна // Биофизика. 1986. Т. 31. N.3. С. 511–516.
- Редько В.Г. Спиновые стекла и эволюция // Биофизика. 1990. Т.35. Вып.5. С. 831–834.
- Редько В.Г. Эволюция, нейронные сети, интеллект. Модели и концепции эволюционной кибернетики. М. Наука. 2005.
- Решетников Ю.С., Суханов В.В., Стерлигов А.В. Математическая модель питомника молоди сиговых рыб. Наука. 1990.
- Рикун А.Д., Черняев Ф.М., Ширяк И.М. Методы математического моделирования и оптимизации водохозяйственных систем промышленных регионов. Наука. 1991.
- Розен Р. Принцип оптимальности в биологии. Мир. 1969.
- Розенберг Г.С., Смелянский Н.Э. Экологический маятник (смена парадигм в современной экологии) // Журнал общей биологии. 1997. 58(1). С. 5–25.
- Розенберг Г.С., Шитиков В.Е., Брусиловский П.М. Экологическое прогнозирование. Институт экологии Волжского бассейна. 1994.
- Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С. Что такое математическая биофизика? // Кинетические модели в биофизике. Просвещение. 1971.
- Рудяков Ю.А. Динамика вертикального распределения пелагических животных. Наука. 1986.
- Руховец Л.А. (рук.). Математические модели для использования экономических механизмов в задачах сохранения водных ресурсов больших озер. (часть 1).Изд. СПб ЭМИ. 2000.
- Руховец Л.А. (рук.). Математические модели для использования экономических механизмов в задачах сохранения водных ресурсов больших озер. (часть 2). Изд. СПб ЭМИ РАН. 2000.
- Руховец Л.А.(рук.). Математические модели для использования экономических механизмов в задачах сохранения водных ресурсов больших озер. (часть 3). Изд. СПб ЭМИ. 2001.
- Рюмина Е.В. Анализ эколого-экономических взаимодействий. Наука. М. 2000.
- Саати Т. Математические методы исследования операций. Воениздат. 1963.
- Садовский А.А. О динамическом понимании биологической продуктивности и некоторых связанных с этим проблемах // Вопросы биологической продуктивности внутренних водоемов Грузии. 1969.
- Свидерский В.Л. Полет насекомого. Наука. 1980.
- Свирижев Ю.М. (ред.). Математические модели водных экосистем. ВЦ АН СССР. 1984.
- Свирижев Ю.М., Елизаров Е.Я. Математическое моделирование биологической систем // Проблемы космической биологии. 1972. 20 с.
- Севастьянов Г.А. Основы структурной гистологии. Пространственная организация эпителия. Наука. 2005.
- Северцев А.Н. Морфологические регуляторы эволюции. 1939. М. Изд. АН СССР.

- Селютин В.В. Математическое моделирование структуры и кинетики озерного биотического круговорота. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.ф.-м.н. 1986.
- Семенов М.А. Теркель Д.А. Об эволюции механизмов изменчивости посредством косвенного отбора // Журнал общей биологии. 1985. Т. 46. N.2. С. 271–277.
- Семенов С.М. Динамика и структура биоценозов. Автореферат диссертации на соискание ученой степени д.ф.-м.н. 1984.
- Серавин Л.Н., Гудков А.В. Амебообразные свойства клеток в процессе раннего морфогенеза и природа ранних предшественников многоклеточных // Журнал общей биологии, 25, т.66. № 5. С. 212–223.
- Сергеев Ю.Н. (ред.) Математическое моделирование морских экологических систем. Изд. ЛГУ. 1977.
- Сергеева В.Н. И др. Единая информационно-поисковая система знаний о Байкале // Сибирский экологический журнал. 1998. В. 5. С. 459–65.
- Серпокрылов Н.С. Биотехнологические и физико-химические основы микробной очистки вод от неорганических кислородосодержащих анионов. Автореферат диссертации на соискание ученой степени д.т.н. 1989.
- Сешу С., Рид М.Б. Линейные графы и электрические сети. Высшая школа. 1971.
- Сизова И.В. Течения Японского моря. // Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. под ред. В.Н.Степанова. Изд-во АН СССР. М. 1961
- Силев Е.А., Стом Д.И. Модели экосистем в гидробиологии. Изд. Иркутского Университета. 1992.
- Слепухина Т.Д., М.А. Барбашова, Г.Ф., Г.Ф. Расплетина. Многолетние сукцессии и флуктуации макрозообентоса // Ладожское озеро. Мониторинг, исследование современного состояния и проблемы управления Ладожским озером и другими большими озерами. 2000. Петрозаводск. С.249–255
- Смирнов Ю.А., Криксунов Е.А. и др. Имитационное моделирование в решении задач прогнозирования состояния запасов и оптимизации промысла рыб. Петрозаводск. Изд. Кар. Филиала АН. 1987.
- Снапелев Ю.М., Старосельский В.А. Моделирование управления в сложных системах. Советское Радио. 1974.
- Советов Б.Я., Яковлев С.А. Моделирование систем. Высшая школа. 1985.
- Сойер У. Путь в современную математику. Мир. 1972.
- Сойфер В. Арифметика наследственности. Детская литература. 1970.
- Сокольников В.М. (ред.). Течения и диффузия вод Байкала. Наука. 1970.
- Солодов А.В. Теория информации и ее применение к задачам автоматического управления и контроля. Наука. 1967.
- Солодовников В.В. (ред.). Аналитические самонастраивающиеся системы автоматического управления. Машиностроение. 1965.
- Сорокин Ю.И. Вертикальная структура и продукция сообщества микропланктона в Японском море в летний период // Океанология т.14, вып. 2. 1974.
- Спирин А.С. Биосинтез белков, мир РНК и происхождение жизни // Вестник РАН. 21. т. 71. С. 320–328.
- Спрент П. Как обращаться с цифрами или статистика в действии. Высшая школа. 1983.
- Стефанюк В.Л. (ред.). Реальность и прогнозы искусственного интеллекта. Мир. 1987.
- Суханов В.В. Математическое моделирование популяции красной. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.б.н. 1975.
- Суханов В.В. Моделирование стационарной полифагии // Вопросы ихтиологии. 1988. т. 28. Вып 5. С. 790–801.
- Суханов В.В. Моделирование стохастического роста организмов. Автореферат диссертации на соискание ученой степени д.б.н. 1990.
- Суханов В.В. Расчет температурно-пищевых условий среды, критических для выживания молоди // Вопросы ихтиологии. 1989. т.29. в. 1. С. 120–128.
- Суханов В.В. Резонансы в колебаниях популяционной численности // Журнал общей биологии. 1997. Т. 58. С. 5–25.
- Сущеня Л.М. Интенсивность дыхания ракообразных. Наукова Думка. 1972.
- Талиев Д.Н. Бычки-подкаменщики Байкала (Cotteidei). 1955. М.:Изд. АН СССР.
- Тахтаджан А.Л. Тектология: история и проблемы // Системные исследования. С. 2–277. 1971.
- Тахтеев В.В. Очерки о бокоплавах оз. Байкал (систематика, сравнительная экология, эволюция). 2000. Изд. ИГУ. Иркутск.
- Тахтеев В.В., Механикова И.В., Говорухина Е.Б. Экологические механизмы эндемичной эволюции бокоплавов (Crustacea, Amphipoda) озера Байкал // Сибирский экологический журнал. 2003. 3. С. 305–310.
- Тейар-де-Шарден П. Феномен человека. М. Мир. 1989. 240 с.
- Тендряков С. Покушение на миражи // Новый Мир. 1987 № 4, С. 76–77.
- Теоретические проблемы экологии и эволюции. Вторые Люблинские чтения. (Ред: Розенберг Г.С.). 1995. Интер-Волга. Тольятти, С. 67–72.
- Терентьев П.В. (ред.). Применение математических методов в биологии. ЛГУ. 1964.
- Терехин А.Т., Будилова Е.В. Эволюция жизненного цикла: модели, основанные на оптимизации распределения энергии // Журнал общей биологии. 2001. 62(4). С. 286–295.

- Тержевик А.Ю. Формирование гидрофизических полей в Ладожском озере. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.т.н. 1991.
- Тихомиров А.И. Термика крупных озер. Наука Л. 1982. 232 с.
- Ткаченко П.Н. и др. Математические модели боевых действий. Советское Радио. 1969.
- Толкунов В.Ф., Меншуткин В.В. Реакция модельной нейронной сети со стохастическими связями на изменение частотной и интервальной структуры входного сигнала // Биофизика. 1995. т.30.6. С. 1335–1341.
- Толмазин Д. Океан в движении. Тайны океанских течений. Л.: Гидрометеиздат. 1976.
- Тоффоли Т., Марголус Н. Машины клеточных автоматов. Мир. М. 1991. 280 с.
- Трауготт Н.Н., Кайданова С.М., Меерсон Я.А. О роли теменных областей мозга человека в анализе и синтезе сложных раздражителей // Журнал высшей нервной деятельности. 1973. т.23. С. 697–702.
- Третьяков В.Ю. Имитационное моделирование водно-пойменной экологической системы озера Ильмень. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.г.н. 1994.
- Турчин В.Ф. Феномен науки. Кибернетический подход к эволюции. М. Наука. 1993.
- Тутубалин В.Н., Барбашева Ю.М., Григорян А.А., Девятков Г.И. Математическое моделирование в экологии: историко-методический анализ. Языки русской культуры. 1999.
- Тэрано Т., Асаи К., Сугеено М. (ред.). Прикладные нечеткие системы. Мир. 1993.
- Уголев А.М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций: элементы современного функционализма. Л. Наука. 1985.
- Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М. Мир. 1975.
- Умнов А.А. Изучение стабильности экосистем при помощи их математических моделей // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий. Труды ЗИН. 1997. С. 303–310.
- Умнов А.А. Математическое моделирование биотических потоков вещества и энергии в водных экосистемах. Наука. 1992.
- Умнов А.А. Математическое моделирование биотических потоков вещества и энергии в водных экосистемах. Автореферат диссертации на соискание ученой степени д.б.н. 1988.
- Умнов А.А. Модификация модели Фолленвейдера для изучения реакции водных масс на фосфорную нагрузку // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий. Труды ЗИН. 1997. С. 229–303.
- Умнов А.А. Роль фитопланктона в процессе самоочищения загрязненных вод (математическое моделирование). Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.б.н. 1974.
- Утеуш Э.В., Утеуш З.В. Введение в кибернетическое моделирование. Энергия. 1971.
- Фельдман Дж. А. Сетевые модели // Реальность и прогнозы искусственного интеллекта. Мир. 1987. С. 137–147.
- Филатов Н.Н. Гидродинамика озер. СПб. Наука. 1991. 191 с.
- Филатов Н.Н. Динамика озер. Л. Гидрометеиздат. 1983. 166 с.
- Флейшман Б.С. Основы системологии. М.: Радио и связь. 1987.
- Фон Нейман Дж. Теория самовоспроизводящихся автоматов. Мир. 1971.
- Форд Л., Фалкерсон Д. Потоки в сетях. Мир. 1966.
- Форель Ф.А. Руководство по озероведению (Общая лимнология). СПб. 1912. 196 с.
- Форрестер Дж. Динамика развития города. Прогресс. 1986.
- Форрестер Дж. Мировая динамика. Наука. 1978.
- Форрестер Дж. Основы кибернетики предприятия (Индустриальная динамика). Прогресс. 1971.
- Фостер Дж. Обработка списков. Мир. 1974.
- Фрисман Е.Я (ред.). Исследования по математической популяционной биологии. Изд. ДВНЦ АН. 1986.
- Фрисман Е.Я и др. Математическое моделирование динамики численности северного морского котика и оптимальное управление котиковым хозяйством. Изд. ДВНЦАН. 1985.
- Фурсова П.В., Левич А.П., Алексеев В.А. Экстремальные принципы в математической биологии // Успехи современной биологии. 2003. 123(2). С. 115–137.
- Хазов А.Р. Анализ гидробиологических данных и его программная реализация. Петрозаводск. Карельский научный центр РАН. 2000.
- Хакен Г., Хакен-Крель М. Тайны восприятия. Синергетика как ключ к мозгу. Институт компьютерных исследований. 2002.
- Хамби Э. Программирование таблиц решений. Мир. 1976.
- Харари Ф. Теория графов. Мир. 1973.
- Харбух Дж., Бонэм-Картер Г. Моделирование на ЭВМ в геологии. Мир. 1974.
- Хигман Б. Сравнительное изучение языков программирования. Мир. 1974.
- Хирота К. Теория нечетких множеств // Прикладные нечеткие системы. Мир. М. 1993. С. 18–63.
- Хлеброс Р.Г. Социально-экономическая оценка экологических объектов. М. 1990.
- Холл А. Опыт методологии для системотехники. Советское Радио. 1975.
- Хургин Я.И. Да, нет или может быть. Наука. 1977.

- Цветова Е. А. Математическое моделирование циркуляций вод озера // Течения в Байкале. — Новосибирск: Наука, 1977. С. 63–81.
- Цейтлин В.Б. Энергетика глубоководных пелагических сообществ. Наука. 1986.
- Цетлин М.Л. Исследования по теории автоматов и моделированию биологических систем. Наука. 1969.
- Цхай А.А. Модель регионального управления качеством воды в речном бассейне // Водные ресурсы. 1997. 24(5). С. 135–161.
- Цхай А.А. Мониторинг и управление качеством вод речного бассейна: модели и информационные системы. Автореферат диссертации на соискание ученой степени д.т.н. 1996.
- Цхай А.А., Агейков В.Ю. Математическое моделирование процессов трансформации соединений азота и фосфора и изменения кислородного режима в водохранилищах // Водные ресурсы. 1997. 24(6). С. 718–728.
- Чайковский Ю.В. Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. КМК. М. 2006. 712 с.
- Чайковский Ю.В. Некоторые проблемы дарвинизма и возможности машинного моделирования // Журнал общей биологии. 1972. 33(3). С. 347–358.
- Черепанов О.А. Роль трофического взаимодействия «хищник-жертва» в формировании видовой разнообразия и устойчивости биогеоценозов. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.ф.-м.н. 1978.
- Черепанов О.А., Ковров Б.Г. Стабильность сообщества «конкурирующие хищник-жертва» и роль в нем трофической адаптации хищников. Ин-т физики. М. 1978.
- Черкашин А.К. Динамическая модель сукцессии пихтовой тайги // Модели природных систем. Под ред. В.Гурман, И.Дружинин. Новосибирск. 1978. С. 96–100.
- Чиберкус В.И. Разработка и исследование методов самоорганизации моделей для двухуровневого управления водоохранными комплексами. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.т.н. 1982.
- Шадрин Н.В. Влияние температуры и условий питания на динамику популяций копепод. Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.б.н. 1982.
- Шапиро А.П.(ред.). Моделирование биологических сообществ. Изд. ДВНЦ АН. 1975.
- Шаповалов В.Ф. Основы философии. М.:Вагирус. 1999.
- Шаракшанэ А.С., Железнов И.Г., Иваницкий В.А. Сложные системы. М.: Высшая школа, 1977. 248 с.
- Шаракшанэ А.С., Железнов И.Г. Испытания сложных систем. Высшая школа. 1974.
- Шенк Р. Обработка концептуальной информации. Энергия. 1980.
- Шеннон Р. Имитационное моделирование систем — искусство и наука. Мир. 1978.
- Шилейко А.В. Цифровые модели. Энергия. 1964.
- Ширкова Е.Э., Ширков Э.И. Имитационная модель динамики численности и биологического разнообразия тихоокеанских лососей // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы научной конференции. 2000. С. 98 –104.
- Ширшов А.П. История военного кораблестроения. Л.: Военмориздат. 1940.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидрoэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
- Сиханович Ю.А. Введение в современную математику. Наука. 1965.
- Шмидт-Ниельсен К. Как работает организм животного? Мир. 1976.
- Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? Мир. 1987.
- Шноль С.Э. Физико-химические факторы биологической эволюции. Наука. 1979.
- Шорников Б.С. Классификация и диагностика в биологическом эксперименте. Наука. 1979.
- Штофф А.А. Моделирование и философия. Наука. 1966.
- Шуйский В.Ф. Закономерности лимитирования пресноводного макробентоса экологическими факторами. ЗИН. Автореферат диссертации на соискание ученой степени д.б.н. 1997.
- Экерт Р., Ранделл Д. Аугустин Г. Физиология животных: механизмы и адаптация. М. Мир. 1992.
- Эфрон Б. Нетрадиционные методы многомерного статистического анализа. Финансы и статистика. 1988.
- Юдин Д.Б., Юдин А.Д. Число и мысль. Математики изучают сложность. Знание. 1985.
- Юдович Ю.Б. и др. Методика прогнозирования вылова рыбы в озерах, реках и водохранилищах. ВНИПРХ. 1980.
- Юрочко Е.С. Математическая модель для изучения взаимоотношений типа «хищник-жертва» // Доклады АН БССР. 1966. 11. С. 345–350.
- Яблоков А.В. Популяционная биология. Высшая школа. 1987.
- Яковец Ю.В. О разработке глобальной многомерной межкультурной модели и геокультурного атласа. Изд. РАГС. 2002.
- Яковлев Е.И. Машинная имитация. М. Наука. 1975.

- Aagren G. I., Bosatta E. Theory and model or art and technology in ecology // *Ecological Modelling*. 1990. 50(1-3): 213–220.
- Aagren, G.I., McMurtrie R. E, Parton W. J., Pastor J. Shugart H. H. State-of-the-art of models of production-decomposition linkages in conifer and grassland ecosystems // *Ecol. Application*. 1991. 1 (2): 118–138.
- Aaviksoo K. Simulating vegetation dynamics and land use in mire landscape using Markov model // *Landscape & Urban Planning*. 1995. 31(1):129–142.
- Abel D.E., Niven B.S. Application of a formal specification language to animal ecology. 1. Environment // *Ecological Modelling*. 1990. 50 (1-3): 205–212.
- Aber J., D, P. Reich B.M., Goulden L. Extrapolating leaf CO₂ exchanging to the canopy: a generalized model of forest photosynthesis compared with measurements // *Oecologia*. 1996. 106: 257–265.
- Aber J., D, S. Ollinger V., C. Driscoll T. Modeling nitrogen saturation in forest ecosystems in response to land use atmosphere deposition // *Ecological Modelling*. 1997. 101: 61–78.
- Abrams P. A. Optimal traits when there are several costs: The interaction of mortality and energy costs in determining foraging behavior // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1993. 4: 246–253.
- Abundo M.A stochastic model for predator-prey systems: Basic properties, stability and computer simulation // *J. Math. Biol*. 1991. 29: 495–511.
- Acevedo M., F, D. Urban L,H. Shugart H. Models of forest dynamics based on roles three species // *Ecological Modelling*. 1996.87: 267–284.
- Acock B., Reynold J. Introduction: modularity in plant models // *Ecological Modelling*. 1997: 94–96.
- Adams, J. The definition and interpretation of guild structure in ecological communities // *Journal of Animal Ecology* 1985.54 (1): 43–59.
- Adiki, S, R. Braddock D,C. Rose W. Modelling the effect of varying soil water on root growth dynamics of annual corps // *Plant and Soil*. 1996. 185:125–135.
- Agren G., I. Bosatta,E. Theoretical analysis of the long-term dynamics of carbon and nitrogen in soil // *Ecology*. 1987. 68: 1181–1189.
- Aikman D.P. Individual-based approach to plant growth and competition // Uchmanski J. (ed.) *Individual-Based Approach in Ecology*. Polish Academy of Sciences, Warsaw. 1996: 4–14.
- Albrecht K.F. Problems of modelling and forecasting on the basis of phenomenological investigations // *Ecological Modelling*. 1992. 63: 45–69.
- Alexander S., E. Roughgarden J. Larval transport and population dynamics of intertidal barnacles: a coupled benthos oceanic model // *Ecological Monographs*. 1996. 66: 259–275.
- Allen K.R. Relation between production and biomass // *J. Fish. Res. Bd. Canada*. 1971. 28: 1573–1581.
- Allen K.R. Same methods for estimating exploited populations // *J. Fish. Res. Bd. Canada*. 1966. 23(10): 1553–1574.
- Allen, T. F. H. Hierarchical complexity in ecology: A non-Euclidean conception of the data space // *VEGETATIO*. 1987. 69 (1–3): 17–25.
- Alonso D., Sole R.V. The DivGame Simulator: a stochastic cellular automata model of rainforest dynamics // *Ecological Modelling*, 2000, 133(1–2), 131–141.
- Altunkaynak A., Ozen M., Cakmakc M. Fuzzy logic modelling of the dissolved oxygen fluctuation in Golden Horn // *Ecological Modelling*. 2004. 189 (3–4): 436–446.
- Alvarez-Buylla E., Slatkin R. M. Finding confidence limits on population growth rates // *Trends in Ecology and Evolution*. 1991. 6(7): 221–224.
- Andersen J.T. The effect of seasonal variability on the germination and vertical transport of a cist forming dinnoflagellate, *Gymnodinium sp.* In Chesapeake Bay // *Ecological Modelling*. 1998. 112(2–3): 85–109.
- Andersen K.P., Lassen H., Ursin E. A Multispecies extension of the Beverton & Holt assessment model, with account of primary production // *ICEC*. 1973.
- Anderson T.R. and P.Williams J. Modelling the Seasonal Cycle of Dissolved Organic Carbon at Station E1 in English Channel // *Estuarine Coastal and Shelf Sciences*. 1998.46: 93-109.
- Anderson M. G. A long-term model for plant disease host-pathogen simulation // *Ecological Modelling*. 1983. 20: 201–222.
- Andrews G. F. Bioprocess optimization and control: Application of hybrid modelling (Schubert et al. *J. Biotechnol.* 35 (1994) 51–68) // *Biotechnology and Bioengineering* 1995. 42 (3): 281–284.
- Angenlini R., Petrere M. A model for plankton system of the Broa reservoir, Sao Carlo, Brazil // *Ecological Modelling*. 2000. 126 (2–3): 131–137.
- Anh. V., Lunney. K., Peiris S. Stochastic model for characterization and prediction of time series with long-range dependence and fractality // *Environmental Modelling Software*. 1998. 12: 67–73.
- Annan J. D. Modelling under uncertainty: Monte Carlo methods for temporally varying parameters // *Ecological Modelling*, 136 (2–3): 297–302.
- Anten N. P. Modelling conopy photosynthesis using parameters determined from non-destructive measurements // *Ecological Research (Japan)*. 1997. 12: 77–80.

- Apeldoorn R., Knaapen C. J., Schipper P.P., Verboom J., Engen H., Meenwsen H. Applying ecological knowledge in landscape planning: a simulation model as a tool of evaluate scenarios for the badger in Netherlands // *Landscape and Urban Planning*. 1998.41: 57–69.
- Arrouays D., Balesdent J., Mariotti A., Girardin C. Modelling organic carbon turnover in cleared temperate forest soil conerad to maize cropping by use C13 natural abundance // *PLANT and SOIL*. 1995. 173 (2): 191–196.
- Asaeda T., Duong Hong Son A model of the development of periphyton community: resource and flow dynamics // *Ecological Modelling*. 2001. 137(1): 61–75.
- Astrakhantsev G.P., Menshutkin V.V., T.R. Minina, V.N. Poloskov, N.A. Petrova, L.A. Rukhovets Development of Lake Ladoga Ecosystem Models: Modelling the Phytoplankton Succession in the Eutrophication Process // *Ecological Modelling*. 2002. 165(1): 49–77.
- Astrakhantsev G.P., Menshutkin V.V., N. B. Yegorova, T.A. Simo, N.A. Petrova, L.A. Rukhovets. Mathematical modelling the evolution a current conditions of Ladoga Lake Ecosystem // *Ecological Modelling*. 1998. 107(1): 11–24.
- Astrakhantsev G.P., Menshutkin V.V., N. B. Yegorova, T.A. Simom, N.A. Petrova, L.A. Rukhovets. Mathematical model for the ecosystem response of Lake Ladoga // *Hydrobiologia*. 1996. 322: 153–157.
- Astrakhantsev G.P., Menshutkin V.V., N.B. Yegorova, T.A. Simo, N.A. Petrova, L.A. Rukhovets. Mathematical modeling of the ecosystem change and present conditions in Lake Ladoga // *Proc. of the Second International Lake Ladoga Symposium*. 1997.
- Atherton D.P., P.Borne (editors.). *Advances in systems, control and information engineering. Concise encyclopedia of modelling and simulation*. Pergamon, Oxford, UK. 1992.
- Atkinson G., Dubourg R., Hamilton K., Munasnghe M., Pearce D., Young C. Measuring sustainable development macroeconomics and the environment // *CSERGE*. 1997. 252 p.
- Atkinson M.D., Peterman R.M., Lapointe M.F., Gillis D.M., Korman J. Alternative models of climate effects on sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) productivity in Bristol Bay, Alaska and the Fraser River, British Columbia // *Fishery and Oceanography*, 1996. 5(3-4): 137–152.
- Attwood C. G., Bennett B. A. Modelling the effect of marine reserves on the recreational shore-fishery of the south-western Cape, South Africa // *South African Journal of Marine Science* 1995. 16: 227–240.
- Auer M.T., Kieser M.S., Canale R. P. Identification of critical nutrient levels thought verification of models for phosphorus and phytoplankton growth // *Canadian. Journal Fish. Aquat. Sci.* 1986. 43: 379–388.
- Auer M.T., Canale R. P. Mathematical modelling of primary production in Green Bay (Lake Michigan, USA), a phosphorus and light-limit system // *Hydrobiological Bulletin*. 1980. 20: 195–211.
- Austin, M.P., Meyers J.A. Current approaches to modelling the environmental niche of eucalypts: implication for management of forest biodiversity // *Forest Ecology and Management* 1996. 85(1–3): 95–106.
- Aylward, B., Barbier E.B. Valuing environmental functions in developing countries // *Biodiversity Conserv.* 1992. 1 (1): 34–50
- Bacher C. Capacite trophique du bassin de Marennes-Oleron: Couplage d'un modele de transport particulaire et d'un modele de croissance de l'huître *Crassostrea gigas* [Trophic capacity of the Bay of Marennes-Olerons: Coupling a model of particulate matter transport with a model of *Crassostrea gigas* growth] // *Aquat. Living Resour.* 1989. 2: 199–214.
- Bacher C., Heral M., Deslous-Paoli J.M., Razet D. Modele energetique uniboite de la croissance des huitres (*Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oleron [Unidimensional energetic model of oyster (*Crassostrea gigas*) in Marennes-Oleron Basin] // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1991. 48: 391–404.
- Bakema A., deBoer H.K., Brant F.L., Kok C.R., Meijer M.R., VanMinner C. J. A concise simulation system for environmental policy analysis // *Ecological Modelling*. 1994. 75/76: 553–561.
- Baker B. D. Landscape pattern, spatial behavior and a dynamic state variable model // *Ecological Modelling*. 1996. 89: 147–160.
- Baker W. L. A review of models of landscape change // *Landscape Ecology* 1989. 2 (2): 111–33.
- Bakule L., Straškraba M. On structural control strategies in aquatic ecosystems // *Ecological Modelling*. 1987. 39(1–2):171–180.
- Balzter H., Braun P., Kohler W. Cellular automata model for vegetation dynamics // *Ecological Modelling*. 1998. 107(1): 113–125.
- Banabdellah B., Albrect K.F., Pomaz V.L., Denisenko E.A, Logofet D.O. Markov chain models for forest succession in the Erzgebirge, Germany // *Ecological Modelling*. 23. 159 (2–3): 145–160.
- Band L. E., D. L. Peterson, S. W. Running, J. Coughlan, R. Lammers, J. Dungan, R. Nemani. Forest ecosystem processes at the watershed scale: Basis for distributed simulation // *Ecological Modelling*. 1991. 56 (1–4): 171–196.
- Barahona-Fernandes M.H. Daily food intake of reared larvae of the European seabass (*Dicentrarchus labrax* L.) statistical analysis and modeling // *Rapports et Proces-Verbaux des Reunions Conseil International pour l'Exploration de la Mer*. 1981.178: 41–44.

- Barak P., J. A. E. Molina, A. Hadas, C. E. Clapp. Optimization of an ecological model with the Marquardt algorithm // *Ecological Modelling*. 1990.51 (3–4): 251–263.
- Bardossy A. The use of fuzzy rules for description of elements of hydrological cycle // *Ecological Modelling*. 1996. 85(1): 59–65.
- Baretta J. W., Ebenhoeh W., Ruurdij P. The European Regional Seas Ecosystem Model, a complex marine ecosystem model // *Netherlands Journal of Sea Research*. 1995. 33 (3–4): 233–246.
- Baretta J., W. P. Ruardy, H. Vested J., J. Baretta-Bekker C. Eutrophication modelling of North Sea: two different approach // *Ecological Modelling*. 1994. 75/74: 471–483.
- Barreto L.S. SPES--a simulator for pure even-aged self-thinned stands // *Ecological Modelling*. 1991. 54: 127–132.
- Bartell S. M., J. E. Breck, R. H. Gardner, A. L. Brenkert. Individual parameter perturbation and error analysis of fish bioenergetics models // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1986. 43: 160–168.
- Bascompte J., Sole R.V. Rethinking complexity: Modelling spatiotemporal dynamics in ecology // *Trends in Ecology and Evolution*. 1995.10 (9): 361–366.
- Bastianioni S., Marchetti N. Energy // Exergy ratio as a measure of level of organization of systems // *Ecological Modelling*. 1997. 99: 33–40.
- Batchelder H. P., Miller C.B. Life history and population dynamics of *Metridia pacifica*: Results from simulation modelling // *Ecological Modelling*. 1989. 48 (1–2): 113–136.
- Begon M. Abuses of mathematical techniques in Ecology: Applications of Jolly's capture-recapture method // *Oikos*. 1983.40 (1): 155–157.
- Bendoricchio G., Coffaro G., DeMarchi C. A trophic model for *Ulva rigida* in the Lagoon of Venice // *Ecological Modelling*. 1994. 75/76: 485–496.
- Bendoricchio, G., Jorgensen E. Exergy as goal function of ecosystem dynamic // *Ecological Modelling*. 1997. 102: 5–15.
- Benndorf J., Recknel F. Problems of application of the ecological model (SALMO) to lakes and reservoirs having various trophic state // *Ecological Modelling*. 1982. 17: 139–145.
- Benton M. J. Models for the diversification of life // *Trends in Ecology and Evolution*. 1997. 12: 490–495.
- Berendse F. The effect of grazing on the outcome of competition between plant species with different nutrient requirements // *Oikos*. 1985. vol. 44, no. 1. P. 35–39.
- Berryman A. A. Stabilization or regulation: What it all means! // *Oecologia*. 1991. 86(1): 140–143.
- Berryman A. A. The origins and evolution of predator-prey theory // *Ecology*. 1992. 73: 1530–1535.
- Best E. P. A preliminary model for growth of *Ceratophyllum demersum* L // *Verh. Intern. Verein. Limnol*. 1981: 1484–1491.
- Beverton R.J., Holt S.J. On the dynamics of exploited fish populations. 1957.
- Bierman V. J., Dolan D. M. Modelling of phytoplankton-nutrient dynamics in Saginaw Bay, Lake Guron // *Journal of Great Lakes Research*. 1981.7: 409–439.
- Bierman V. J., Verhoff F. H., Poulsen T.L., Tenney M. W. Multinutrient dynamic model of algal growth and species competition in eutrophic lakes // *Modelling eutrophication process*. 1973:89–109.
- Billen G. The Seine hydrosystem functioning as determinate by human activity in the watershed // *C.R. Acad. France*. 2001. 87(1): 85–98.
- Blackford J. C. Radford P.J. A structure and methodology for marine ecosystem modelling // *Netherlands Journal of Sea Research*. 1995. 33(3-4): 247–260.
- Blackwell P. G. Random diffusion models for animal movement // *Ecological Modelling*. 1997. 1: 87–102.
- Blaine T.W., DeAngeles D.E. The interaction of spatial scale and predator-prey functional response // *Ecological Modelling*. 1997. 95: 319–328.
- Bobek B. A model for optimization of roe deer management in central Europe // *Journal of Wildlife Management*. 1980. 44: 837–848.
- Bobek B., Kosobucka M. Modelling of the population dynamics and structure of red deer (*Cervus elaphus* L.) South-Eastern Poland // *Proceeding 17th Congress IUGB, Brussel*. 1985: 173–180.
- Bock W., Salski A. A fuzzy knowledge-based model of population dynamics of Yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) in beech forest // *Ecological Modelling*. 1998. 108:155–61.
- Bockstael N., Constanza R., Strandl., Boyton W., Btl R., Wagner L. Ecological economic modelling and validation of ecosystems // *Ecological Economy*. 1995. 14:143–159.
- Bonan G. B. A computer model of the solar radiation, soil moisture, and soil thermal regimes in boreal forests // *Ecological Modelling*. 1989. 45(4): 275–306.
- Boone J. L., Wiegert R. G. Modeling deer herd management: Sterilization is a viable option // *Ecological Modelling*. 1994.72 (3–4): 175–186.
- Borgia G., Blick J. Sexual Competition and the Evolution of Hermaphroditism // *Journal of Theoretical Biology*. 1981. 89: 523–532.
- Boroski B. B., Barrett R.H., Timossi C., Kie J.G. Modelling habitat suitability for black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*) in heterogeneous landscapes // *Forest Ecology and Management*. 1996. 88(1–2). P. 157–165.

- Boryslawski Z. R., E. Krusinska. Fuzzy linguistics concept in redescription of vegetation data // COENOSIS. 1989. 4 (3): 169–173.
- Bosatta E. Acidification and release of nutrients from organic matter — A model analysis // Oecologia. 1982. 55 (1): 30–33.
- Bossel H. Modelling and Simulation. Peters, Wellesley, USA. 1994.
- Bossel H. Modelling forest dynamics: Moving from description to explanations // Forest Ecology and Management. 1991. 42: 129–143.
- Bossel H., Schaefer. H. Generic simulation model of forest growth, carbon and nitrogen dynamics, and application to tropical acacia and European spruce // Ecological Modelling. 1989. 48 (3–4): 221–265.
- Bosserman R.W., Rong Y. Two fuzzy set models for comprehensive environmental decision making // J. Environmet. Management. 1987. 25(2): 167–180.
- Botkin D. B. Forest Dynamics in Ecological Model. Oxford Univ. Press, Oxford, New York. 1993.
- Botkin D. B., Janak J.F., Wallis J.R. Some ecological consequences of a computer model of forest growth // Journal of Ecology. 1972. 60: 849–872.
- Botterweg, P., Leek R., Romstad E. The EUROSEM-GRIDSEM modelling system for erosion analyses under different natural and economic conditions // Ecological Modelling. 1998. 108: 115–129.
- Boulion V.V., Hakanson L. A new general dynamics model to predict biomass and production of bacterioplankton in lakes // Ecological Modelling. 23. 160(1-2): 91–114.
- Bousquet F., C. Cambier, C. Mullon, P. Morand, J. Quensiere, and A. Pave. Simulating the interaction between a society and a renewable resource // J. Biol. Systems. 1993. 1:199–214.
- Bouten W., Jansson P.E. Water balance of the Soling spruce stand as simulated with various forest-soil-atmosphere models // Ecological Modelling. 1995. 83(1–2): 245–253.
- Boyce F.M. Restitution of r- and K-selection as a model of density-dependent natural selection // Annual. Rev. Ecological Systematic. 1984. 15: 427–447.
- Boyce S. G., McNab W. H. Management of forested landscapes: Simulations of three alternatives // Journal of Forestry. 1994. 92 (1): 27–32.
- Braat L. C. , Van Lierop M.F. (ed.). Studies in regional science and urban economics: Economic-ecological modeling. Elsevier Science Publishers. Amsterdam 1987.
- Bradley, M. C., Perrin N, Calow P. Energy allocation in the cladocera *Daphnia magna* Straus, under starvation and refeeding // Oecologia. 1991. 86: 414–418.
- Brannan J. R., Reneke J. A, Waide J. A diffusion model of forest succession // Mathematical Biosciences. 1984. 69 (1): 131–149.
- Breckling B. Uniqueness of ecosystem versus generalizability and predictability in ecology // Ecological Modelling. 1992. 63: 13–27.
- Breckling B., Muller F. Current trends in ecological modelling and 8th ISEM conference of state-of-the-art // Ecological Modelling. 1994. 75/76: 667–675.
- Bredemeier M., Blanck K., Lamersdorf N., Wiedey G. A. Response of soil water chemistry to experimental 'clean rain' in the NITREX roof experiment at Solling, Germany // Forest Ecology and Management. 1995. 71(1–2): 31–44.
- Brewster J., Bushek D. Dame L. *Parkinsus marinus* population dynamics in North Inlet, South Caroline — An ecosystem model // Journal of Shellfish Research. 2000. 19(1).
- Britton, N. F., S. M. Skevington. On the mathematical modelling of pain // NEUROCHEM.-RES. 1996 21(9): 1133–1140.
- Brocken R.W. et al. Analysis of tropical processes on the basis of density-depended functions // Marine Food Chains J.H. Steel. 1970.
- Broekhuizen N., Heath M.R., Hay S.J., Gurney W.S.C. Modelling the dynamics of the North Sea's mesozooplankton // Netherlands Journal of Sea Research. 1995. 33(3–4): 381–406.
- Bronhoft D. A simulation model for the description of one-dimensional vertical soil-water flow in the unsaturated zone // Ecological Modelling. 1994. 75/76: 269–278.
- Browder J., A, B. Volk G. System model of carbon transformations in soil subsidence // Ecological Modelling. 1978. 5: 269–292.
- Brown J. S. Vincent T.L. A theory for the evolutionary game // Theoretical Population Biology. 1987. 31: 140–166.
- Brown T. N., Kulasiri D. Validating models of complex, stochastic, biological systems // Ecological Modelling. 1996. 86(2-3): 129–134.
- Brown J. S. Patch use under predation risk: I. Models and predictions // Annales Zoologici Fennici. 1992. 29: 301–309.
- Bruinderink G. W. T. Hazebroek A. G., E. Modelling carrying capacity for wild boar *Sus scrofa scrofa* in a forest/heathland ecosystem // Wildlife Ecology. 1995. 1 (2): 81–87.
- Brusven M. A., Walker D. J., Painter K. M., Biggam R. C. Ecological-economic assessment of a sediment-producing stream behind Lower Granite Dam on the lower Snake River, USA // Regulated Rivers Research & Management. 1995. 10 (3–4): 373–387.

- Bryant A. D., Heath M. R., Broekhuizen N., Ollason J. G., Gurney W. S. C., Greenstreet S. P. R. Modelling the predation, growth and population dynamics of fish within a spatially-resolved shelf-sea ecosystem model // *Netherlands Journal of Sea Research*. 1995. 33 (3-4): 407–421
- Brzeziecki B. *Ecologiczny model drzewostanu. Zasady konstrukcji, parametryzacja, przykłady zastosowań*. Warszawa, 1999: 115 p.
- Buckland S. T., Elston D. A. Empirical models for the spatial distribution of wildlife // *Ecological Modelling*. 1993. 30(3): 478–495.
- Bugman H., Fischlin, A., Kienast F. Model convergence and state variable update in forest gap models // *Ecological Modelling*. 1996. 89: 197–208.
- Bugman H., K. A simplified forest model to study species composition along climate gradient // *Ecology* 1996. 77: 2055–2074.
- Burck T.K. Demography in a new key: A theory of population theory // *Demographic Research*, 2003, 9: 263–284.
- Burde M., Jaeckel T., Hemker, H., Dieckmann, R. The expert system shell SAFRaN and its use to estimate the contaminant load of ground water and soil caused by deposition of air pollutants // *Ecological Modelling* 1994.75–76: 575–588.
- Butterworth D. S., Punt A. E., Oosthuizen W. H., Wickens P. A. The effects of future consumption by the Cape fur seal on catches and catch rates of the Cape hakes. 3. Modelling the dynamics of the Cape fur seal *Arctocephalus pusillus pusillus* // *South African Journal of Marine Science* 1995.16: 161–183.
- Cale W. G. Characterizing populations as entities in ecosystem models: Problems and limitations of mass-balance modeling // *Ecological Modelling*. 1988. 42: 89–102.
- Camiz S. Expert systems: Utility in community studies and examples // *COENOSSES*. 1988.3 (1): 33–40.
- Cann J. R. A kinetic model of induced division synchrony in *Tetrahymena pyriformis* // *Comptes Rendus des Travaux du Laboratoire Carlsberg* 1963. 33: 431–451.
- Capella J. E., Quetin L. B., Hofmann E. E., Ross R. M. Models of the early life history of *Euphausia superba*. Part 2. Lagrangian calculations // *Deep-Sea Research Part A Oceanographic Research Papers* 1992. 39: 1201–1220.
- Caprio M. A., Tabashnik B. E. Gene flow accelerates local adaptation among finite populations: Simulating the evolution of insecticide resistance // *J. Econ. Entomol.* 1992. 85: 611–620.
- Carleton T. JDENT: A Pascal program for vegetation data entry into microcomputers // *COENOSSES*. 1988. 3 (2): 110.
- Carlotti F., Sciandra A. Population dynamics model of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) coupling individual growth and larval development // *Marine Ecology Progress Series*. 1989. 56: 225–242.
- Caron D.A., J. C. Goldman. Predicting excretion rates of protozoa: Reply to the comment by Landry // *Limnology and Oceanography* 1993. 38: 472–474.
- Carpenter C., Brock W., Hanson P. Ecological and social dynamics in simple models of ecosystem management // *Conservation Biology*, 1999. 3(2): 4–45.
- Casey T. M. Biophysical ecology and heat exchange in insects // *American Zoologist*. 1992.32: 225–237.
- Castella E., M. Speight C. D. Knowledge representation using fuzzy coded variables: An example based on the use of *Syrphidae* (Insecta, Diptera) in the assessment of riverine wetlands // *Ecological Modelling*. 1996. vol. 85, no. 1: 13–25.
- Casulli V., Pecenic C. Modello Idrodinamico Tridimensionale del Lago di Garda // *Scienza e supercalcolo al Cimecia*. 1994: 255–258.
- Caswell H. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associates. 1989.
- Caswell H. Theory and models in ecology: A different perspective // *Ecological Modelling*. 1988. 43 (1–2): 33–44.
- Cezilly F., Boy V. Ideal free distribution and individual decision rules: A Bayesian approach // *Acta Oecologica Oecologia Generalis*. 1991.12 (3): 403–410.
- Chapman, S. J., Gray T. R. G. Importance of cryptic growth, yield factors and maintenance energy in models of microbial growth in soil // *Soil Biology and Biochemistry* 1986. 18 (1): 1–4.
- Chardy, P., Dauvin J.-C. Carbon flows in a subtidal fine sand community from the western English Channel: A simulation analysis // *Marine Ecology Progress Series*. 1992. 81: 147–161.
- Charnov E. L., Berrigan, D. Dimensionless numbers and the assembly rules for life histories // *The Evolution of Reproductive Strategies*. P. H. Harvey, L. Partridge and T. R. E. Southwood, (ed). 1 ST: Philos.-Trans.-Royal.-Soc.-London., -Ser.-B. 1991. vol. 332, no. 1262: 41–48.
- Charnov E. L., Berrigan, D. Dimensionless numbers and life history evolution: Age of maturity versus the adult lifespan // *Evolutionary Ecology*. 1990. 4: 273–275.
- Cheeseman, J.M. Plant growth modelling without integrating mechanisms // *Plant and Cell Physiology*. 1993. 16: 137–147.
- Chen C., Rubao J., Schwab D.J., Beletsky D., Fahnenstiel G.L., Mingshun J., Jonngen T.H., Vanderploeg H., Eadie B., Budd J.W., Bundy M.H., Gardner W., Cotner J., Lavrentyev P.J. A model study of the coupled biological and physical dynamics in Lake Michigan // *Ecological Modelling*. 2002. 152(2–3): 145–168.
- Chen J., L., Reynolds J. F. GePSi: A generic plant simulator based on object-oriented principle // *Ecological Modelling*. 1997. 94: 55–66.

- Chertov O. G. SPECOM--a single tree model of pine stand/raw humus soil ecosystem // *Ecological Modelling*. 1990. 50 (1–3): 107–132.
- Chikumbo O., R. N. James I. M. Y. Mareels B. J. Turner. Mortality simulations in *Pinus radiata* plantations in the Tarawera Valley regimes trial // *Ecological Modelling*. 1996. 86 (2–3): 253–258.
- Childress W., Rykiel H. E. J. and. Forsythe W. Transition rule complexity in grid-based automata model // *Landscape Ecology*. 1996. 11: 257–266.
- Chopard B., Droz M. Cellular automata model for heat conduction in a fluid // *Physics Letters A*. 1988. Vol. 126. N 8/9.: 476–480.
- Chow V. Patterns of growth and energy allocation in northern California populations of *Littorina* (Gastropoda: Prosobranchia) // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 1987.110: 69–89.
- Chow-Fraser P., Duthie H.C. An interpretation of phosphorus loadings in dystrophic lakes // *Archiv fuer Hydrobiologie*. 1983. 97 (1): 109–121.
- Churkina G., Svirezhev Yu. Dynamics and forms of ecotone of under the impact of climatic change: Mathematical approach // *Journal of Biogeography*. 1995. 22 (2–3): 565–569.
- Clark C., Edwards G. Friendlander M. Beverton-Holt model of commercial fishery optimal dynamics // *J. Fish. Res. Bd. Canada*. 1973. 30: 1629–1646.
- Clark J. S. Integration of ecological levels: Individual plant growth, population mortality and ecosystem processes // *Journal of Ecology*. 1990.78 (2): 275–299.
- Coffin D. P., Lauenroth W. K. A gap dynamics simulation model of succession in a semiarid grassland // *Ecological Modelling*. 1990. 49: 229–266.
- Colasanti R., L. Grime J. P. Resource dynamics and vegetation processes: a deterministic model used two-dimensional cellular automata // *Functional Ecology*. 1993.7: 169–176.
- Colding J. Analysis of hunting options by the use of general food taboos // *Ecological Modelling*. 1998. 110: 5–17.
- Collier, B. D., Stenseth N. C., Barkley S., Osborn R. A simulation model of energy acquisition and utilization by the brown lemming *Lemmus trimucronatus* at Barrow, Alaska // *Oikos* 1975. 26: 276–294.
- Comins H.V. Analysis of nutrient-cycling dynamics for predicting sustainability and CO2 response a nutrient limited forest ecosystem // *Ecological Modelling*. 1997. 99: 51–69.
- Congalton R. G., J. M. Stenback, R. H. Barrett. Mapping deer habitat suitability using remote sensing and geographic information systems // *Geocarto-int*. 1993. 8 (3): 23–34.
- Conley W., Sengupta U. A demographic simulator with deeply coupled semantic and numeric data structures // *Ecological Monograph*. 1989. 6: 35–56.
- Cork S. J., Catling., P. C. Modelling distributions of arboreal and ground-dwelling mammals in relation to climate, nutrients, plant chemical defenses and vegetation structure in the eucalypt forests of southeastern Australia // *Forest Ecology and Management*. 1996. 85(1–3): 163–175.
- Cornell H. V., Lawton J.H. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective // *Journal of Animal Ecology*. 1992. 61 (1): 1–12.
- Corriga G., Salimbeni D., Sanna S., Usai G. An optimal control problem in forest management // *APPL. MATH. MODEL*. 1988. 12 (3): 328–332.
- Cosby B. J., A. Jenkins R. C. Ferrier J. D. Miller, T. A. B. Walker. Modelling stream acidification in afforested catchments: Long-term reconstructions at two sites in central Scotland // *Journal of Hydrology (Amsterdam)*. 1990. 120: 143–162.
- Costanza R., Voinov A. (ed.). *Landscape Simulation Modelling. A Spatially Explicit. Dynamic Approach*. 2004.
- Costanza B., S. F. Sklar H. Articulation, occupancy and effectiveness of mathematical models: a review of freshwater wetland applications // *Ecological Modelling*. 1985. 27: 65–71.
- Cote M., B. P. A. Grandjean P. Lessard J. Thibault. Dynamic modelling of the activated sludge process: Improving prediction using neural networks // *Water Research*. 1995. 29 (4): 995–14.
- Coughenour M. B., McNaughton S. J., Wallace L. L. Modelling primary production of perennial graminoids-uniting physiological processes and morphometric traits // *Ecological Modelling*. 1984. 23 (1–2): 101–134.
- Crawford D. W. Metabolic cost of motility in planktonic protists: Theoretical considerations on size scaling and swimming speed // *Microbial Ecology*. 1992. 23: 1–10
- Crawley M. J., May R. M. Population dynamics and plants community structure: competition between annuals and perennials // *Journal of Theoretical Biology*. 1987. 125: 475–483.
- Cressman R. A., Dash T. Akin E. Evolutionary games and two species population dynamics // *Journal of Mathematical Biology*. 1986. 23 (2): 221–230.
- Cressman R. Frequency- and density-dependent selection: The two-phenotype model // *Theoretical Population Biology*. 1988.34(3): 378–398.
- Cresswell J. E., Sayre C. F. Can evolutionarily stable strategies exist? *Oikos*. 1991. 60 (3): 382–385.
- Crist T. O., Wiens J. A. Individual movements and estimation of population size in darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) // *Journal of Animal Ecology*. 1995. 64 (6): 733–746.

- Crohn D. M. Sustainability of sewage sludge land application to Northern hardwood forests // *ECOL. APPL.* 1995. 5 (1): 53–62.
- Cropper W., P, Gholz H. L. Simulation of the carbon dynamics of the Florida slash pine plantation // *Ecological Modelling*. 1993. 66: 231–249.
- Cull P. Local and global stability for population models // *BIOL. CYBERN* 1986. 54 (3): 141–149.
- Curtsinger J. W. Evolutionary landscapes for complex selection // *Evolution*. 1984. 38 (2): 359–367.
- Cushing D.H. Grazing by herbivorous copepod in the sea // *J. Cons. perm. Int. Explor. Mer.* 1968. 32(1): 70–82.
- Cushing J. M. Equilibrium in systems of interacting structured populations // *Journal of Mathematical Biology*. 1987. 24 (6): 627–649.
- Cushing J. M. A size-structured model for cannibalism // *Theoretical Population Biology*. 1992. 42: 347–361.
- Czaran T. Spatiotemporal models of population and community dynamics. Chapman & Hall. 1998.
- Czaran, T. Coexistence of competing populations along an environmental gradient: A simulation study // *Coenoses*. 1989. 4(2): 113–120.
- Czaran, T., Bartha S. Spatiotemporal dynamic model of plant population and communities // *Trends in Ecology and Evolution*. 1992. 7: 38–42.
- Dale V., H, Doyle W T., Shugart H.H. A comparison of tree growth models // *Ecological Modelling*. 1985. 29: 145–169.
- Dam H. G., Peterson W. T, Okubo A. A simple mathematical analysis of the limitations to inferring feeding behavior of zooplankton from gut content // *Marine Ecology Progress Series*. 1991. 69: 41–45.
- Danielson B. J. Communities in a landscape: The influence of habitat heterogeneity on the interactions between species // *American Naturalist*. 1991. 138 (5): 1105–1120.
- Danilewitz D. B., O'Keeffe J. H., and Bradshaw J.A. An expert interface to an ecological model // *S. Africa. J. Science*. 1988. 84 (3): 189–194.
- Darrah P. R. Models of the rhizosphere. I. Microbial population dynamics around a root releasing soluble and insoluble carbon // *PLANT SOIL*. 1991. 133 (2): 187–199.
- Darrah, P. R. Models of the rhizosphere. II. A quasi three-dimensional simulation of the microbial population dynamics around a growing root releasing soluble exudates // *PLANT SOIL*. 1991. 138 (2): 147–158.
- Darwen P. J., Green D. C. Variability of population in landscape // *Ecological Modelling*. 1996. 85: 167–171.
- Dat C. G., Leblond P. H., Thomson K. A., Ingraham W. J. Computer simulations of homeward-migrating Fraser River sockeye salmon: Is compass orientation a sufficient direction-finding mechanism in the north-east Pacific Ocean? // *FISH.-OCEANOGR.* 1995. 4 (3): 209–216.
- Daunicht W., Salski A., Noehr P., Neurbert C. A fuzzy knowledge-based model of annual production of skylarks // *Ecological Modelling*. 1996. 85 (1): 67–73.
- David J. L. Savy Y., Brabant, P. Outcrossing and selfing evolution in populations under directional selection // *HEREDITY*. 1993. 71: 642–651.
- Davis J. R., Nanninga P. M., Hoare J. R. L, Press A.J. Transferring scientific knowledge to natural resource managers using artificial intelligence concepts // *Ecological Monographs*. 1989. 6: 73–89.
- Dawkins R. *The Selfish Gene*. Oxford University Press, Oxford, 1976. 224 p.
- De Jong T. J., Klinkhamer P. G. L. A simulation model for the effects of burning on the phosphorus and nitrogen cycle of a headland ecosystem // *Ecological Modelling*. 1983. 19(4): 263–284.
- De Kroon H., Schieving F. Resource allocation patterns as a functional of clonal morphology: a general model applied to a foraging clonal plant // *Journal of Ecology* 1991. 79: 519–530.
- DeAngelis D., L. Gross J. L. (ed) *Individual-based models and approaches in ecology*. Chapman & Hall. 1992.
- DeAngelis D. L., Kitchell W. M., Post T.A. The influence of naticid predation on evolutionary strategies of bivalve prey: Conclusions from a model // *American Naturalist*. 1985. 126: 817–842.
- DeAngelis D. L., Cox D. K., Coutant C. C. Cannibalism and size dispersal in young-of-the-year largemouth bass: experiment and model // *Ecological Modelling* 1979. 8: 133–148.
- Dejak C., Franco D. Pasters, R., Pecenic C. A steady state achieving 3-Dim eutrophication-diffusion submodel // *Environmental Software*. 1989. 4: 94–101.
- DeLeo G., DelFuria L., Gatto M. The interaction between soil acidity and forest dynamics: a simple exhibiting catastrophic behavior // *Theoretical Population Biology*. 1993. 43: 31–51.
- DenBoer P., Reddingius J.J. Regulation and stabilization paradigms in population ecology. Chapman & Hall, 1996.
- Dennis B., Desharnais R.A., Cushing J. M., Costantino R.F. Nonlinear demographic dynamics: mathematical models, statistical, and biological experiment // *Ecological Monograph*. 1995. 65: 261–281.
- Derix R. R. W., Van-Hooff R. A. M. Male and female partner preferences in a captive wolf pack (*Canis lupus*): Specificity versus spread of sexual attention // *Behaviour*. 1995. 132 (1–2): 127–150.
- Desprez M., Rybarczyk H, Wilson J. G, Ducrotoy J. P, Sueur F., Olivesi R., Elkaim B. Biological impact of eutrophication in the Bay of Somme and the induction and impact of anoxia // *Netherlands Journal of Sea Research*. 1992. 30: 149–159.

- Di Toro D.M. Combining chemical equilibrium and phytoplankton models — a general methodology // *Modelling biochemical processes in aquatic ecosystems*. 1976.
- Dicke L.M., Paloheimo J.E. Production and food supply // *Univ. of Aarhus Denmark, Contrib.* 1968. 26: 1–46.
- Dickson K. L., Cairns J.Jr. The relationship of fresh-water macroinvertebrate communities collected by floating artificial substrates to the MacArthur-Wilson equilibrium model // *American Midland Naturalist*. 1972. 88: 68–75.
- Dilman V. M. Ontogenetic model of ageing and disease formation and mechanisms of natural selection // *Journal of Theoretical Biology*. 1986. 118 (1):73–81.
- Di Toro D.M., O'Connor D.J., Mancini J.L., Thoman R.V. Phytoplankton-zooplankton-nutrient model of Western Lake Erie // *System analysis and simulation in ecology*. 1975. 3:155–205.
- Dixon A. F. G., S. Horth, P. Kindlmann. Migration in insects: Cost and strategies // *Journal of Animal Ecology* 1993. 62: 182–190.
- Dixon K. R., Luxmoore R. J., Begovich C.L. CERES — A model for forest stand biomass dynamics for predicting trace contaminant, nutrient and water effects. Model description // *Ecological Modelling*. 1978.5: 17–38
- Doi T. Dynamical treatment of exploitation of aquatic resources — Dynamic characteristics of single population // *Bull. Jap. Soc. of Scientific Fisheries*. 1956. 21(11): 3–22/
- Doney S. C. Glover., D. M., Najjar R. G. A new coupled, one-dimensional biological-physical model for the upper ocean: Applications to the JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study (BATS) site // *Deep-Sea Research* 1996.43 (2): 591–624.
- Dotto L. Planet Earth in Jeopardy. Environmental Consequences of Nuclear War. John Wiley & Son. 1986.
- Downing K., and Reed M. Object-oriented migration modelling for biological impact assessment // *Ecological Modelling*. 1996. 93: 203–215.
- Doxon K., R. R. Luxmoore J., and C. Begovich L. 1978. CERES — model of forest stand biomass dynamics for predicting trace contaminant, nutrient and water effects. II. Application // *Ecological Modelling* 1978.5: 93–114.
- Drake J. A. The mechanics of community assembly and succession // *Journal of Theoretical Biology* 1990.147 (2): 213–233.
- Droesen W. J. Formalisation of ecohydrological expert knowledge applying fuzzy techniques // *Ecological Modelling* 1996.85 (1): 75–81.
- Duffy D. C., C. Wissel. Models of fish school size in relation to environmental productivity // *Ecological Modelling* 1988.40: 210–211.
- Dukas R., S. Ellner. Information processing and prey detection // *Ecology* 1993.74: 1337–1346.
- Dunbar R. I. M. Ecological modelling in an evolutionary context // *Folia-Primatol.* 1989.53: 235–246
- Durnota B. An abstract object model of an animal's environment // *Ecological Modelling* 1996. 86 (2–3): 119–123.
- Dzierzbicka-Głowacka L., Zelinski A. Numerical studies of the influence of the nutrient regeneration mechanism on chlorophyll «a» concentration in stratified sea // *Oceanologia*. 1997. 39.: 67–87.
- Earl G., Moilanen T. An objective and practical model for economic evaluation of environmental investment projects // *Environmentalist* 1996. 16: 327–330.
- Ebenhard T. Colonization in metapopulations: A review of theory and observations // *Biological Journal of the Linnean Society*. 1991 42 (1–2): 105–121.
- Ebenhöh W. Coexistence of an unlimited number of algal species in a model system // *Theoretical Population Biology*. 1988. 34 (2): 130–144.
- Ebenhöh W. Competition and coexistence: modelling approaches // *Ecological Modelling* 1994. 75/76: 83–98.
- Eckersten H., A. Gaerdenaes, P.-E. Jansson. Modelling seasonal nitrogen, carbon, water and heat dynamics of the Solling spruce stand // *Ecological Modelling* 1995.83 (1–2): 119–129.
- Edwards R, Steele, J.H. The ecology of 0-group plaice and common dabs at Loch Ewe. J. Population and food // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1968.2:215–238.
- Ehrlich P.R. A World of Wounds: Ecologist and Human Dilemma (ed. O.Kinne). 1997. Oldendorf, Germany, 210 p.
- Ekman J., B. Rosander. Starvation risk and flock size of the social forager: When there is a flocking cost // *Theoretical Population Biology*. 1987.31: 167–177.
- Ekschmitt K., Breckling B. Competition and coexistence: the contribution of modelling to the formation of ecological concept // *Ecological Modelling*. 1994. 75/76: 71–82.
- Ellner S. Alternate plant life history strategies and coexistence in randomly varying environments // *Vegetatio*. 1987.69: 199–208.
- Emlen J. M. Natural selection and population density-feedback. II. The evolution of functional response curves // *Theoretical Population Biology*. 1984.25: 62–77.
- Esogbue A., Ahipo., Z. M.A Fuzzy Sets Model for Measuring the Effectiveness of Public Participation in Water Resources Planning. *Water Resour. Bull.* 1982. 18: 451–456.
- Esser G. Global land-use changes from 1860 to 1980 and future projections to 25 // *Ecological Modelling* 1989.44 (3–4): 307–316.
- European Regional Seas Ecosystem Model. Netherlands // *Journal of Sea Research* 33 (3–4): 423–452.

- Euskirchen E.S., Chen J., Gustafson E.J., Crow T.R. Modeling landscape net ecosystem productivity (LandNEP) under alternative management regimes // *Ecological Modelling*. 22. 154(1–2):75–91.
- Evans J.V., Harris H., Warren F.L. The distribution of haemoglobin and potassium types in British breeds of sheep // *Proc. Roy. Soc. Lond. Biol. Sci.* 1958. v. 88 A: 563–570.
- Evers E. G., S. Kooijman A. L. M. Feeding, digestion and oxygen consumption in *Daphnia magna*. A study in energy budgets // *Netherlands Journal of Zoology*. 1989.39: 56–78.
- Eversmeyer M. G., Kramer C. L. Modeling winter and early spring survival of *Puccinia recondita* in wheat nurseries during 1980 to 1993. *Plant.-dis.* 1996.80 (5): 490–493.
- Ewel K. C. Learning to simulate ecological models on a microcomputer // *Ecological Modelling* 1989. 47: 7–17.
- Ewens W. J. An interpretation and proof of the fundamental theorem of natural selection // *Theoretical Population Biology*. 1989. 36: 167–180.
- Facelli J. M., Pickett S. T. A. Markovian chains and the role of history in succession // *Trends in Ecology and Evolution*. 1990.5(1): 27–30.
- Fagerstroem T. On theory, data and mathematics in ecology // *Oikos*. 1987.50 (2): 258–261.
- Fahrig L. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? // *Ecological Modelling*. 1998. 105: 273–292.
- Favro L. D., Kuo P. K., McDonald J.F., Favro A.D. A multilocus genetic model applied to the effect of selective fishery on the Growth Rate of trout // *Canadian Journal Fish. Aquat. Sci.* 1982. 39: 1540–1544.
- Fenchel T. *Ecology — Potentials and Limitations*. Ecology Institute, Oldendorf, Germany. 1987.
- Fennessy M., Xue J, Y. Impact of USGS vegetation map on GCM simulation over the United States // *ECOL. APPL.* 1997. 7: 22–33.
- Ferrier R. C., Wright R. F., Cosby B. J., Jenkins A. Application of the MAGIC model to the Norway spruce stand at Solling, Germany // *Ecological Modelling* 1995. 83 (1–2): 77–84.
- Ferriere R., F. Sarrazin J. Legendre J. Baron P. Matrix population models applied to viability analysis cobobservation: theory and practice using the ULM software // *ACTA-OECOL* 1997. 17: 629–656.
- Fields D. E., Miller C. W. A methodology for deriving model input parameters from a set of environmental data // *Ecological Modelling*. 1988.40 (3–4): 155–159.
- Fiksen O., Giske J., Slagstad D. A spatially explicit fitness-based model of capelin migrations the Barents Sea // *Fishing and Oceanography*. 1995.4(3): 193–208.
- Fischer Z., Menshutkin V. The effect of smoke emitted in the process of charcoal kilning on the activity of soil system. Pages 41–50 in K. Perzanowski (Ed.). *Selected ecological problems of Polish-Ukrainian Carpathians*. International Centre of Ecology, Ustrziki Dolne, Poland. 1997.
- Fisher M. E., Freedman H. I. A model of environmental protection by a mutualist // *Ecological Modelling*. 1991. 58(1–4): 119–139.
- Fitz H., C. E. DeBelluvue B, R. Costanza, R. Boumans, T. Maxwell, L. Wainger, F. Sklar H. Development of the general ecosystem model for range of scales and ecosystem // *Ecological Modelling* 1996. 88: 263–295.
- Flechsigt M., Eehard M., Wenzel V. Simulation-based regional models — concept, design and application // *Ecological Modelling*. 1994.75/76: 601–608.
- Fleming W.M. A model of the phosphorous cycle and phytoplankton growth in Skaha Lake, British Columbia, Canada // *Verh.Intern.Verein. Limnol.* 1975. 19: 220–240.
- Focardi S., Toso S., Pecchioli E. The population modelling of fallow deer and wild boar in a Mediterranean ecosystem // *Forest Ecology and Management*. 1996.88(1–2): 7–14.
- Fogel L., Owens A., Walsh M. *Artificial intelligence thought simulated evolution*. John Wiley & Son. 1966.
- Foley P. Predicting extinction times from environmental stochasticity and carrying capacity // *Conservation Biology*. 1994. 8 (1): 124–137.
- Foley, J., A Numerical models of the terrestrial biosphere // *Journal of Biogeography* 1995. 22(4–5): 837–842.
- Fong P., M. Jacobson E, M. Mescher C, D. Lirman, and M. Harwel C. Investigating the management potential of a seagrass model through sensitivity analysis and experiment // *ECOL. APPL.* 1997.7 p.
- Footy G. M. Fuzzy modelling of vegetation from remotely sensed imagery // *Ecological Modelling* 1996.85 (1): 3–12.
- Forrester J. W. *Industrial Dynamics* // Portland, OR, Productivity Press, 1961.
- Fowler H. G., Romomagnano L.F.T., Bernardi J. V. E. The qualitative analysis of populations with Boolean algebra, with applications to perturbation studies // *Naturalia (Sao Paulo)*. 1989.14: 107–115.
- Fox M. G. Food consumption and bioenergetics of young-of-the-year walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*): Model predictions and population density effects // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1991. 48: 434–441.
- Frank K., Berger P. Metapopulation and biotope connection — a critical consideration from a modelling perspective // *Zeitschaft fur Okologie und Naturschutz*. 1996.5 (3–4): 151–160
- Fransz H. G., J. P. Mommaerts, G. Radach. Ecological modelling of the North Sea // *Netherlands Journal of Sea Research*. 1991. 28 (1–2): 67–140.

- Fraser A., S. Simulation of genetic system // Journal of Theoretical Biology. 1962. 2: 329–346.
- Freedman S. M., Rosenberg D. B. An ecological succession model applied to environmental management // International Journal of Environmental Studies. 1984. Sect. A 23(1):11–18.
- Frelich L. E., Lorimer C. G. A simulation of landscape-level stand dynamics in the northern hardwood region // Journal of Ecology. 1991.79: 223–233.
- French R.H. Lake modelling — state of the art // Crit. Rev. Environ. Control. 1984. 13(4): 311–357.
- French D. P., Reed M, Calambokidis J., Cabbage J. C. A simulation model of seasonal migration and daily movements of the northern fur seal // Ecological Modelling 1989.48 (3–4):193–219.
- Friederichs M., Fraenzle O., Salski. A Fuzzy clustering of existing chemicals according to their ecotoxicological properties // Ecological Modelling. 1996. 85 (1): 27–40.
- Friend A., D, A. Stevens K, R. Knox C, M. Cannell G. A process-based, terrestrial biosphere model of ecosystem dynamic (Hybrid v.3.0) // Ecological Modelling. 1997. 95: 249–287.
- Gabriel W., B. Thomas. Vertical migration of zooplankton as an evolutionarily stable strategy // American Naturalist 1988.132: 199–216.
- Gaedke U. Population dynamics of the calanoid copepods *Eurytemora affinis* and *Acartia tonsa* in the Ems-Dollart-Estuary: A numerical simulation // Archiv fuer Hydrobiologie. 1990.118 (2): 185–226.
- Galitsky V. V. Dynamic 2-D model of plant communities // Ecological Modelling. 1990.50: 95–105.
- Gallenerano, F., Ricci R, Viotti P. Analysis of the eutrophication trend in the deep lake // Ecological Modelling 1993. 66: 157–179.
- Gandolfi C., Kraszewski A., Sonconi-Secca R. River water quality modelling // Environmental Hydraulics ed.Singh V.P. Kulwer Press. 1995.
- Garcia M. W. Using a forest management allocation and scheduling model for integrated resource planning // Comput. Environ. Urban. Syst. 1988.12 (1):25–35.
- Garfinkel D., Sack R. Digital computer simulation of ecological system, based on a modified mass action law // Nature 1964.v. 194.
- GarsdA. Spurious correlation in ecological modelling // Ecological Modelling. 1984. 23(3):191–201.
- Gatto M., Guariso G.A report on some recent experiences in developing environmental software // Ecological Modelling. 1989 47 (1–2): 19–32.
- Gatto M., Matessi C., Slobodkin L.B. Physiological profiles and demographic rates in relation to food quantity and predictability: An optimization approach // Evolutionary Ecology. 1989.3: 1–30.
- Gatto M., Rinaldi S. Acid deposition and catastrophes in forests: A tree-nutrient model // COENOSIS. 19894 (2): 81–90.
- Gauthier S., Leduc A, and. Bergeron Y. Forest dynamics modelling under natural fire cycles: A tool to define natural mosaic diversity for forest management // Environmental Monitoring and Assessment 1996.39 (1-3): 417–434.
- GavriletsS.Evolution and speciation on holey adaptive landscapes // Trends in Ecology and Evolution. 1997. 12: 307–312.
- Gerrodette T., Goodman D. Barlow J. Confidence limits for population projections when vital rates vary randomly // Fishery Bulletin. 1985.83: 207–215.
- Giere R.N. Science without law. Chicago Univ. Press. Chicago. 1999.
- Gilbert J., R, Udevitz M. S. Adaptation of stage-projection model for species with multiple year reproduction cycle // Ecological Modelling. 1997. 97: 43–57.
- Gillman M., Hails R. Methods in Ecology: An introduction to ecological modelling. Putting Practice into Theory. 1997.
- Gilmanov T.G., Parton W.J., Ojima D.S. Testing the «CENTURY» ecosystem level model on data sets from eight grassland sites in the formre USSR representing a wide climatic/soil gradient // Ecological Modelling. 1997. 96 191 –210
- Ginzburg L. R. The theory of population dynamics: I. Back to first principles // Journal of Theoretical Biology. 1986.122 (4): 385–399.
- Goldberg D. E. Genetic algorithms in search, optimization, and machine learning. Reading, MA: Addison-Wesley. 1989.
- Golderman H. Quantifying the eutrophication process: difficulties caused, for example, by sediments // Prog. Water. Tech. 1980. 12: 63–80.
- Golikov A. N., Menshutkin V.V. Estimation of production properties of mollusks population // Marine Biology (Berlin) 1973. 20: 3–16.
- Gorokhova E. Exploring and modelling the growth dynamics of *Mysis mixta* // Ecological Modelling. 1998. 110:45–54.
- Gosselin F. Extinction in a simple source/sink system: application of new mathematical results // Acta Oecologica. 1997.17:563–584
- Graham R. Modelling ecosystem with STELLA. 2000.
- Grant B. W. Porter W.P. Modeling global macroclimatic constraints on ectotherm energy budgets // American Zoologist. 1992.32: 154–178.
- Grant B.W., Pedersen E.K., Marin S. L. Ecology and natural resource management: system analysis and simulation. John Wiley & Son. 1997.
- Grant W.E., Thompson P.B. Integrated ecological models: simulation of social-cultural constraints on ecological dynamics // Ecological Modelling. 1997. 1:43–57.

- Grant R. FJuma., N. G., McGill W. B. Simulation of carbon and nitrogen transformations in soil: Microbial biomass and metabolic products // *Soil Biology and Biochemistry*. 1993. 25: 1331–1338.
- Grasso M. Ecological-economic model for optimal mangrove trade off between forestry and fishery production — comparing the dynamic optimization and a simulation model // *Ecological Modelling*. 1998. 126 (1–3): 131–137.
- Green D., G. Simulated effects of fire, dispersal and spatial pattern on competition within forest mosaics // *VEGETATIO* 1989.82: 139–153.
- Greve W., F. Reiners. Plankton time-space dynamics in German Bight — a systems approach // *Oecologia* 1988.77 (4): 487–496.
- Grimm V. Mathematical models and understanding in ecology // *Ecological Modelling*. 1994. 75/76: 641–651.
- Grimm V. Ten years of individual-based modeling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? // *Ecological Modelling*. 1999. 115: 129–148.
- Grimm V., Frank K., Jeltsch F., Brangl R., Uchmański J., Wissel. C. Pattern-oriented modelling in population ecology // *The Science of Total Environment*. 1996. 183: 151–166.
- Grimm V., Railsback S.F. Individual-based modelling in ecology: Princeton Univ. Press. 2005.
- Grodzinskiy W. The role of large herbivore mammalis in functioning of forest ecosystem — a general model // *Polish Ecological Studies*. 1975 1: 5–15.
- Groenenberg B.-J., H. Kros, C. Van-der-Salm, W. De-Vries. Application of the model NUCSAM to the Solling spruce site // *Ecological Modelling* 1995. 83 (1–2): 97–107.
- Gronewold A., Sonneschen M. Event-based modelling of ecological systems with asynchronous cellular automata // *Ecological Modelling*. 1998. 108(1–3):37–52.
- Gross J.E., Zank C., Holls N.T., Spalinger D.E. Movement rules for herbivores: responses to small scale pattern // *Landscape Ecology*. 1995. 10(4):209–217.
- Groterud O. A conceptual model of lake acidification // *Verh. Intern. Verein. Limnol.* 1984. 22: 686–692.
- Grotnes P. E. The consequences of impoundment on an Arctic char system. An analysis by simulation model // *Verh. Intern. Verein. Limnol.* 1975. 19: 2529–2537.
- Grum L. On integrative modelling of animal populations // *Polish Ecological Studies*. 1993. 19: 15–28.
- Gulland J. A. The application of mathematical models to fish populations in the exploitation of natural population., Oxford. 1962.
- Gurney W. S. C., Lawton J. H. The population dynamics of ecosystem engineers // *Oikos*. 1996.76 (2): 273–283.
- Gurney W. S. C., Nisbet R.M., Lawton J.H. The systematic formulation of tractable single-species population models incorporating age structure // *Journal of Animal Ecology*. 1983. 52 (2): 479–495.
- Gurney W. S. McCauley C., E., Nisbet R. M. Murdoch, W. W. The physiological ecology of *Daphnia*: A dynamic model of growth and reproduction // *Ecology* 1990.71: 716–732.
- Gutierrez A. P. Physiological basis of ratio-dependent predator-prey theory: The metabolic pool model as a paradigm // *Ecology*. 1992. 73: 1552–1563.
- Gydesen H., Rasmussen L. Statistical analysis as a tool for research strategy in forest ecosystem investigations // *Ecological Modelling* 1991.56(1–4): 161–169.
- Gyllenberg G. A simulation model for testing the dynamics of a grasshopper population // *Ecology*. 1974. 55: 645–650.
- Haakanson L. Models to predict lake annual mean total phosphorus // *J. Aquat. Ecosyst. Health*. 1995 4 (1): 25–58.
- Haakanson L. Predicting important lake habitat variables from maps using modern modelling tools // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1996. 53(Suppl. 1): 364–382.
- Haddon M. Frequency-dependent competitive success in an age-structured model // *American Naturalist*. 1982. 120 (3): 405–410.
- Hadeler K. P., Gerstmann I. The discrete Rosenzweig model // *Mathematical Biosciences* 1990. 98 (1): 49–72.
- Haefner I.W. Modelling biological systems. Principles and Application. Springer. 25.
- Hakanson L. Predicting important lake habitat variables from maps using modelling tools // *Canadian. Journal. Fish. Aquat. Sci.* 1996. 53(sapp1):364–382.
- Hakanson L. The role of characteristic coefficients of variation in uncertainty and sensitivity analyses with examples related to the structuring of lake eutrophication models // *Ecological Modelling*. 20. 131(1): 1–20.
- Hakanson L., Boulion V.V. Empirical and dynamical models to predict the cover, biomass and production of macrophytes in lakes // *Ecological Modelling*. 22. 151(2–3):213–243.
- Hakanson L., Boulion V.V. The Lake Foodweb. Modelling predation and abiotic/biotic interactions. Backhays Publ. 22.
- Hakanson L., Lindstrom M. Frequency distribution and transformation of lake variables, catchment area and morphometric pattern in predictive regression model for small glacial lakes // *Ecological Modelling*. 1997. 99: 171–202.
- Hakanson L., Peters R.H. Predictive Limnology. S&P Ass. 1995.
- Halfon E. Is there a best model structure? 1. Modeling the fate of a toxic substance in a lake // *Ecological Modelling*. 1983. 20 (2–3): 135–152.
- Halfon E. Microcomputers in ecological modelling: A special issue dedicated to research, education and computer graphics // *Ecological Modelling*. 1989. 47 (1–2): 3–6.

- Hall C. A. S. An assessment of several of the historically most influential theoretical models used in ecology and of the data provided in their support // *Ecological Modelling*. 1988. 43 (1–2): 5–31.
- Halley J. M. Ecology, evolution and 1/f-noise // *Trends in Ecology and Evolution*. 1995. 11 (1): 33–37.
- Hamilton D. P., DeStasio B. T. Modelling phytoplankton-zooplankton interactions in Sparkling Lake, USA // *Verh. Intern. Verein. Limnol.* 1997. 26: 487–490.
- Hamilton D. P., Schaldov D. Prediction of water quality in lakes and reservoirs. Part 2. Model description // *Ecological Modelling*. 1997. 96: 91–110.
- Hampheris H. C., Coffin D. P., Layenroth W.K. An individual-based model of alpine plant distribution // *Ecological Modelling*. 1996. 84: 99–126.
- Hannon B., Ruth M. Modeling Dynamic Biological System Springer. 1997. 398 p.
- Hansen A. J., Garman S. L., Weigand J. F., Urban D. L., McComb W. C., Raphael M. G. Alternative silvicultural regimes in the Pacific Northwest: Simulations of ecological and economic effects // *ECOL. APPL.* 1995. 5 (3): 535–554.
- Hanski I. Single-species metapopulation dynamics: Concepts, models and observations // *Biological Journal of the Linnean Society*. 1991. 42 (1–2): 17–38.
- Hanski I., Poyry J., Pakkala T., Kuussaari M. Multiple equilibria in metapopulation dynamics // *Nature* 1995. 377 (6550): 618–621.
- Hanski I., M. Gilpin E. (editors) *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*. Academic Press, 1997.
- Hanski I., M. Gilpin. Metapopulation dynamics: Brief history and conceptual domain // *Biological Journal of the Linnean Society*. 1991. 42 (1–2): 3–16.
- Hanson S. J., Malanson G. P., Armstrong P. M. Landscape fragmentation and dispersal in model of riparian forest dynamics // *Ecological Modelling* 1990. 49: 277–296.
- Hanson J. D., J. W. Skiles W. J. Parton. A multi-species model for rangeland plant communities // *Ecological Modelling* 1988. 44 (1–2): 89–123.
- Hanson J., D. Plant growth and production of grassland ecosystems: a comparison of modelling approaches // *Ecological Modelling* 1985. 29: 131–144.
- Hansson L. Empiricism and modelling in small rodent research: How to partition efforts // *Oikos*. 1988. 52 (2): 150–155.
- Hansson L., Stenseth N. C. Modeling small rodent population dynamics: Suggestions to empiricists, theoreticians and editors // *Oikos* 1988. 52 (2): 227–229.
- Hara T. Modelling the time course of self-thinning in crowded plant populations // *Ann. Bot. Fennici*. 1984. 53: 181–188.
- Harada K., Maeda H., Kobayashi K. Application of logistic curve as an index of the attractive effect of food for oriental weatherfish // *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*. 1982. 48: 21–29.
- Harris J.G.K. A mathematical model describing the possible behavior of a copepod feeding continuously in a relative dense randomly distributed population of algae cells // *J. Cons. perm. Int. Explor. Mer.* 1968. 32(1):83–92.
- Harvey P. H., Colwell R.K., Silvertown J.W., May R.M. Null models in ecology // *Annual. Rev. Ecological. Syst.* 1983. 14: 189–211.
- Hastings A. Evolution in a seasonal environment: Simplicity lost? // *Evolution*. 1984. 38(2):350–358.
- Hastings A. Structured models of metapopulation dynamics // *Biological Journal of the Linnean Society*. 1991. 42 (1–2): 57–71.
- Hauhs M., Kastner-Maresch A., Rost-Siebert K. A model relating forest growth to ecosystem-scale budgets of energy and nutrients // *Ecological Modelling* 1995. 83 (1–2): 229–243.
- Havens K.E., Walker W.W. Development of Total Phosphorus Concentration Goal in the TMDL Process of Lake Okeechobee, Florida (USA) // *Lake and Reservoir Management*. 22. 18(2):227–283.
- Havlik I., Votruba J., Sobotka M. Mathematical modelling of the anaerobic digestion process: Application of dynamic mass-energy balance // *Folia Microbiologica*. 1986. 31:56–68.
- Haxeltine A., P. Colin L., I. Creswell D. A coupled carbon and water flux model to predict vegetation structure // *Journal of Vegetation Science*. 1996. 7: 651–666.
- Heidtke T.M., Auer M.T., Canale R.P., Solewski T.A.D. Coupling nonpoint pollution and water quality models: an example for Green Bay — Fox River watershed // *Proceeding of the nonpoint pollution abatement symposium. Univ. Wisc.* 1985: 1–12.
- Heino M. Management of evolving fish stock // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 1998. 55(8): 1971–1982.
- Heisler I. L., J. W. Curtsinger. Dynamics of sexual selection in diploid populations // *Evolution* 1990. 44:1164–1176.
- Henderson E. W., J. H. Steele. 1995. Comparing models and observations of shelf plankton // *Journal of Plankton Research*. 17(8): 1679–1692.
- Henderson-Sellers B. Towards a conceptual model of randomness // *Ecological Modelling*. 1996. 85(2–3). 303–308.
- Henderson-Sellers B., Henderson-Sellers A. Sensitivity evaluation of environmental models using fractional experimentation // *Ecological Modelling*. 1996. 86(2–3):291–295.
- Henderson-Sellers B., Henderson-Sellers A. The use of object technology in modelling of aquatic system // *Verh. Intern. Verein. Limnol.* 21. 28(1):426–428.

- Hendry R., P. Bacon J, R. Moss, S. Palmer C. A two-dimensional individual-based model of territorial behavior: possible population consequences of kinship of red gause // *Ecological Modelling* 1997.105: 23–39.
- Hermann A. J., Hinckley S, Megrey, B. A. and Stabeno P. J. Interannual variability of the early life history of walleye pollock near Shelikof Strait as inferred from a spatially explicit, individual-based model // *FISH.–OCEANOGR.* 1996. 5, (no. suppl. 1): 39–57.
- Hickman C.P., Trump. F. The kidney. In: *Fish physiology*. Ed. W.S. Hoar, D.J. Randal. New York Academic Press. V. 1965.
- Higgins S.I., Azorin E.J., Cowling R.M., , Morris M.J. A dynamic ecological-economic model as a tool for conflict resolution in an invasive — Aalen-plant, biological control and nature-plant scenario // *Ecological Economy*. 1997. 22/2: 141–154.
- Hight R. G., Mech L.D. Computer simulation of vasectomy for wolf control // *Journal of Wildlife Management*. 1998. 61:1023–1031
- Hilborn R. Determination of fish movement patterns from tag recoveries using maximum likelihood estimators // *Canadian Journal. Fish. Aquat. Sci.* 1990. 47 (3): 635–643.
- Hilden M., Keettunen J. Models for the assessment of environmental impacts on fish populations and fisheries // *Finnish Fisheries Research*. 1985. 6: 35–42.
- Hill J., Grossman. G.D. An energetic model of microhabitat use for rainbow trout and rosyside dace // *Ecology*. 1993. 74: 685–698.
- Hill J., S. Sommer W. Mehl, J. Megier. Use of Earth Observation Satellite data for land degradation mapping and monitoring in Mediterranean ecosystems: Towards a satellite-observatory // *Environmental Monitoring and Assessment*. 1995. 37 (1–2): 143–158.
- Hillman, K., G. W. Gooday, J. I. Prosser. A simple model system for small scale in vitro study of estuarine sediment ecosystems // *Letters of Applied Microbiology* 1989. 8: 41–44.
- Hines W. G. S. Evolutionary stable strategies: A review of basic theory // *Theoretical Population Biology* 1987.31: 195–272.
- Hinrichsen U., Wulff F. Biogeochemical and physical control of nitrogen fluxes in a highly dynamics marine ecosystem — model of network flow analysis of the Baltic Sea // *Ecological Modelling*. 1998. 109 (1):165–191.
- Hofbauer J., Sigmund K. The theory of evolution and dynamical systems. Mathematical aspects of selection // *London Mathematical Society*. 1988, 7: 1–341.
- Hofmann, E. E., J. E. Capella, R. M. Ross, L. B. Quetin. Models of the early life history of *Euphausia superba*. Part 1. Time and temperature dependence during the descent-ascent cycle. *Deep-Sea Research Part* 1992. A Oceanographic Research Papers.39: 1177–12.
- Hogeweg P. Cellular automata as a paradigm for ecological modelling // *Appl. Math. Comput.* 1988. 27: 81–1.
- Hogeweg P., Hesper B. Individual-oriented modelling in ecology // *Mathematical Computer Modelling*. 1990. 13 (6): 83–90.
- Holker F., Breckling B. A spatiotemporal individual-based fish model to investigate emergent properties at organism and population levels // *Ecological Modelling*. 25. 186 (4): 406–426.
- Holling C. S. The strategy of building models of complex ecological systems // *System analysis in ecology*. 1966.
- Holmgren M., Scheffer M., Huston N.A. The interplay of facilitation and competition in plant communities // *Ecology*. 1997.78: 348–354.
- Hone J. Spatial and temporal aspects of vertebrate pest damage with emphasis on feral pigs // *Journal of Applied Ecology*. 1995.32 (2):311–319.
- Hopf F. A., Hopf F.W. The role of the Allee effect in species packing // *Theoretical Population Biology*. 1985. 27 (1): 27–50.
- Horn D. J. *Ecological approach to pest management*. Elsevier Science Publishers. 1988.
- Horowitz I., A. Ioinovici. Budworm-forest system: Application of quantitative feedback theory // *INT. J. SYST. SCI.*, 1985.16 (2): 209–226.
- Houllier F., J.-M. Leban, F. Colin. Linking growth modelling to timber quality assessment for Norway spruce // *Forest Ecology and Management*. 1995.74(1–3): 91–102.
- Howard A. M., Kirkby M.J , Kneale P.E., McDonald A.T. Modelling the growth of cyanobacteria (GrowSCUM) // *Hydrobiological Processes*. 1995.9 (7): 809–820.
- Howden S. M., White D. H, Bowman P. J. Managing sheep grazing systems in southern Australia to minimise greenhouse gas emissions: Adaptation of an existing simulation model // *Ecological Modelling*. 1996.86 (2–3): 201–206.
- Hsieh Ying-Hen. Evolution of altruistic communities // *COENOSIS*. 1989. 4 (3): 145–147.
- Huang Shu-Li, Chen Chia-Wen. Theory of urban energetic and mechanism of urban development // *Ecological Modelling*. 25. 189 (1–2):49 — 71.
- Hulbert E.M. Theory of adaptation: application of symbolic logic // *Ecological Modelling*. 1998. 107: 35–50.
- Hulburt E. M. Equivalence and its use // *Ecological Modelling*. 1989. 45(1):1–26.

- Hull V., M. Lagonegro. AQUAMOD: An introductory purpose simulation model of plankton dynamics // COENOSIS. 1988. 3 (1): 55–60.
- Humphreys H., C. D. Coffin P., W. Lauenroth K. An individual-based model of alpine plant distribution // Ecological Modelling. 1996. 84: 99–126.
- Huston M., DeAngelis D., Post W. New computer models unify ecological theory // Bioscience. 1988. 38 (10): 682–691.
- Hutchinson G.E. Treatise on Limnology. v.1.2.NY, J. Wiley. 1957.
- Ignatow M., Mbahinzireki G., Lehman J.T. Secondary production and energetic of the shrimp *Caridina nilotica* in Lake Victoria, East Africa: Model development and application // Hydrobiologia. 1996. 332 (3): 175–181.
- Ignatyev M.B. Linguo-combinatorial method for complex system simulation // Proceeding of the 6th World Multiconference of Systems. Cybernetics and Information, 22, Orlando USA, vol. 11: 224–227.
- Ilachinski A. Cellular Automata: A Discrete Universe. World Scient. Publ. 2001. 840 p.
- Imboden D.M. Phosphorus model of lake eutrophication // Limnology & Oceanography. 1974. 19(2):297–304.
- Imboden D.M., Schwaarzenbach R.P. Spatial and temporal distribution of chemical substances in lakes: modelling concepts // Chemical processes in lakes (Stumm W.ed.). 1985:22–57.
- Inaba H. Weak ergodicity of population evolution processes // Mathematical Biosciences 1989. 96 (2): 195–219.
- Incze L. S., Wencker D. L., Armstrong D. A. Growth and average growth rates of Tanner crab zoeae collected from the plankton // Marine Biology 1984.84(1):93–1.
- Ingham R. E., Trofymow J. A., Ingham E. R., Coleman D. C. Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers: Effects on nutrient cycling and plant growth // Ecological Monographs. 1985 55 (1): 119–140.
- Innis G. A spiral approach to ecosystem simulation // Statistical Ecology: System analysis of ecosystems. Int. Cooper. Publ. House. 1979. v. 9. 211–386.
- Inoue Y., Iwai S., Ikeda S., Kunimatsu. Eutrophication of Lake Biwa — nutrient loading and ecological model // Internat. Verein. Limnol. Congress in Japan. 1981:248–255.
- Ive J. R., Cocks K. D., Parvey C. A. Using the LUPIS land management package to select and schedule multi-site operations // Environ. Management. 1989. 29 (1): 31–45.
- Iwasa Y., Andreasen V., Levin S. Aggregation in model ecosystems. I. Perfect aggregation // Ecological Modelling. 1987.37 (3–4): 287–302.
- Jablonski, P., Rowinski A.A model of food territoriality in water striders (Gerridae) // Polish Ecological Studies. 1993. 19: 85–110.
- Jackson L., J.A simulation model of PCB dynamics in the Lake Ontario pelagic food web // Ecological Modelling. 1996. 93: 43–56.
- Jager H. I., Gardner. R.H. A simulation experiment to investigate food web polarization // Ecological Modelling. 1988.41 (1–2): 101–116.
- Janecek A., Benderoth G., Ludecke G. Kinderman M.K., Kohlamair C. Model of seasonal perennial carbon dynamics in forest controlling by climatic variations // Ecological Modelling. 1989. 49:101–124.
- Janikowski R. Wielokryterialny model decyzyjny jako narzędzie oceny oddziaływania projektowanej działalności człowieka na środowisko Instytut Ekologii Terenów Uprzemysłowiowych. 1993.
- Janion S. M. Changes in interindividual relations as a form of population adaptation to environmental stimuli // Ekologia Polska. 1990. 37(1–2): 179–184
- Janse J. H. Van-Donk., E. Gulati, R. D. Modelling nutrient cycles in relation to food web structure in a biomanipulated shallow lake // Neth.J.Aquat. Ecol. 1995.29 (1): 67–79.
- Janse J., H. A model of nutrient dynamics in shallow lakes in relation to multiple stable states // Hydrobiologia 1997. 342/343: 1–8.
- Jans-Hammermeister, D., McGill R.C. Evaluation of tree simulation models used to describe plant residue decomposition in soil // Ecological Modelling 1997. 104:1–13.
- Janssen P. H. M., Heuberger P. S. C. Calibration of process-oriented models // Ecological Modelling. 1995. 83 (1–2): 55–66.
- Jansson B.O. Ecosystem approach to the Baltic Problem // Bull.Ecol/Res.Comm/NER. 1972. 16 (1–82)
- Jessup B.K. A strategy for simulating brown trout population dynamics and habitat quality in an urbanizing wetland // Ecological Modelling. 1998. 112(2–3): 151–167.
- Jiagang L. A theoretical model of the process of rainfall interception in forest canopy // Ecological Modelling. 1988. 42 (2):111–123.
- Joensson C., Warfvinge P., Sverdrup H. Application of the SAFE model to the Solling spruce site // Ecological Modelling 1995.83 (1–2):85–96.
- Jørgensen S. E.S. N. Nielsen. Models of the structural dynamics in lakes and reservoirs // Ecological Modelling. 1994. 74:39–46
- Jørgensen S. E. Structural dynamic model // Ecological Modelling. 1986. 31:1–9.
- Jørgensen S. E. Use of models as experimental tool to show that structural changes are accompanied by increased exergy // Ecological Modelling 1988.41 (1–2):117–126.

- Johnson C. A., M. Ulrich, I. Sigg, D. Imboden M. A mathematical model of the manganese cycle in a seasonally anoxic lake // *Limnology and Oceanography* 1991.36:1415–1426.
- Johnson L. Pattern and process in ecological systems: A step in the development of a general ecological theory // *Canadian Journal. Fish. Aquat. Sci.* 1994. 51:226–246.
- Johnson S.A., Aamolt A. Wolfpack. Tracking wolves in the wild. Lerner Publ. Co. Minneapolis. 1985. 96 p.
- Jones B.L. Some principles governing selection in self-reproducing macromolecular systems. An analog of Fisher's fundamental theorem // *J. Math. Biol.* 1978. Vol.6. N.2. pp.169–175.
- Jørgensen S. E. Structural dynamic model // *Ecological Modelling.* 1986. 31: 1–9.
- Jørgensen S. E. Use of models as experimental tool to show that structural changes are accompanied by increased exergy // *Ecological Modelling.* 1988. 41 (1–2): 117–126.
- Jørgensen S. E. Exergy and ecology // *Ecological Modelling* 1992.63:185–214.
- Jørgensen S.E. Fundamentals of ecological modelling. Elsevier Science Publishers. 1994.
- Jørgensen S. E. Models as instruments for combination of ecological theory on environmental practice // *Ecological Modelling.* 1994. 75/76:5–20
- Jørgensen S.E., Kemp-Nielsen L., Jorgensen L.A. Examination of the generality of eutrophication models // *Ecological Modelling.* 1986. 32 (2) 251–266
- Jørgensen S. E., M. J. Gromiec, (editors). Developments in Environmental Modelling, 14: Mathematical submodels in water quality systems. Elsevier Sci. Publ., Amsterdam. 1989
- Jørgensen S. E., Patten B. C, Strskraba M. Ecosystem emerging: towards an ecology of complex system in a complex future // *Ecological Modelling.* 1993. 62: 1–27.
- Jørgensen S. E., Halling B., Nielsen S. N, (ed.). Handbook of environment and ecological modelling. Lewins Pub. 1995.
- Jørgensen S. E., Odum H.T., Brown M.T. Emergy and exergy stored in genetic information // *Ecological Modelling,* 2004. v.178, n. 11-16.
- Journet A. R. P. Why reproduce? A demonstration of evolution and the origin of life // *Am.Biol.Teach.* 1982. 44:543–546.
- Juda-Rezler, K., K. Abert. Rozkład stezen i strumieni zanieczyszczen powietrza w Karkonoszach na podstawie modelowych badan symulacyjnych // *Karkonoskie badania ekologiczne. II Konferencja Dziekanow Lesny,* 17–19 stycznia 1994. Oficyna Wydawnicza Instytutu Ekologii PAN, Dziekanow Lesny. 1994. P. 29–62.
- Kadlec R. H., Hammer D. E. Modeling nutrient behavior in wetlands // *Ecological Modelling* 1988. 40(1):37–66.
- Kajak Z. *Hydrobiologia — Limnologia.* PWN, Warszawa 1998. 584 p.
- Kanehiro H., Suzuki M., Matuda K. An analysis of the fish behavior to model trap net // *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries.* 1985. 51:1983–1988.
- Kangas P. Macroscopic minimodels of deforestation and diversity // *Ecological Modelling* 199157(3–4):277–294.
- Kaoru Y. Differentiating use and nonuse values for coastal pond water quality improvements // *Environ -Resour.-Economy*1993. 3 (5):487–494.
- Kapsalis E., C. Berman M. Models of affiliative relationships among free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). II. Testing predictions for three hypothesized organizing principles // *Behaviour.* 1996. 133:1235–1263.
- Kapuscinski R. D, Lannan E. A conceptual genetic fitness model for fisheries management // *Canadian Journal. Fish. Aquat. Sci.* 1986. 43:1606–1616.
- Karafyllidis I., Thanailakis A. A model for predicting forest fire spreading using cellular automata // *Ecological Modelling.* 1997. 99 (1): 87–97.
- Karagounis I., Trosch J., Zamboni F.A coupled physical-biochemical lake model forecasting water quality // *Aquatic Science.* 1993. vol. 2. P. 87–102.
- Kareiva P. Population dynamics in spatially complex environments: Theory and data // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences.* 1990. 330 (1257):175–190.
- Karpov V.G., Krogus F.V., Krochin E.M., Menshutkin V.V. A model of the ichtyocenosis of lake Dalnye realised on electronic computer // *Verh. Internat. Verein Limnologie.* 1966. V. 16. Stuttgart. 1095–1110.
- Karpov V.G., Krogus F.V., Krochin E.M., Menshutkin V.V. Modele du biocoenose d'un lac au salmon realize sur machine calculatoire electronique // *XVI Limnologorum Conventus in Polonia. Abstracts.* 1965.
- Kaufman A., Gupta M.M. Fuzzy Mathematical Models in Engineering and Management Science // *North Holland.* 1988.
- Keen R.E., Spain J.D. Computer simulation in biology. A Basic introduction. Wiley and Son. 1992.
- Keitt T. H. Stability and complexity on a lattice: coexistence of species in individual-based model // *Ecological Modelling.* 1997. 102:243–258.
- Keller R.H., Dungan J.L. Meta-modelling: a knowledge based approach to facilitating process model construction and reuse // *Ecological Modelling.* 1999. 119(2–3) 109–116.
- Kellomaki S., Vaisanen H. Modelling the dynamics of the forest ecosystem for climate change in boreal condition // *Ecological Modelling.* 1997. 97(1)121–140.
- Kemp-Nielsen L. Modelling the vertical gradients in sedimentary phosphorus fractions // *Verh. Intern. Verein. Limnol.* 1978. 20 (1) 720–727.

- Kenttunen J. Model for a eutrophic finish lake // *Aqua fennica*. 1981. 11 (2): 49–54.
- Kerstan M. Ages and growth rates of Agulhas Bank horse mackerel — *Trachurus trachurus carpensis* — comparison of otolith ageing and length frequency analysis // *South Africa Journal of Marine Science*, 1995. 15: 137–156.
- Kertof W., Pastorok R. Survival versus competition: evolutionary compromises and delivery in zooplankton // *Verh. Intern. Verein. Limnol.* 1978. 20 362–374
- Keyfitz N. How do we know the facts in demography? // *Population and Development*, 1975, v.1: 267–288.
- Keyfitz N. Introduction to the Mathematics of Population. Addison Wesley. 1968. 450 p
- Kindlmann P., Dixon A.F.G., Gross L. J. The relationship between individual and population growth rates in multicellular organisms // *Journal of Theoretical Biology*. 1992. 157:535–542
- King C. E., Paulik G. J. Dynamics models and simulation if ecological systems // *Journal of Theoretical Biology*. 1967. 16: 45–53
- King P. D., Mercer C.F., Meekings J.S. Ecology of Black Beetle, *Heteronychus arator* (Coleoptera: Scarabaeidae) // *Populating Modelling*. N.Z.J.Agric.Res. 1981. 24:99–105.
- Kitchel J.F., Koonce J.F., O'Neil R.V., Shugart H.H., Magnuson J.J., Booth R.S. Model of Fish Biomass Dynamics // *Eastern Deciduos Forest Biota US-IBP Cont 118?* 786 — 798. 1974. Cont 118. 786–798
- Klekowski R.Z., Menshutkin V.V. Modelowanie komputerowe w ekologii. Towarzystwo Naukowe KUL.22. 178 p. (Polish).
- Klekowski R.Z. Bioenergetic budgets and their application for estimation of production efficiency // *Polskie Archiwum Hidrobiologii*. 1970. 17(30):55–80.
- Klekowski R.Z. (Ed.). The Second Polish-Soviet Antarctic Symposium // IE PAN. 1993
- Klekowski R.Z., Fisher Z. Biotntrgetica ecologiczna zwierzat zmiennocieplnych. PAN. Wyd II. Warszawa. 1993. 392 p.
- Klekowski R.Z., Menshutkin V.V. Ekologia w XXI wieku. Nauka. 2003. 4 p.
- Klekowski R.Z., Menshutkin V.V. Optimal management of the dam reservoir ecological system // *Ecohydrology & Hydrobiology*.21. 4 (435–440)
- Klekowski R.Z., Menshutkin V.V., Perzanowski K. Early warning — the idea // *Early warning of destabilization of ecological processes*. 1998.
- Klekowski R.Z., Uchmański J. Simulation model of energy flow through a *Rhisoglyphus echinopus* (Fumore et Robin, 1968) individual during its development // *Polish Ecological Studies*. 1980. 6(1): 61–80.
- Klir G.L., Folger T.A. Fuzzy sets uncertainty and information. Printer-Hall, NY. 1988. 352 p.
- Kohler P., Huth A. The effect of tree species grouping in tropical rainforest modelling: Simulation with individual-based model FORMIND // *Ecological Modelling*. 1998. 110:301–321
- Korman J., Peterman R.M., Walters C.J. Empirical and theoretical analyses of correlation in time-series bias in stock-recruitment relationship of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // *Canadian Journal of Fishery and Aquatic Science*. 1995. 52(10): 2174–2189.
- Kowal N.E. A Rationale for Modelling Dynamic Ecological Systems // *System analysis and simulation in ecology* ed. B.Patten/. 1971. 110–176
- Kozak I., Menshutkin V. An investigation of a mixed beech forest dynamics in Ukrainian Carpathians using a computer model // *Selected ecological problems of Polish-Ukrainiam Carpathians*. (Ed: Perzanowski K.) International Centre of Ecology, Bieszczady, Poland. 1997.
- Kozak I., Menshutkin V. Possibilities of application of computer modelling for prediction of tree stand succession dynamics on the example of fir-beech tree stand in the Bieszczady Mountains. *Forestry // Scientific papers of agriculture University of Poznan*. 21.
- Kozak I., Menshutkin V. Prediction of Spruce Forests Dynamics in the Polish Bieszczady and Ukrainian Besskidy Using the Computer Modelling // *Baltic Forestry*.22. 8(1) 28–34
- Kozak I., Menshutkin V. Prediction of the beech forest succession in Bieszczady Mountains using a computer modelling // *Journal of Forest Science*. 21. 47(8) 333–339
- Kozak I., Menshutkin V. An investigation of forest succession in Bieszczady Mountains using a computer model // *Folia Forestalia Polonica. Series A — Forestry*.2000. 42(6): 67–81.
- Kozak I., Menshutkin V. An investigation of forest succession in the Ukrainian Carpathians using GAP-model // *Issues of Sustainable Development in the Carpathian Region — Proceedings of the International Conference dedecded to the 30-th Anniversary of the Carpathian Biosphere Reserv*. October 13–15. 1998.
- Kozak I., Menshutkin V. An investigation of forest succession in Bieszczady Mountains using a computer model // *Folia Forestalia Polonica. Series A — Forestry*.20. 42(6) 67–81
- Kozak I., Menshutkin V. Badania sukcesji lasow w Karpatachz wykorzystaniem modelowania komputerowa(I.Kozak) // *Polska Akademia nauk*. 1998.
- Kozak I., Menshutkin V. Computer simulation of fir forest dynamics in the Bieszczady Mountains in response to climate change // *Journal of Forest Science*. 2002. 48(10) 425–431.
- Kozak I., Menshutkin V. Computer simulation of forests Ecosystem Dynamics // *Biology Bulletin*. 1998. 26(6) 586–592.
- Kozak I., Menshutkin V. Investigation of spruce forest dynamics in Bieszczady Mountains using a computer modeling (I.Kozak,) // *Ecology (Bratislava)*.22. 20(4) 371–378.

- Kozak I., Menshutkin V., Jozwina M. Modelling of beech forest dynamics in the Bieszczady Mountains in response to climate change // *Ecologia (Bratislava)*. 23. 22(3) 152–161.
- Kozak I., Menshutkin V., Klekowski R.Z. Modelowanie komputerowe w ekologii Towarzystwo Naukowe Katolickiego Uniwersytetu Lubelskiego, Lublin. 2002. 190 p.
- Kozhova O.V., Menshutkin V.V., Aschepkova K.Ya. A segmented model of dynamics of the ecosystem of the Lake Baikal considering three-dimension circulation of the water // *Proceeding of the second American-soviet symposium of the mathematical models to optimize water quality management*. Duluth US. 1980. 366 — 387
- Kozłowski J., Stearns S.C. Hypotheses for production of excess zygotes: models of bet-hedging and selective abortion // *Evolution*. 1989. 43:1369–1377.
- Kozłowski J., Wiegert R.C. Optimal age and size at maturity in annuals and perennials with determinate growth // *Evolutionary Ecology*. 1987. 1:231–244.
- Kozłowski J. Optimal energy allocation models — an alternative to the concepts of reproductive effort and cost of reproduction // *Acta Oecologica*. 1991. 12: 11–33.
- Kraeuchi N. Application of the model FORSUM to the Solling spruce site // *Ecological Modelling* 1995.83 (1–2):219–228.
- Kramer K. Selecting a model to predict the onset of growth of *Fagus sylvatica* // *Journal of Applied Ecology* 1994.31:172–181.
- Krapivin V. F., Vilkova L. P. Model estimation of excess CO₂ distribution in biosphere structure // *Ecological Modelling* 1990.50 (1–3):57–78.
- Krauchi N. Application of model FORSUM to the Solling spruce site // *Ecological Modelling*. 1995.83:219–228.
- Krebs C. J. The experimental approach to rodent population dynamics // *Oikos* 1988.52 (2):143–149.
- Krebs F., Bossel H. Emergent value orientation in self-organization of animats // *Ecological Modelling* 1997.96:143–164.
- Kremer J. N., P. Kremer. A Three-Trophic Level Estuarine Model: Synergism of Two Mechanistic Simulations // *Ecological Modelling* 1982.15(2):145–157.
- Kremer R. G. Simulating forest response to air pollution: Integrating physiological responses to sulphur dioxide with climate-dependent growth processes // *Ecological Modelling*. 1991.54(1–2):111–126.
- Krogus F.V., Krochin E.V., Menshutkin V.V. Digital simulation of ecosystem of lake Dalnye // *Preliminary papers for UNESCO-IBP Symposium of Freshwater Productivity*. Warszawa. 1970. 227–235
- Krogus F.V., Krochin E.V., Menshutkin V.V. The modelling of the ecosystem of Lake Dalnye on an electronic computer // *Productivity Problems of Freshwater*. Warszawa. 1972. 149–164
- Kros H., Warfvinge. P. Evaluation of model behavior with respect to the biogeochemistry at the Solling spruce site // *Ecological Modelling* 1995.83(1–2):255–262.
- Krysanova V., Meiner A., Roosaare J., Vasilyev A. Simulation model of the coastal waters pollution from agricultural watershed // *Ecological Modelling*. 1989.49:7–29.
- Kunz R. P., Schulze R. E., Scholes R. J. An approach to modelling spatial changes of plant carbon: nitrogen ratios in southern Africa in relation to anticipated global climate change // *Journal of Biogeography*. 1995. 22(2–3):401–408.
- Kuuluvainen T., Pukkala T. Simulation of within-tree and between-tree shading of direct radiation in a forest canopy: Effect of crown shape and sun elevation // *Ecological Modelling*. 1989. 49(1–2):89–1.
- Kuze Kazushi. Programming Inventory Control Systems with using STELLA // *IPSI Magazine*. 1990. v.26 nj.5 1–10
- Labat J.-P. Model of a shrimp population (*Philocheras trispinosus*). 2. Simulation of the energy fluxes // *Ecological Modelling*. 1991.53:95–107.
- Lacy R. C. VORTEX: A computer simulation model for population variability analysis // *Wildlife Research*. 1993. 20:45–65.
- Lagrendre L. Scientific research and discovery: process, consequences and practice // *Exelence in ecology*. 2004. O.Kinne (ed.). Internat. Ecology Institute Oldendorf. Germany. 235 p.
- Lamont B. B. Testing the effect of ecosystem composition/structure on its functioning // *Oikos*. 1995. 74 (2):283–295.
- Lampert W., Sommer U. Limnology, the Ecology of the Lakes and Streams. 1997. Oxford University Press, NY.
- Langton C.G. Studying artificial life with cellular automata // *Physica D* 1989. V.22. 120–149.
- Larkin P.A. Simulation studies of the Adams River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // *J.Fish.Res.Bd.Canada*. 1971. 28. 1493–1502.
- Larkin P., A. A. Hourston S. A model for simulation of the population biology of Pacific salmon // *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 1964. 21(5) 1245–1265.
- Lassey K. R. Conceptually simple mathematical models of filtration (and exchange) processes // *Ecological Modelling* 1983. 18:1–26.
- Lassuter R.R., Hayne D.W. A Finite Difference Model for Simulation of Dynamic Processes in Ecosystems // *System analysis and simulation in ecology* (ed. B. Patten.) 1971. 367–440.
- Lauenroth W. K., Skogerboe G.U., Flug M., (ed.) *Development in Environments Modelling*, 5: Analysis of ecological systems: state-of-the-art in ecological modelling. Elsevier Science Publishers. 1983.
- Laurila H. A. Modelling the effects of elevated CO₂ and temperature on Swedish and German spring wheat varieties with CERES-wheat and AFRC-wheat crop models // *Journal of Biogeography* 1995. 22(4–5):591–595.

- Lawson L. M., Hofmann E. E., Spitz Y. H. Time series sampling and data assimilation in a simple marine ecosystem model // *Deep-Sea Research* 1996. 43 (2–3):625–651.
- Leberg P. L., Smith M.H. Influence of density on growth of white-tailed deer // *Journal of Mammal.* 1993. 74 (3):723–731.
- Legendre P., Legendre L. Numerical ecology. Elsevier Science Publishers. 1998.
- Lehn K., Temme K. H. Fuzzy classification of sites suspected of being contaminated // *Ecological Modelling.* 1995.85 (1):51–58.
- Leimbach M. Expert system — model coupling within the framework of an ecological advisory system // *Ecological Modelling* 1994.75/76:589–6.
- Lenz R., -Haber W. Approaches for the restoration of forest ecosystems in northeastern Bavaria // *Ecological Modelling.* 1992. 63: 777–787.
- Leslie B.H. The use matrices in certain population mathematics // *Biometrics.* 1945. v. 33. 183–212
- Lett C., Mladenoff D.J., Boeder J. Comparison of a cellular automata network and an individual- based model for the simulation of forest dynamics // *Ecological Modelling.* 1999. 121 (2–3) 277–293
- Levchenko V.F. What is Information in the View of Naturalist? (Some Biological and Evolutionary Aspects) // *WESS-com* (The Journal of the Washington Evolutionary Systems Society), Washington, 1994, v.4, №.1: 41–46.
- Levchenko V.F., Menshutkin V.V. Computer simulation of evolution: Genttic and «Memetic» ways // *Computing Anticipatory Systems.* Dubois D.M. (ed). 2005. Sym.7, P. 17.
- Levins R., Puccia C.J. The controlling factor in biological communities // *Coenoses.* 1988. 3 (3):149–154.
- Lhotka L. Implementation of individual-oriented models in aquatic ecology // *Ecological Modelling.* 1994. 74:47–62.
- Lhotka L., Straškraba M. Combinatorial model of ecosystem dynamics // *Ecological Modelling.* 1987. 39(1–2) 181–2.
- Li S.Z. Markov random field modelling in computer vision. Springer. 1995.
- Li B.L. Stability analysis of a nonhomogeneous Markovian landscape model // *Ecological Modelling.* 1995. 82(3):247–256.
- Lichstein J.W., Simons T.R., Shriner S.A. Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology // *Ecological Monograph.*22. 72(3) 445–465.
- LiDianmo J. General Simulation models of insect population // *Polish Ecological Studies.* 1993. 19:7–14.
- Liestol K., Ostbye E.H., Skar J.H.Swartzman G.A. Simulation model a small rodent population // *Ecological Studies.* Fennoscandian Tundra Ecosystem. 1975. 17(273–282).
- Lima-de-Faria A. Evolution without selection. Amsterdam. 1988.
- Lindenmayer D. B., Burgman M.A., Akcakaya R. R.Lacy C., Possingham H.P. A review of the generic computer programs ALEX, RAMAS/space and VORTEX for modelling the viability of wildlife metapopulations // *Ecological Modelling.* 1995. 82 (2):161–174.
- Link W.A., Cam E., Nichols J.D. Of Bug and Birds: Markov chain Monte-Carlo for hierarchical modelling in wildlife research // *Journal of Wildlife Management.*2002. 66(2) 277–286.
- Liu D.S. Zhang S.M. Kinetic model of degradative processes in soil // *Ecological Modelling.* 1987. 37:131–138.
- Liu J., Ashton P. S. FORMOSAIC: an individual-based spatially explicit model for simulating forest dynamics in landscape mosaic // *Ecological Modelling.* 1998. 106:177–2.
- Lo N. C. H. Modeling life-stage-specific instantaneous mortality rates, an application to northern anchovy, *Engraulis mordax*, eggs and larvae // *Fishery Bulletin* 1986.84:395–406.
- Loebel D.A., Nurthen R.K., Frankham R., Briscoe D.A., Craven D. Modelling problem in conservation genetics using captive «*Drosophila*» population: Consequence of equalizing founder representation // *Zoo Biology.* 1992. 11: 319–332.
- Logofet D.O., Korotkov V. N. «Hybrid» optimization: a heuristic solution to the Markov -chain calibration problem // *Ecological Modelling.*2002. 151(1) 29–49.
- Logofet D.O., Lasnaya E.V. The mathematics of Markow models: what Markov chains can really predict in forest successions // *Ecological Modelling.* 2000. 126(2-3) 285–298.
- Łomnicki A., Ombach J. Resource partitioning within a single species population and population stability: a theoretical model // *Theoretical Population Biology.* 1984. 24:21–28.
- Łomnicki A. The place of modelling in ecology // *Oikos.* 1988. 52(2):139–142.
- Loneragan S. C. Theory and measurement of unequal exchange: A comparison between a Marxist approach and an energy theory of value // *Ecological Modelling.* 1988. 41 (1–2):127–145.
- Lorek H., Sonnenschein M. Modelling and simulation software to support individual-based ecological modelling // *Ecological Modelling.* 1999. 115(1) 190 –199.
- Lorek H., Sonnenschein M. Object-orientated support for modelling and simulation of individual-oriented ecological models // *Ecological Modelling.* 1998. 108:77–96.
- Lorenzen K. Population dynamics and management of culture-based fisheries // *Fisheries Management Ecology.* 1995. 2 (1):61–73.

- Low R., Herben T, Dieckman R. Non-manipulative estimates of competition coefficients in a montane grassland community // *Journal of Ecology* 1997.85:505–517.
- Lowerre-Barberieri S.K., Lowerri J.M., Barberieri L.R. Vulture spawning and the dynamic model of a fish populations: interface flow an individual-based simulation model // *Canadian. Journal. Fish. Aquat. Sci.* 1998. 55(10) 2244–2254.
- Ludwig, D., Levin S. A. Evolutionary stability of plant communities and the maintenance of multiple dispersal types // *Theoretical Population Biology*. 1991. 40:285–307.
- Lui D. S., Zhang M. Kinetic model of degradative processes of pesticides in soil // *Ecological Modelling*. 1987. 37:131–138.
- Lui J., Aston P.S. Individual-based simulation models for forest succession and management // *Forest Ecology and Management*. 1995. 75:157–175.
- Lum L. W. K., Armstrong N. E., Fruh E. G. Incorporation of Chemical Equilibrium, Physico-Chemical Reactions and the Simulation of Inorganic Qualities in a Reservoir Ecologic Model // *Ecological Modelling* 1981.14 (1–2):95–123.
- Luxmoore R. J, C. Begovich L, K. Dixon R. Modelling solute uptake and incorporation into vegetation and litter // *Ecological Modelling*. 1978. 5:137–171.
- Machiels M. A., Henken A. M. A dynamic simulation model for growth of the African catfish, *Clarias gariepinus* (Burchell 1822). II. Effect of feed composition on growth and energy metabolism // *Aquaculture*. 1987.60(1):33–53.
- Machiels M. A., Van Dam A. A. A dynamic simulation model for growth of the African catfish, *Clarias gariepinus* (Burchell 1822). III. The effect of body composition on growth and feed intake // *Aquaculture* 1987.60(1):55–71.
- Machiels M. A., Udo H. J. M., Van-Densen W. L. T. The use of models in the analysis and management of aquatic and terrestrial animal production systems // *Netherland Journal of Agriculture Science*. 1994. 42(1):3–10.
- Maguire, L., A, Porter J. WA spatial model of growth and competition strategies in coral communities // *Ecological Modelling*. 1977. 3:249–271.
- Mahamah, D. S. Simplified sensitivity analysis applied to a nutrient-biomass model // *Ecological Modelling* 1988.42 (2):103–109.
- Maier, H., R, G. Dandy C, M. Burch D. Use of artificial neural networks for modelling cyanobacteria *Anabaena* spp. in River Murray, South Australia // *Ecological Modelling*. 1998. 105:257–272.
- Maimaeus J.M., Blencken T., Markensten H., Persson I. Lake phosphorus dynamics and climate warming. A mechanistic model approach // *Ecological Modelling*.25. 190 (1–2) 1–14.
- Majkowski J., Bramall L. Sensitivity of bioenergetic growth models of animals to changes in the energy balance parameters // *Journal of Theoretical Biology*. 1980. 85:643–655.
- Majkowski J., Hearn W. S. Comparison of three methods for estimating the food intake of a fish // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1984. 41:212–215.
- Majkowski J., J. Uchmanski. Theoretical foundations of individual growth equations in animals // *Polish Ecological Studies*. 1980. 6:7–31.
- Majkowski J., Pilarska J., Klekowski R. Z. Simulations of energy flow through the amictic female rotifer *Brachionus rubens* Ehrbg // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1980.37:97–110.
- Makela M., Hari P. Stand growth model based on carbon uptake and allocation in individual tree // *Ecological Modelling*. 1986. 33(2–4) 205–229.
- Makhzoumi J.M. Landscape ecology as a foundation for landscape agriculture: application in Malta // *Landscape and Urban Planning*. 2000. 50(1–3) 167–177.
- Malanson G. P., Cairns D. M. Effects of increased cloud-cover on a montane forest landscape // *Ecoscience*. 1995. 2 (1):75–82.
- Malanson G., P., Armstrong P. Dispersal probability and forest diversity in a fragmented landscape // *Ecological Modelling*. 1996. 87:91–102.
- Manel S., Debouzie. D. Prediction of egg and larval development times in the field under variable temperatures // *Acta Oecologica Oecologia Generalis*. 1995. 16 (2):205–218.
- Mangel M., P. Switzer V. A model at the level of the foraging trip for the indirect effects of krill (*Euphausia superba*) fisheries on krill predators // *Ecological Modelling*. 1998. 105:257–272.
- Marani A. (editor). *Advances in environmental modelling*. Elsevier Sci. Publ, Amsterdam. 1988.
- Margalef R. *Our Biosphere Ecol. Inst. Oldendorf* (ed.O.Kinne). 1997.
- Margalef R. *Perspectives in Ecological Theory*. Univ.Chicago Press. 1968.
- Marin V.H. A simple-biology, stage-structure population model of spring dynamics of *Calanus chilensis* at Mejillones del Sur Bay, Chile // *Ecological Modelling*. 1997. 105(1): 63–83.
- Marshall I. B., Smith A. S., Selby C. J. A national framework for monitoring and reporting on environmental sustainability in Canada // *Environmental Monitoring and Assessment*. 1996.39 (1–3):25–38.
- Martin J.F., Reddy K.R. Interaction and spatial distribution of wetland nitrogen processes // *Ecological Modelling*. 1997. 105(1) 1–21.

- Mashico K., Kamaltynov R.M., Shervakov D.Y., Morino H. Genetic separation of gammarid (*Eulimnogammarus cyaneus*) population by localized topographic changes in ancient Lake Baikal // *Archiv Hydrobiol.* 1997. V.139, n.3: 378–387.
- Masters J. C., Rayner R. J. Competition and macroevolution: The ghost of competition yet to come? // *Biological Journal of the Linnean Society.* 1993. 49:87–98.
- Matear R., J. Parameter optimization and analysis of ecosystem models using simulated annealing: A case study at Station P // *Journal of Marine Research.* 1995 53 (4):571–607.
- Matternicht G. Assessing temporal and spatial changes of salinity using fuzzy logic, remote sensing and GIS. Foundation of expert system // *Ecological Modelling.* 21. 144(2–3): 163–179.
- Matthies M., Brueggemann R., Muenzer B., Schernewski G., Trapp S. Exposure and Ecotoxicity Estimation for Environmental Chemicals (E4CHEM): Application of fate models for surface water and soil // *Ecological Modelling.* 1989.47 (1–2):115–130.
- Mauchamp A., Rambal S., Lepart J. Simulating the dynamics of the vegetation mosaic: a spatial functional model // *Ecological Modelling.* 1994.71:107–130.
- Mauersberger P., Straškraba M. Two approaches to generalized ecosystem modelling: Thermodynamic and cybernetic // *Ecological Modelling.* 1987. 39(1–2):161–169.
- May R.M. (ed.) Exploitation of Marine Communities // Report of Dahem Workshop. 1984.
- May R.M. Simple mathematical model with very complicated dynamics // *Nature.* 1976. 261: 459–460.
- Maynard-Smith J. Models in ecology. Cambridge University Press. 1974.
- Maynard-Smith J. Models of evolution // *Proc. R. Soc. Lond., Ser. B.* 1983.219:315–326.
- McAllister C.D. Zooplankton rations, phytoplankton mortality and the estimation of marine production // *Univ. of Aarhus Danmark, Contrib.* 1968. 5 (1–62)
- McArdle B. H. Levels of evidence in studies of competition, predation, and disease // *New Zealand Journal of Ecology.* 1996. 20 (1):7–15
- McCarty M. A, Lindenmayer D.B. Population density and movement data for predicting mating systems of arboreal marsupials // *Ecological Modelling.* 1998. 109:193–202.
- McCauley E., W. W. Murdoch, R. M. Nisbet, W. S. C. Gurney. The physiological ecology of *Daphnia*: Development of a model of growth and reproduction // *Ecology* 1990.71:703–715.
- McClanahan T., Sala R, E. A Mediterranean rocky-bottom ecosystem fisheries model // *Ecological Modelling.* 1997. 104:145–164.
- McCormick S. Ecodisc — an ecological visual simulation // *J. Biol. Educ.* 1987.21 (3):175–180.
- McCouley E. R., Nisbet M, A. de Roos M. Structured population models of herbivorous zooplankton // *Ecological Monographs.* 1996. 66:479–501.
- McCulloch W.S. The functional organization of cerebral cortex // *Physiological Rev.* 1944, v.3: 113 –119.
- McEachron D.L., D. Baer. A review of selected sociobiological principles: Application to hominid evolution II. The effects of intergroup conflict // *J. Soc. Biol. Struct.* 1982.5:121–139.
- McNamara J. M., Houston A. I. Evolutionarily stable levels of vigilance as a function of group size // *Animal Behavior.* 1992a 43 (4):641–658.
- Meadows D.H., D. Meadows L., J. Randers W., Behrens W. Limits to Growth. 1972. Universe Press, New York.
- Medley P.A., Ninnes C.H. A recruitment index and population model for spiny lobster (*Panulirus argus*) using catch and effort data // *Canadian Journal of Fish. Aquat. Sci.* 1997. 54:1414–1421
- Meesters E.H., Bak R.P., Wastmacott S., Ridgley M. A fuzzy logic model to predict coral reef development under nutrient and sediment stress // *Conservation Biology.* 1998. 12(5), 957–965.
- Menshutkin V.V. Die mathematische Modellierung der ökologischen Systeme der Seen // *Limnologorum Conventus XVIII in Leningrad.* 1972.
- Menshutkin V.V. A mathematical modelling of lake ecological systems // *Verh. Intern. Verein. Limnol.* 1974. 18 1840–1845.
- Menshutkin V.V. The computer model of Antarctic krill population *Euphausia superba* // *Second Polish-Soviet Antarctic Symposium «Arctowski 89».* 1993.
- Menshutkin V.V., Golikov A.N. Estimation of Production Properties of Mollusk Populations // *Marine Biology.* 1973. 20 (3–16).
- Menshutkin V.V., Finenko Z.Z. Mathematical simulation of phytoplankton growth under conditions of oceanic upwelling // *Polskie Archiwum Hydrobiologii. Supplement.* 1977.
- Menshutkin V.V., Rudyakov Yu.A. Mathematical simulation of the zooplankton diurnal vertical migration // *Polskie Archiwum Hydrobiologii. Supplement.* 1977.
- Menshutkin V.V., Sorokin Yu. I. A model analysis of the ecosystem of the Rybinsk Reservoir // *Hydrobiologia.* 1980.
- Menshutkin V.V. Voronina N.M., Tzeitlin V.B. The secondary mesoplankton production of the Antarctic // *Production Premiere and Secondary. Colloq. Franco-sovietique CNEXD.* 1981.

- Menshutkin V. Fisher Z. Model prognostyczny ekologicznych ukladow gornej partii Karkonoszy // Problemy Ekologiczne Wysokogorskiej Czesci Karkonoszy. (Ed: Fischer Z.). Instytut Ekologii PAN, Dziekanow Lesny. 1995.
- Menshutkin V. V., G. Astrakhantsev P, L. Yegorova A, T. Simo I., N. Petrova A, L. Rukhovets A. Mathematical modelling the evolution an current conditions of Ladoga Lake Ecosystem // Ecological Modelling 1998.107:1–24.
- Menshutkin V., Godlewska M.. A Model of Krill Vertical Migration // XXII Polar Symposium, Wroclaw, Zamek Ksiaz. , Wroclaw. 1995. 111–118.
- Menshutkin V. I.Kozak, R.Z.Klekowski. Modelowanie elementow krajobrazu (I.Kozak, R.Z.Klekowski) Towarzystwo Naukowe Katolickiego Uniwersytetu Lubelskiego, Lublin.2003.
- Menshutkin V., Perzanowski. K. Modelowanie symulacyjne a gospodarka lowiecka // Bioskop.2004. 1: (8–10).
- Mesple F., Casellas C., Trousseller M., Bountroux J. Modelling orthophosphate evolution in high rate algal pond // Ecological Modelling. 1997. 89(1–3): 1321.
- Messier F. Ungulate population models with predation: A case study with the North American moose // Ecology. 1994. 75(2): 478–488.
- Metzker K.D., Mitsch W.J. Modelling self-design the aquatic community in a newly created freshwater wetland // Ecological Modelling. 1997. 1: 61–86.
- Midriak R. Landscape-ecological education at the Faculty of Ecology and Environmental Sciences of the Technical University in Zvolen // Ecology Bratisl, 1995.14(Suppl. 1):163–169.
- Miklos L. The general ecological model of the Slovak Socialist Republic--methodology and contents // Landscape Ecology. 1989. 3(1):43–51.
- Milton J. G., Belair J. Chaos, noise, and extinction in models of population growth // Theoretical Population Biology. 1994. 37(2):273–290.
- Minns C. K., Randall R. G., Moore J. E., Cairns V. W.A model simulating the impact of habitat supply limits on northern pike, *Esox lucius*, in Hamilton Harbour, Lake Ontario // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 1996. 53(Suppl. 1):20–34.
- Mitchell K., J. Stand description and growth simulation from low-level stereophotos of tree crown // Journal of Forestry 1975. 73:12–45.
- Mitsch W. J., M. Straskraba, S. E. Jorgensen, (editors). Development in Environments modelling, 12: Wetland modelling. Elsevier Sci.Publ, Amsterdam. 1988.
- Mitsch W. J., R. W. Bosserman, J. M. Klopatek, (editors). Development in Environments Modelling, 1: Energy and ecological modelling. Elsever Sci. Publ., Amsterdam. 1981.
- Mitsch W. J., Reeder B. C. Modelling nutrient retention of a freshwater coastal wetland: Estimating the roles of primary productivity, sedimentation, resuspension and hydrology // Ecological Modelling 1991.54 (3–4):151–187.
- Mitzker K.D., Mitsch W.J. Modelling self-design of the aquatic community in newly created freshwater wetland // Ecological Modelling, 1997. 1(1–3), 61–86.
- Miyana Y. Modelling of stratified flow and eutrophication in reservoir // Ecological Modelling. 1985. 31 (133–144)
- Mladenoff D. J., Stearns F. Eastern hemlock regeneration and deer browsing in the northern Great Lakes region: A re-examination and model simulation // Conservation Biology 1993.7 (4):889–9.
- Molofsky J. Population dynamics and pattern formation in theoretical population // Ecology. 1994. 75:30–39.
- Mooij W. M., Boersma M. An object-oriented simulation framework for individual-based simulations (OSIRIS): *Daphnia* population dynamics as an example // Ecological Modelling. 1996. 93:136–153.
- Moore J. C., De-Ruiter P. C., Hunt H. W., Coleman D. C., Freckman D. W. Microcosms and soil ecology: Critical linkages between field studies and modelling food webs // Ecology 77 (3). 1996. :694–705.
- Moore J., C. H. Zwetsloot J, P. De Ruiter C. Statistical analysis and simulation modelling of the below ground food webs of two winter management practices // Netherland Journal of Agriculture Science 1990.38:303–316.
- Moorhead D. L., R. L. Sinsabaugh, A. E. Linkins, J. F. Reynolds. Decomposition processes: Modelling approaches and applications // Science of Total Environment 1996.183 (1–2):137–149.
- Moravie M. A., Pascal J. P., P. Auger P. Investigating conopy regeneration processes thought individual-based spatial models: application to a tropical rain forest // Ecological Modelling. 1997. 104:241–260.
- Morrison F. The Art of Modeling Dynamic System. Forecasting the Chaos, Randomness and Determination., Oxford Univ.Press. 1991.
- Moskalenko Yu.E., Menshutkin V.V. Filanovskaja T.P. Some ways of simulating of cerebral blood circulation // Digest of the 7-th Intrnational Conference on medical and biological Engineering. 1967. 33–34.
- Muetzelfeldt T., Robertson D., Bundy A., Uschold M. The use of Prolog for improving the rigour and accessibility of ecological modelling // Ecological Monographs 1989. 6:9–34.
- Muir J F. A System Approach to Aquaculture and Environment Management // Aquaculture and Water Resource Management. Blackwell Science. 1996. 19–49.
- Muller F. Hierarchical approaches to ecosystem theory // Ecological Modelling. 1992. 63: 215–242.

- Muller F. State-of-art in ecology theory // Ecological Modelling. 1997. 1: 135–161.
- Muller-Feuga A. Growth as a function of rationing: a model applicable to fish and microalgae // Journ. Expl. Mar. Biol. Ecol 1999. 236(1): 1–13.
- Mur R. L., Beijdorff R. O. A model of succession from green to blue-green algae based on light limitations // Verh.Intern.Verein. Limnol. 1978. 20:2314–2321.
- Muraoka K., Fukushima T. Some considerations on adequate construction of box model and its application // Verh.Intern.Verein. Limnol. 1984. 22:136–148.
- Muratori S., S. Rinaldi. Catastrophic bifurcations in a second-order dynamical system with application to acid rain and forest collapse // Appl. Math. Model. 1989.13 (12):674–681.
- Murdoch W., Nisbet W, R. McCauleyde M., E. Roos, A.M, Gurney W. S. Plankton abundance and dynamics across nutrient levels: test of hypotheses // Ecology. 1998. 79:1339–1356.
- Murray J. D. Spatial dispersal of species // Trends in Ecology and Evolution 1988.3 (11):307–309.
- Nalimov V.V. Space, time and life. The probabilistic pathways of evolution. ICP Press. Philadelphia. 1985. 158 p.
- Newman, J. A. Patch use under predation hazard: Foraging behavior in a simple stochastic environment // Oikos 1991.61:29–44.
- Ney J. J. Bioenergetics modeling today: Growing pains on the cutting edge // Transactions of the American Fisheries Society. 1993 122:736–748.
- Nibbeling N. P., Carpenter S. R. Interlake variation in growth and size structure of bluegill (*Lepomis macrochirus*): inverse analysis of an individual-based model // Canadian. Journal Fish. Aquat. Sci. 1998. 55: 387–396.
- Nikolaenko N.N., Menshutkin V.V. Perceptual space and the functional asymmetry of the brain // Computational models of hearing and vision. 1984.
- Nisbet R. M., Gurney W.S.C., Murdoch W.W., McCauley E. Structured population models: A tool for linking effects at individual and population level // Biological Journal of the Linnean Society. 1989. 37(1–2):79–99.
- Nishimura S. The zoogeographical aspects of Japan Sea // Publ. Set. Marine Biology. Lab. Kyoto Univ.v.17, №2, 3–67.
- Niven B. S. The ecosystem as an algebraic category: A mathematical basis for theory of community and ecosystem in animal ecology // Coenoses. 1988. 3 (2):83–87.
- Noble R. The role of expert systems in vegetation science // VEGETATIO. 1987 69 (1–3):115–121.
- Nogueira E. F., Perez F., A. Rios A. F. Modelling Nutrients and Chlorophyll a Timer Series in an Estuarine Upwelling Ecosystem (Ria de Vigo: NW Spain) Using Box-Jenkis Approach // Estuarine Coastal and Shelf Sciences. 1998. 46:267–286.
- Norro A., Frankignoulle M. Biogeochemical box modelling at small scale: application to inorganic carbon cycle in the Bay of Calvi // Ecological Modelling. 1996. 88(1–3) 101–112.
- Novellie P. A, Millor P. S, Loyd P.H. The use VORTEX simulation models in a long term program of re-introduction of endangered large mammal the Cape mountain zebra (*Equus zebra zebra*) // Acta Oecologica. 1997. 17:657–671.
- Nyholm N. A mathematical model for growth of phytoplankton // Mitt. Internat. Verein.Limnol. Symposium Experimental Use of Algal Cultures in Limnology. 1978. 21: 193–206.
- O'Sullivan P., Reynolds C.S.(eds.) The Lake Handbook.21. Blackwell Science Lmd. Oxford. 437 p.
- Oaki K. Entropy balance in Lake Biwa // Ecological Modelling 1987.37:235–248.
- O'Brien J.J., Wroblewski J.S. A simulation of the mesoscale distribution of the lower marine trophic levels of West Florida // Investigation Pesquera. 1973. 37:193–244.
- Odum H.T., N. Peterson. Simulation and evaluation with energy system block // Ecological Modelling 1996. 93:155–173.
- Odum H.T. Environment, Power and Society. John Wiley & Son. 1970.
- Ogihara Y., K. Zic, J. Imberger, S. Armfield. A parametric numerical model for lake hydrodynamics // Ecological Modelling 1996. 86 (2–3):271–276.
- Ohta T. 1988.Further simulation studies on evolution by gene duplication // Evolution 42:375–386.
- Okada M., Aiba S., Sudo R. Simulation on emergence and/or disappearance of waterbloom of *Microcystis aeruginosa* in eutrophic lake // Verh.Internat.Verein.Limnol. Congress in Japan. 1981. V. 21:1421–1426.
- O'Keeffe J. H., Danilewitz D. B, Bradshaw J. A. An «expert system» approach to the assessment of the conservation status of rivers // Biological Conservation. 1987. 40(1):69–84.
- Oker-Blom P., Pukkala T., Kuuluvainen T. Relationship between radiation interception and photosynthesis in forest canopies: Effects of stand structure and latitude // Ecological Modelling 1989. 49 (1–2):73–87.
- Oksanen L. Evolution of exploitation ecosystems I. Predation, foraging ecology and population dynamics in herbivores // Evolutionary Ecology. 1992. 6 (1): 15–33;
- Olinger S.V., Aber J.D., Fedores C.A. Estimating regional productivity and water yield using an ecosystem model linked with GIS // Landscape and Urban Planning. 1998. 13(5) 223–234.
- O'Neill R. Is it time to bury the ecosystem concept? (with full military honors, of course!) // Ecology.21. 82(1) 3275–3284.
- O'Neill R.V. Indirect estimation of energy fluxes in animal food webs // J. Theoretical Biology. 1969. v.22:284–290.

- Onstad D. W. Population-dynamics theory: The roles of analytical, simulation, and supercomputer models // *Ecological Modelling*. 1988. 43 (1–2):111–124.
- Orlob G., T. Mathematical models of lakes and reservoirs // *Lake and Reservoirs Ecosystem, Ecosystem of World*. V. 23. Amsterdam. 1984.43–62.
- Orzack S. H. Population dynamics in variable environments. V. The genetics of homeostasis revisited // *American Naturalist* 1985125 (4):550–572.
- Ottoson F., Abrahamson O. Presentation and analysis of a model simulating epilimnetic and hypolimnetic temperature in lakes // *Ecological Modelling* 1998110:233–253.
- Pagel M. D., Harvey P. H., Godfray H. C. J. Species-abundance, biomass, and resource-use distributions // *American Naturalist* 1991.138 (4):836–850.
- Pahl-Wostl C. Dynamic structure of food web model: comparison with a food chain model // *Ecological Modelling*. 1997.1:103–122.
- Pahl-Wostl C. Sensitivity analysis of ecosystem dynamics based on macroscopic community descriptors: a simulation study // *Ecological Modelling*. 1994. 75/76:51–62
- Park R.A., O'Neil R., Shugart H., Goldstein R., Booth R., Mankin J.B., Bloomfield J., A generalized model for simulating lake ecosystem // *Simulation*. 1974. 23(2) 33–50
- Park S.S., Lee Y.S. A water quality modeling study of the Nakdong River, Korea // *Ecological Modelling*. 22. 152(1) 65–75.
- Parker R.A. Environmental Periodicity and Ecosystem Stability // *Ecological Modelling*. 1975. 191–103.
- Parker R.A. The influence of environmental driving variable on the dynamics of an aquatic ecosystem model // *Verh.Intern.Verein. Limnol*. 1975. 19 47–55.
- Parker R.R. Selective predation among juvenile salmoid fishes in the British Columbia Inlet // *J.Fish.Res.Bd.Canada*. 1971. 28 (1503–1510).
- Parker R. A. Temporal variation, spatial heterogeneity, and competition for resources in plankton systems: A theoretical model // *American Naturalist* 1982.125 (3):431–464.
- Parkin T. B., Robinson J. A. Stochastic models of soil denitrification. *Applied and Environmental Microbiology*. 1989.55 (1):72–77.
- Parrott L., Kok R. A generic, individual based approach to modelling highertrophic levels in simulation of terrestrial ecosystems // *Ecological Modelling*. 22. 154 (1–2) 151–178.
- Patoucheas D. P., Stamou. G. Non homogeneous Markovian models in ecological modelling: A study of zoobenthos dynamics in Thermaikos Gulf, Greece // *Ecological Modelling*. 1993. 66:197–215.
- Patten B. C. Ecological systems engineering: toward integrated management of nature and human complexity in the ecosphere // *Ecological Modelling*. 1994. 74:91–101.
- Patten B. C. Synthesis of chaos and sustainability in nonstationary linear dynamic model of American black bear (*Ursus americanus* Pallas) in Adirondack Mountains of New York // *Ecological Modelling*. 1997. 1:11–42.
- Patten B. C., Odum E.P. The Cybernetic Nature of Ecosystems // *American Naturalist*. 1981. 118 (6):886–895.
- Patten B.C. (ed.) *Complex Ecology*. New Jersey Prentice Hall. 1995.
- Patten B.C. Environments: realistic elementary particles in ecology // *American Naturalist*. 1982. 119 (179–219).
- Patten B.C. Mathematical models of plankton production // *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*. 1968. 53(3) 375–408.
- Patterson K. R. Modelling the impact of the disease-induced mortality in an exploited population: the outbreak of the fungal parasite *Ichthyophonus hoferi* in the North Sea herring (*Clupea herengus*) // *Canadian.Journal.Fish.Aquat.Sci*. 1996. 53:2870–2887.
- Pausas I., G, M. Austin P.A forest simulation model for predicting eucalypt dynamics and habitat quality for arboreal marsupials // *Ecological Applications* 1997.7/3:921–933.
- Pawłowski W., J. Computer simulation of growth of a spruce stand using the PICEAT model. -*Ekologia Polska* // *Ekologia Polska*. 1996. 44(3-4):333–349.
- Pella J.J., Tomilson P.K. A generalize stock production model // *Inter-American tropical tuna commision Bull.*, 1969. v.13. N3421–458.
- Peng G., Leslie L.M., Shoo Y. (ed.). *Environmental Modelling and Prediction*. Springer.2002.
- Perkel D., Moore G.P., Segundo J.P. Investigation of neuron dynamics of *Aplysia* // *Biomedical Sciences Instrumentation*, 1963, 12(1): 397–402.
- Perrin N. Optimal resource allocation and the marginal value of organs // *American Naturalist*. 1992. 139:1344–1369.
- Pielou E.C. *An Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley- Interscience. 1969.
- Pinder G.F., Leslie L.M., Shao Y. *Groundwater Modelling using GIS*. Wiley and Son. 2002.
- Platt T., Mann K.H., Ulanowicz R.E. (eds.) *Mathematical models in biological oceanography* Unesco Press. 1981..
- Poethke H.J., Kaiser H. A simulation approach to evolutionary game theory: The evolution of time-sharing behavior in a dragonfly mating system // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1985.18:155–163.
- Pollett P. K. Modelling the long-term behavior of evanescent ecological systems // *Ecological Modelling*. 1996.86 (2–3):135–139.

- Porter J. H., Dueser R. D. A comparison of methods for measuring small-mammal dispersal by use of a Monte-Carlo simulation model // *Journal.-Mammal.* 1989.70:783–793.
- Poston T., Steward. I. Catastrophe theory and its applications Pitman. 1978.
- Poulik G. J., Beyliff W. H. A generalized computer program for the Ricker model of equilibrium yield per recruitment // *Journal of the Fisheries Research Board of Canada.* 1967. 24: 244–237.
- Powell E. N., Klinck J. M., Hofmann E. E., Ray S. M. Modeling oyster populations. IV: Rates of mortality, population crashes, and management // *Fishery Bulletin.* 1994. 92:347–373.
- Prentice I., Sykes C. M., Cramer T. W. A simulation model for transient effects of climate change on forest landscapes // *Ecological Modelling* 1993.65:5–70.
- Prestidge M. C., A. H. Taylor. A modelling investigation of the distribution of stratification and phytoplankton abundance in the Irish Sea // *Journal of Plankton Research.* 1995. 17 (7):1397–1420.
- Pretzsch H., Kahn M. Modelling growth of Bavarian mixed stands in changing environment // *IUFRO XX World Congress. Caring for the Forest: Research in a Changing World* (6–12 aug. 1995). 1996. 2:234–248.
- Prikryl I. Computer model of fish growth in ponds // *Production,-Environ and Qual. Ghent Belgium-BELGIUM European Aquaculture Society.* 1993. no. 18. pp. 309-313. V. 18, 309–313.
- Prikryl Z. Prikrylova D., Votruba J. Soybean-VAM-Rhizobium symbiosis: A mathematical model // *Ecological and Applied Aspects of Ecto and Endomycorrhizal Ass. Mejsstrik V. (ed.)* 1990. vol. 29, no. 1–4. pp. 311–315.
- Proszynski J.A. Theoretical Model of Faunal Evolution and Intercontinental Exchange // *Bulletin de l'Academie Polonaise de Sciences Serie de Sciences Biologiques.* 1980. 28:353–356.
- Provencher L., Vickery W. Territoriality, vegetation complexity, and biological control: The case for spiders // *American Naturalist.* 1988.132:257–266.
- Prugel-Bennet. A Modelling evolving population // *Journal of Theoretical Biology.* 1997.181:81–95.
- Pugliese A., J. Kozłowski. Optimal patterns of growth and reproduction for perennial plants with persisting or not persisting vegetative oarts // *Evolutionary Ecology* 1990.4:75–89.
- Pykh Y., A. J. Malkina-Pykh. G. POLMOD.PEST — the model of pesticides dynamics in the elementary ecosystem // *Ecological Modelling* 1997. 98:215–236.
- Queller D. C. Kin selection and frequency dependence: A game theoretic approach // *Biological Journal of the Linnean Society.* 1984. 23:133-143
- Quinn J. F., A. E. Dunham. On hypothesis testing in ecology and evolution // *American Naturalist.* 1983 122 (5):602–617.
- Radford P. J Black for Interdisciplinary methods for successful ecological simulation // *Ecological Modelling.* 1996. 86 (2–3):265–270.
- Rady M., El-Sabh A, M. Murty I, T. Backhaus S, J. Residual Circulation in the Gulf of Suez, Egypt // *Estuarine Coastal and Shelf Sciences.* 1998. 46:205–220.
- Rajar R., CetinaM. Hydrodynamic and water quality modelling: an experirience // *Ecological Modelling.* 1997. 101:195–208.
- Rand P.S., Scandol J.P., Walter E.F. NerkaSim: A research and educational tool to estimate the marine life history of Pacific salmon in dynamic environment // *Fisheries.* 1997. 22(10): 6–13.
- Rao P. S., C. Jessup., R. E. Reddy, K. R. Simulation of nitrogen dynamics in flooded soils // *Soil Science* 1984.138 (1):54–62.
- Rapport D. J. Myths in the foundations of economics and ecology // *Biological Journal of the Linnean Society.* 1991.44 (3):185–202.
- Rauscher H. M., Smith D. W, Sharik T. L. Forest management gaming model of the nitrogen cycle in Appalachian upland oak forests // *Ecological Modelling* 1983.20 (2–3):175–199.
- Reckhow K.H., Chapra S.C. Confirmation of water quality model // *Ecological Modelling.* 1983. 20(2–3), 113–133.
- Reed J., Stenseth N. C. Evolution of cannibalism in an age-structured population // *BULL. MATH. BIOL..* 1984. 46 (3):371–377.
- Rees M., Westoby M. Game-theoretical evolution of seed mass in multy-species ecological models // *Oikos.* 1997 78:116–126.
- Reiche E.W. Modelling water and nitrogen dynamics on catchment scale // *Ecological Modelling.* 1994. 75/76 (371–384).
- Renshaw E. Modelling biological populations in space and time // *Cambridge Studies in Mathematical Biology.* 1991. 11.
- Reynolds C. Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory // *Excellence in ecology.* 1997. 9. Ecology institute.
- Reynolds J., Acock B. Predicting the response of plants to increasing carbon dioxide: a critique of plant growth models // *Ecological Modelling* 1985.29:107–129.
- Reynolds J., Acock B. Modularity and genericness in plant and ecosystem modelling // *Ecological Modelling.* 1997. 94:7–16.
- Rice K., Jain S. Plant population genetics and evolution in disturbed environments // -S. T. A. Pickett, -P. S. White, (ed.) «The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics». 1985. 287–303.

- Rice W. R. Disruptive selection on habitat preference and the evolution of reproductive isolation: A simulation study // *Evolution* 1984.38:1251–1260.
- Richey J.E., Devol A.H., Perkins M.A. Diel phosphate in Lake Washington // *Verh.Intern.Verein. Limnol.* 1975. 19(1) 222–228.
- Ricker W.E. Effects of size-selective mortality and sampling bias on estimates of growth, mortality, production, and yield // *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 1969.29:479–538.
- Ricker W.E. Linear regressions in fishery research // *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 1973. 30:409–434.
- Ricker W.E. Cycles of abundance among Fraser River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // *Canadian Journal of Fishery and Aquatic Science*. 1997. 54(4): 950–968.
- Ricker W.E. Stock and recruitment // *Canadian. Journal. Fish. Aquat. Sci.* 1954.11(5): 25–67.
- Rigler F. H. Recognition of the Possible: An Advantage of Empiricism in Ecology // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1982.39:1323–1331.
- Rigler F.H., Peters R.H. Science and limnology. 1998. O.Kinne (ed.). Excellence in ecology. Internat. Ecology Institute. Oldendorf. Germany. 239.p.
- Riley G.A mathematical model of regional variation in plankton // *Limnology & Oceanography*. 1965. 10 (sup. R) 202–215.
- Riley G.A., Stommel H., Bumpus D.F. Quantative ecology of plankton of the Western North Atlantic // *Bull.Bingham oceanogr. Coll.* 1949. 12(3) 1–169.
- Ritchie, J. R. An expert system for a rangeland simulation model // *Ecological Monographs* 1989.6:91-105.
- Ritchie, S. A.A simulation model of water depth in mangrove basin forests // *J. American. Mosq. Control Assoc.* 1990. 6 (2):213–222.
- Rizzotto M., Focardy S.A physiology-based model of self-motivated here in relation to its ecology // *Ecological Modelling*. 1997. 95:191–209.
- Robb C.A., Peterman R.M. Application of Bayesian decision analysis to management of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // *Canadian.Journal.Fish.Aquat.Sci.* 1998. 55(1)86–98.
- Robertson A., Scavia D. Ecosystem and water quality modelling during IFYGL // *Verh. Intern. Verein. Limnol.* 1978. 20: 311–316.
- Rodenhouse N. L., Sherry T.W, Holmer R. T. Site-depended regulation of the population size: a new synthesis // *Ecology*. 1997. 78:2025–2042.
- Rohani P. T., Lewis J. D., Grunbaum D, Ruxton G. D. Spatial self-organization in ecology: pretty patterns or robust reality? // *Trends in Ecology and Evolution*. 1997. 12:70–74.
- Romanowski J., Matuszkiewicz J., Bouwma I.M. Kowalczyk K., Kowalska A., Kozłowska A., Solon J., Middendrop H., Reijnen R., Rozemeijer R., van der Sluis T.(red.) Evaluation of ecological consequences of development scenarios for the Vistula River ValleyPAN, Alterra. 2005.
- Rose K. A., Swartzman G.L., Kindig A.C., Taub F.B. Stepwise iterative calibration of a multi-species phytoplankton-zooplankton simulation model using laboratory data // *Ecological Modelling*. 1988. 42:1–32.
- Rosenberg R. S. Simulation of genetic populations with biochemical properties. I -The model // *Mathematical Biosciences*. 1970. 7:223–257; 8:1–37.
- Ross A. H., Nisbet R. M. Dynamic models of growth and reproduction of the mussel *Mytilus edulis* L // *Functional Ecology*. 1990. 4:777–787.
- Rothschild B. J. Food-signal theory: Population regulation and the functional response // *Journal of Plankton Research*. 1991.13 (5):1123–1135.
- Rothschild B. J., Ault J. S. Linkages in ecosystem models. South African // *Journal of Marine Science* 1992.12:1101–1108.
- Roughgarden J. Gaines., S, Possingham H. Recruitment dynamics in complex life cycles // *Science (Washington D C)* 1988.241:1460–1466.
- Rousefell G.A., Everhart W.H. Fishery Science, its methods and applications. 1953.
- Ruardij P., Baretta J.W., Baretta-Bekker J.W. SESAME, a software environment for simulation and analysis of marine ecosystems // *Netherlands Journal of Sea Research*. 1995. 33 (3–4). 261–270.
- Ruardij P., J. W. Baretta, J. G. Baretta-Bekker. SESAME, a software environment for simulation and analysis of marine ecosystems // *Netherlands Journal of Sea Research* 1995.33 (3–4). 261–270.
- Ruardij P., Van-Raaphorst W. Benthic nutrient regeneration in the ERSEM ecosystem model of the North Sea // *Netherlands Journal of Sea Research* 1995.33 (3–4):453–483.
- Rudd W. G., Herzog D.C., Newsom L.D. Hierarchical models of ecosystems // *Environmental Entomology*. 1984. 13 (2):584–587.
- Running S. W., Coughlan J. C.A general model of forest ecosystem processes for regional applications. I. Hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes // *Ecological Modelling* 1988.42:125–154.

- Running, S., W. Testing FOREST-BGC ecosystem process simulation across a climatic gradient in Oregon // *Ecological Application*. 1994:238–267.
- Russo T. Parental and oblique transmission and interaction between traits in the evolution of non-genetic traits: Suggestions for a cultural ecology // *Coenoses*. 1987. 2(2):85–95.
- Rutherford M. C., Callaghan M. O, Hurford J. L., Powrie L. W., Schulze R. E., Kunz R. P, Davis G. W., Hoffman M. T., Mack F Realized niche spaces and functional types: A framework for prediction of compositional change // *Journal of Biogeography*. 1995.22 (2–3):523–531.
- Ruxton G., D., L. Saravia A. The need for biological realism in the updating of cellular automata models // *Ecological Modelling*. 1998. 107:105–112.
- Saila S.B., Shappy R.A. Random movement and orientation in salmon migration // *Jour. Cons. int. Expl. Mer*. 1963. 28(1) 153–166.
- Saleson M-J., Trebault J-M. Simulation model of mesoscopic reservoir (Loc de Parelop, France).MELODIA — an ecosystem management model // *Ecological Modelling*. 1996. 84(1–2) 163–187
- Salo E.O., Paulik G.J. Miller D.M. Ecology of Everett Bay. Research in fisheries. Univ. of Washington Cont. 20. 1967. 20–25.
- Salomonsen J. Examination of properties of exergy, power and ascendancy along a eutrophication gradient // *Ecological Modelling*. 1992. 62:171–181.
- Salski A. Fuzzy -knowledge based models in ecological research // *Ecological Modelling*. 1992. 53:103–112.
- Sanders F. E., Buwalda J. G Tinker, P. B. A note on modelling methods for studies of ectomycorrhizal systems // D. Atkinson, K. K. S. Bhat, M. P. Coutts, P. A. Mason D. J. Reads, (editors). *Tree Root Systems and their mycorrhizas*. 1983.V. 71(no.1-3),. 507–512.
- Sandhaug A., Kjelson S., Wielogalski F. E.A mathematical simulation model for terrestrial tundra ecosystems // Wielogalski E, (editor). *Ecological Studies. Fennoscandian Tundra Ecosystem*. 1975.V. 17.,. 251–266
- Santos R., Nyman M., Sosa P. Population modelling *Gelidium sesquipedale* (Rhodopyta, Gelidiales) // *Journal of Applied Phytology*. 1998. 10(3): 261–272.
- Sarkar A. K., Roy A. B. Role of herbivore attack pattern in growth of plant populations // *Ecological Modelling*. 1989 45 (4):307–316.
- Sarnelle O. Predicting the outcome of trophic manipulation in lakes — A comment on Harris (1994) // *Freshwater Biology* 1996.35 (2):339–342.
- Sato K. Single and multiarmed spatial patterns in cellular automaton model for an ecosystem // *Journal Phys. Soc.Japan*. 1990.:4204–4207.
- Scavia D., Powers W. F., Canale R. P., Moody J. L. Comparison of First-Order Error Analysis and Monte Carlo Simualtion in Time-Dependent Lake Eutrophication Models // *Water Resour. Res*. 1981.17 (4):1051–1059.
- Schaffer W. M., Kot M. Do strange attractors govern ecological systems? // *Bioscience*. 1985. 35 (6):342–350.
- Schall P. Application of the model FIWALD to the Solling spruce site // *Ecological Modelling*. 1995 83 (1–2):151–162.
- Schauser I., Hupfer M., Bruggemann R. Sensitivity analysis with a phosphorus diagenesis model (SPIEL) // *Ecological Modelling*. 2005. 190 (1–2) 87–98.
- Scheffer M. Fish and nutrients interplay determines algal biomass: A minimal model // *Oikos* 62. 1991 (3):271–282.
- Schmitz O., J, G. Booth. Modelling food web complexity: The consequences of individual-based spatial explicit behavioral ecology on trophic interactions // *Evolutionary Ecology* 1997. 11:379–398.
- Schoener T. W. Time budgets and territory size: Some simultaneous optimization models for energy maximizers // *American Zoologist* 1987.27:259–291.
- Schuster H.G. *Deterministic Chaos. An Introduction*. WCH ,Weinheim. 1988.
- Schwartz M. W., Hoeksema J.D. Specialization and recourse trade: biological markets as a model of mutualisms // *Ecology*. 1998. 79:1029–1038.
- Seatre P. Decomposition, microbial community structure and earthworm effects along a birch-spruce soil gradient // *Ecology*. 1998 79:834–846.
- Sekine M., Nakanishi H., Ukita M. Study on fish mortality caused by the combined effects of pesticides and changes in environmental conditions // *Ecological Modelling*. 1996.86 (2–3):259–264.
- Selencon M., J, J. Thebault M. Simulation model of mesotrophic reservoir (Lac de Pareloup, France): MELODIA, an ecosystem reservoir management model // *Ecological Modelling*. 1996.84:163–187.
- Sen M. K., M. K. Jun. Theoretical aspects and principles of the MONTAN project // *ECOLOGIY-BRATISL* 1995.14(Suppl. 2):149–168.
- Sequeira R. A, Olson R. L., McKinon J. M. Implemental generic, object-oriented models in biology // *Ecological Modelling*. 1997. 94:17–31.
- Sequeira R. A., Sharpe P. J. H., Stone N. D., El-Zik K. M., Makela M. E. Object-oriented simulation: Plant growth and discrete organ to organ interactions // *Ecological Modelling*. 1991. 58 (1–4):55–89.
- Sexton W.T. Ecosystem management: expanding the resource management «toolkit» // *Landscape and Urban Planning*. 1998. 40(103–112).

- Santos R., Nyman M., Sosa P. Population modelling of *Gelidium sesquipedale* (Rhodophyta, Gelidiales) // *Journal of Applied Phytology*, 10(3): 261–272.
- Sharp G., Y., Francis R. C. An energetic model for the exploited yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, population in Eastern Pacific Ocean // *Fishery Bulletin*. 1975. 74 1:36–50
- Shugart H. H., West S. Forest succession models // *Bioscience* 1980. 30:308–313.
- Shugart H. H. A theory of forest dynamics (The Ecological Implications of Forest Succession Models). Springer. 1984. 278 p.
- Shugart H. H., Crow R. J., Hett M. Forest succession models: A rationale and methodology for modelling forest succession over large regions // *Forest Science* 1973. 19:203–212.
- Shugart H., Urban L. Factors affecting the relative abundances of forest tree species // *Toward a more exact ecology*. 1989. 249–273.
- Shukla J. B., Hallam T. G., Capasso V., (editors). *Development in Environments Modelling*, 11: Mathematical modelling of environmental and ecological systems. Elsevier Sci. Publ., Amsterdam. 1987.
- Sibly R., P. Calow, N. Nichols. Are patterns of growth adaptive? // *Journal of Theoretical Biology* 1985.112 (3):553–574.
- Sibly R., P. Calow. Ecological compensation — a complication for testing life-history theory // *Journal of Theoretical Biology* 1987.125 (2):177–186.
- Signes M. J., Bijma C., Hemleben R. O. A model for planktic foraminiferal shell growth // *Paleobiology*. 1993. 19:71–91.
- Silva J., Raventos J. H., Caswell H., Trevisan M. C. Ecological impact classification with fuzzy sets // *Ecological Modelling* 1997. 96:1–10.
- Silva J., Raventos J. H., Caswell H., Trevisan M. C. Population responses to fire in a tropical savanna grass, *Andropogon semiberbis*: a matrix model approach // *Journal of Ecology*. 1991. 79:345–356.
- Silvert W. Modelling for managers // *Ecological Modelling*. 1989. 47 (1–2):53–64.
- Simms E. L., Rausher M. D. Costs and benefits of plant resistance to herbivore // *American Naturalist* 1987.130:570–580.
- Sjoberg S., Wulff F., Wahstrom P. Computer simulation of hydrochemical and biological processes in Baltic // *Cons. Asko Lab*. 1972. 1 (1–91).
- Sklar F., H., R. Costanza, J. Day W. Dynamic spatial simulation modelling of coastal wetland habitat succession // *Ecological Modelling* 1985.29:261–281.
- Skogen M. D., Svendsen E., Berntsen J., Aksnes D., Ulvestad K. B. Modelling the primary production in the North Sea using a coupled three-dimensional physical-chemical-biological ocean model // *Estuarine Coastal and Shelf Sciences*. 1995. 41(5):545–565.
- Skovsgaard J. P. Design performance and evaluation of models for forest stand dynamics // *Ecological Modelling* 1997.98:1–86.
- Skriver H., Mortensen H. B., Gudmandsen P. Calibration and modelling of MAESTRO 1 polarimetric SAR data of a forest area in Les Landes, France // *Int.-J.-Remote-Sens* 1994. 15 (14):26737–27754.
- Slatkin M. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations // *Evolution*. 1993. 47: 264–279.
- Slobodkin L. *Growth and Regulation of Animal Populations*. Holt. 1964.
- Smith F., E. Effects of enrichment in mathematical models // *Eutrophication: causes consequents, corrections* «Natural Academy of Science». 1969. P. 631–645.
- Smith G., C. An analysis of the form of density dependence in a simulation model a seasonal breeder undergoing control // *Ecological Modelling*. 1997. 95:181–189.
- Snow J.T. *Modelling the Earth System or How I Came to Knew and Love STELLA* // Univ. of Oklacoma.2001.
- Soetaert K., P. Herman M., J. Middelburg J. Dynamic response of deep-sea sediments to seasonal variations: A Model // *Limnology and Oceanography* 1996.41:1651–1668.
- Solidoro C., Dejak C., Franco D., Pastres R., Pecenic G. A model for macroalgae and phytoplankton growth in the Venice Lagoon // *Environ. Internat.* 1995. 21 (5):619–626.
- Solomon A., Kaupp N., I. Toward ecological sustainability in Europe: Climate, water resource, soils and biota, International Institute of Applied System Analysis. Edition, Luxenberg. Austria. 1990.
- Solomon D., S. Simulation of development of natural and silviculturally treated stands of even-aged northern hardwoods // *Growth models for trees and stand simulation*. V. 30. Stockholm, Department of Forest Yield Research. Royal College of Forestry. 1974.327–352
- Somlyódy L., Kóncsos L. Influence of sediment resuspension on the light condition and algal growth in Lake Balaton // *Ecological Modelling*. 1991. 57(1):173–192.
- Soncini-Sessa R., Rizzoli A., Ville L., Weber E.T WOLE: a software for planning and management of water reservoir network // *Hydrological Science Journal*. 1999. 44(4) 619–631
- Spellenberg I. F. *Monitoring ecological changes*. Cambridge University Press. 1992.
- Stankovski V., Debeljak M., Bratko I., Adamic M. Modelling the population dynamics of red deer (*Cervus elaphus* L.) with regard to forest development // *Ecological Modelling*. 1998. 108:145–153.

- Starfield A. M., Bleloch A. L. Expert systems: An approach to problems in ecological management that are difficult to quantify // *Journal of Environmental Management* 1983.16(3):261–268.
- Starfield A., M. A pragmatic approach to modelling for wildlife management // *Journal of Wildlife Management* 1997. 61:261–270.
- Statzner B. Factors that determine the benthic secondary production in two lake outflows — a cybernetic model // *Verh. Internat. Verein. Limnol. Congress in Denmark*. 1978. V. 20., P. 1517–1522
- Steel J.H. The Structure of Marine Ecosystem. Hervars Univ. Press. 1974.
- Steiner F., Brooks K. Ecological Planning: A Review // *ENVIRON. MGMT.* 1981.5(6):495–505.
- Stenseth N. C. The Red Queen hypothesis--Darwinism and ecology // *Fauna-Blindern*. 1987.40:56–63.
- Stenseth N. C. Energy model for individual small rodents and its significance in general population theory // *Ecological Studies*. 1975. V. 17:283–299.
- Stenseth N.C., Smith J. M. Coevolution in ecosystems: Red queen evolution or stasis // *Evolution* 1984.38:870–880.
- Stephenson R. L., Lane D. E. Fisheries management science: A plea for conceptual change // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1995.52 (9):2051–2056.
- Stepien Z.A. Bilans energetyczny rozkruska korzenowego *Rhisoglyphus echinopus* (Fumore et Robin, 1968) (*Acarina: Acaridae*) w czasie jego rozwoju. Rozprawa doktorska. Inst. Ekologii PAN. 1970. 103 p.
- Sterba H. Forest decline and increasing increments — a simulator study // *Forestry* 1995.68:153–163.
- Sterba H., R. Manserud A. Applicability of the forest sand growth simulator PROGNAUS for Austrian part of Bohemian Massif // *Ecological Modelling* 1997. 98:123–134.
- Sterbacek Z., Skopek V., Zavazal V. A composite landscape ecology prognostic expert system--COLEPES. Part I. System philosophy and design // *Ecological Modelling*. 1990b 50:145–156.
- Sterbacek Z., Pomije J., Skopek V., Vokoun J. A composite landscape ecology prognostic expert system — COLEPES. Part II. Application of the heuristic model HLEPES to prognoses of forest structures more resistant to immissions and climate change // *Ecological Modelling* 1990a 52:225–233.
- Stockwell J., D, B. Johnson M. Refinement and calibration of a bioenergetic-based foraging model for kokanee (*Oncorhynchus nerka*) // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1997.54: 2659–2676.
- Stone L., Eilam E., Abelson, A., Ilan M. Modelling coral reef biodiversity and habitat destruction // *Marine Ecology Progress Series* 1996. 134 (1–3):299–302.
- Straškraba M., A. H. Gnauck. Developments in environmental modelling, 8: Freshwater ecosystems; modelling and simulation. 1985. Elsevier Sci. Publ, Amsterdam.
- Straškraba M. Ecotechnological models for reservoir water quality management // *Ecological Modelling*. 1994.74:1–38.
- Straškraba M. Cybernetic Theory of Ecosystems // *Ekosysteme. Modelling and Simulation*. 1995. P. 31–52.
- Straškraba M. Lake and Reservoir management // *Verhandl. International Verein Limnology* 1996. 26:193–209.
- Stroosnijder L. Modelling the effect of grazing on infiltration, runoff and primary production in the Sahel // *Ecological Modelling* 1996.92 (1):79–88.
- Sturis J., Knudsen C. Modelling seasonal predator-prey interactions // *Journal of Theoretical Biology*. 1996.178 (1):99–103.
- Sturtevant B.R. A model of wetland vegetation dynamics in simulated beaver impoundments // *Ecological Modelling*. 1998. 112(2-3): 195–225.
- Sugihara G., May R. M. Applications of fractals in ecology // *Trends in Ecology and Evolution* 1990.5 (3):79–86.
- Sullivan A., D, Clutter J. L. A simultaneous growth and yield model for loblolly pine // *Forest Science*. 1972. 49:208–210.
- Sutcliffe D., Jones C. W. Eutrophication: Research and Application to water supply. Freshwater Biology Association, London. 1992.
- Sutherland W.J. Evolution and fisheries // *Nature (Lon.)*, 1990. 344: 814–815.
- Sutherland W. J., Anderson A.C.W. Six ways in which a foraging predator may encounter options with different variances // *Biological Journal of the Linnean Society*. 1987. 30:99–114
- Suzuki T., Umemura T. Forest transition as a stochastic process // *Journal Japan Forest Society* 1974.56:195–204.
- Sved J. A. A Two-Sex Polygenic Model for the Evolution of Premating Isolation. II. Computer Simulation of Experimental Selection Procedures // *Genetics* 1981. 97:217–235.
- Svirezhev Ju. M. Thermodynamics and ecology // *Ecological Modelling*. 20. 132(1) 11–22.
- Swift M. C. Energetic of vertical migration in *Chaoborus trivittatus* larvae // *Ecology* 1976.57:9–914.
- Szaro R., Berc C.J., Cameron S., Cordle S., Crosby M., Martin L., Norton, D., O'Malley R., Ruank G. The ecosystem approach: science and information management issues, gaps and needs // *Landscape and Urban Planning* 1998.40:89–101.
- Szwagrzyk J. Modelling competition in forest system: advantages and short commings of individual-tree approach // *Individual-Based Approach in Ecology*. Polish Academy of Sciences, Warsaw. 1996. 33–33
- Tabashnik B. E. Evolution of pesticide resistance in predator/prey systems // *Bull. Entomol. Soc. Am.* 1986. 32:156–160.

- Taillie C., Patil G. P., Hennemuth R. C. Modelling and analysis of recruitment distributions // ENVIRON.-ECOL.-STAT. 1995.2, (4):315–329
- Tamsalu R., P. Ennet. Ecosystem modelling in the Gulf of Finland. 2. The aquatic ecosystem model FINEST // Estuarine Coastal and Shelf Sciences. 1995. 41 (4):429–458.
- Tanaka, M. A physical characterization of biological information and communication system model of ecosystems // Journal of Theoretical Biology 1984.110 (4):619–635.
- Tanner J. E., Hughes T. P., Connel J. H. The role of history in community dynamics: A modelling approach // Ecology 1996.77 (1):108–117.
- Tansky M. Structure, stability and efficiency of ecosystem // Progress in Theoretical Biology. R.Rosen (ed.). 1976. 205–265.
- Taper M. L., Case T. J. Models of character displacement and the theoretical robustness of taxon cycles // Evolution 1992.46:317–333.
- Taylor A. D. Studying metapopulation effects in predator-prey systems // Biological Journal of the Linnean Society. 1991. 42 (1–2):305–323.
- Taylor P. D., Wilson. D. S.A mathematical model for altruism in haystacks // Evolution. 1988. 42:193–196.
- Testa J. W. Using annual approximations of birth rate in models for species with multiannual reproductive cycles // Marine Mammalia Science. 1996. 12 (3):428–433.
- Taylor D.A. Object-oriented technology: a manager guide. Addison Wely Beading. 1991.
- Thieme H. R. Well-posedness of physiologically structured population models for *Daphnia magna*. How biological concepts can benefit by abstract mathematical analysis // Journal of Mathematical Biology. 1988. 26:299–317
- Thingstad T. F. A theoretical approach to structuring mechanisms of pelagic food web // Hydrobiologia. 1998. 363:59–72.
- Thomann R.V. Mathematical modelling of eutrophication process in Lake Ontario // American-Soviet Symposium on use of mathematical models in water quality management. 1978. 208–245.
- Thomson D. L. Age-specific life history tactics in organisms with determinate growth: Optimal models for non-optimal behavior? // Ecological Research (Japan). 1996. 11:61–68.
- Tiktak A. Van-Grinsven H.J.H. Review of sixteen forest-soil-atmosphere models // Ecological Modelling. 1995. 82(1–2) 35–53.
- Tiktak A., Bredemeier M., Van-Heerden K. The Solling dataset: Site characteristics, monitoring data and deposition scenarios // Ecological Modelling 1995.83 (1–2):17–34.
- Tilman D. Competition and biodiversity in spatially structured habitats // Ecology. 1994. 75: 2–16.
- Tilman D., Kareiva P. (ed.). Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions. Princeton University Press. 1997.
- Trebault J.M., Selenson M.J. Simulation model of mesoscopic reservoir (Loc de Parelop). Biological model // Ecological Modelling. 1993. 65(1–2) 1–30.
- Tucker K. C., Richardson D. M. An expert system for screening potentially invasive alien plants in South African fynbos // Journal of Environmental Management. 1995. 44(4):309–338.
- Tuma A., Haasis H.D., Rentz O. A comparison of fuzzy expert systems, neural networks and neuro-fuzzy approaches. Controlling energy and material flows // Ecological Modelling. 1996. 85 (1):93–98.
- Turner M. G, W. Rome H. R., Gardner H, O'Neill.V. O. A revised concepts of landscape equilibrium: disturbance and stability on selected landscape // LANDSCAPE ECOLOGY 1993.8:213–227.
- Uchmanski J. Differentiation and frequency distributions of body weight in plants and animals // Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences B 1985. 310:310–3175.
- Uchmański J. Klasyczna ekologia matematyczna Wydawnictwo Naukowe PWN,. 1992.
- Uchmanski J. Modele wielogatunkowych układów ekologicznych=Models of multi-species ecological systems // Wiadomosci Ekologiczne 1988.34:255–281.
- Uchmanski J. Resouce partitioning among unequal commpetitors // Ekologia Polska 1987. 35(1):1987.
- Uchmański J., Grimm V. Individual-based modelling in ecology: What makes the difference? // Trends in Ecology and Evolution. 1996. 11 (10):437–440.
- Uchmański J., Szeligiewicz W. Empirical models for predicting water quality, as applied to data on lakes of Poland // Ekologia Polska. 1988. 36:285–316.
- Ulanowicz R. E., Puccia C. J. Mixed trophic impacts in ecosystems // COENOSES. 1990. 5 (1):7–16.
- Ulanowicz R., E. Energy flow and productivity in the ocean // Toward a more exact ecology. 1989. 327–351.
- Ulrich B. Stability and destabilization of central European forest ecosystems — a theoretical, data based approach // NATO Conference series. Ecology: Trends in ecological research for the 1980s. (ed.) J. Cooley H and F. Golly B. 1983. 217–237
- Umbach E. Socio-economic systems as causal factors in the dynamics of ecosystems // Ecological Modelling 1989.46 (3-4):305–310.

- Ursin E. A mathematical model of some aspects of fish growth, respiration and mortality // J.Fish.Res.Bd.Canada. 1967. 24(11) 2355–2463.
- Utech K. B. W., Sutherst R. W., Dallwitz M. J., Wharton R. H., Maywald G. F., Sutherland I. D. A model of the survival of larvae of the cattle tick, *Boophilus microplus*, on pasture // Australian journal of agriculture research 1983. 34 (1):63–2.
- Vallino J., J., Hopkinson C.S., Hobbie J.H. Modelling bacterial utilization of dissolved organic matter: Optimization replaces Monod growth kinetic // Limnology & Oceanography. 1996. 41(8) 1591–1609.
- Van den Belt M. The Mediated Modeling, a system dynamic approach to environmental consensus building.24.
- Van den Belt M., Dentch L., Jansson A. A consensus based simulation model for management in Patagonia coastal zone. // Ecological Modelling. 1998. 110(1) 79–103.
- Van Der Ploeg S. W. F., Braat L.C., Van Lierop W.F.J. Integration of resource economics and ecology // Ecological Modelling. 1987. 38 (1–2):171–190.
- Van Lierop W., Braat L. Multi-objective modelling of economic-ecological interactions and conflicts // ANN. REG. SCI.. 1986.20 (3):114–129.
- Van Nes E.H., Scheffer M. A strategy of improve the contribution of complex simulation models to ecological theory // Ecological Modelling.25. v.185 (2–3) 153–164.
- Van Neuman J. Theory of Self-Reproducing Automata. Univ Illinois, Urbana. 1966.
- Van Winkle W., Jager H.I., Railsback S.F., Holcomb B.D., Studley T.K., Baldrige J.E. Individual-based model of sympatric populations of brown and reibow trout for instream flow assessment: model description and calibration // Ecological Modelling. 1998. 110 (2) 175–207.
- Vance R. R. Optimal somatic growth and reproduction in a limited, constant environment: Organisms with determinate growth // Journal of Theoretical Biology 1992. 157:31-50.
- Van-Daalen J. C., Shugart H. H. OUTENIQUA — A computer model to simulate succession in the mixed evergreen forests of the southern Cape, South Africa // LANDSCAPE ECOLOGY 1989. 2 (4):255–267.
- Van-Dam D., Van-Breemen N. NICCCE: A model for cycling of nitrogen and carbon isotopes in coniferous forest ecosystems // Ecological Modelling. 1995. 79. (1–3): 255–275.
- Van-Dam, D. Application of the model NICCCE to the Solling spruce site // Ecological Modelling 1995. 83 (1–2):131–138.
- Van-Den-Bosch F., W. Gabriel. A model of growth and development in copepods // Limnology and Oceanography 1994.39 (7):1528–1542.
- Van-Den-Pol-Van-Dasselaar A., Lantinga E. A. Modelling the carbon cycle of grassland in the Netherlands under various management strategies and environmental conditions // Netherland Journal of Agriculture Science 1995. 43 (2):183-194.
- Van-Grinsven H. J. M., Driscoll C. T, Tiktak A. Workshop on comparison of forest-soil-atmosphere models: Preface // Ecological Modelling 1995.83 (1-2):1-6.
- Van-Heerden K., H. Van-Grinsven J. M, and Tiktak A. Simulation of forest stress for the Solling spruce site with SOILVEG // Ecological Modelling 1995.83 (1–2). 185–195.
- Van-Heerden K., Yanai R. D. Effects of stresses on forest growth in models applied to the Solling spruce site // Ecological Modelling 1995.83 (1–2):273–282.
- Van-Minnen J. G. Meijers., R., Braat L. C. Application of the FORSOL model to the spruce site at Solling, Germany // Ecological Modelling 1995.83 (1-2):197–205.
- Van-Nes E.H., Lammens H., Scheffer P. PISCATOR –an individual based model to analyze the dynamics of lake fish communities // Ecological Modelling.22. 152(2–3)261–278.
- Van-Oene H., G. I. Aagren. The application of the model NAP to the Solling spruce site // Ecological Modelling 1995.83 (1–2):139–149.
- Vansickle J. Analysis of a distributed-parameter population model based on physiological age // Journal of Theoretical Biology. 1977. 64:571–586.
- Varis O. A canonical approach to diagnostic and predictive modelling of phytoplankton communities // Archiv fuer Hydrobiologie. 1991. 122 (2):147–166.
- Varis O. Water quality model for lake Kuortaneenjarvy, a polyhumic finish lake // Aqua Fennica. 1984. 14(2): 179–187.
- Vincent T. L. Modelling and management the evolutionary component in biological systems // Ecological Modelling. 1996. 92:145–153
- Vincent T. L., Cohen Y., Brown J.S. Evolution via strategy dynamics // Theoretical Population Biology. 1993. 44:149–176.
- Vincent T. L., Fisher. M.E. Evolutionarily stable strategies in differential and difference equation models // Evolutionary Ecology. 1988. 2 (4):321–337.
- Vincent T., L. Modelling and management the evolutionary component in biological systems // Ecological Modelling. 1996. 92: 145–153.

- Vinogradov B. V. The scaling and the modern dynamics of ecological complexity: Aerospace monitoring // Journal of Biogeography. 1995. 22 (2–3):571–574.
- Vinogradov M.E., Menshutkin V.V. The Modelling of Open-Sea ecosystems // The Sea: Ideas and observations on the progress in the study of seas. J. Whely and Son. NY. 1977. 891–922.
- Vinogradov M.E., Menshutkin V.V., Shushkina E.A. On mathematical simulation of a Pelagic Ecosystem in Tropical Waters of the Ocean // Marine Biology. 1973. 16:261–268.
- Virbickas J., Svytra D., Janciauskas R. Mathematical modelling of biological macrosystem of the cooling water body // Thermal Power Generation and Environment: Ecosystem of the water-cooling reservoir in Ingalina nuclear-power station at the initial stage of its operation. Academia, Vilnius. 1993. V. 10, part 2. 19–223.
- Virtanen M., Koponen J., Dahlbo K., Sarkule J. Three-dimensioned water quality transport model combined with field observation // Ecological Modelling. 1985. 31 185–199.
- Voinov A. A., Tonkikh A. P. Qualitative model of eutrophication in macrophyte lakes // Ecological Modelling. 1987. 35:211–226.
- Voinov A., Fitz C., Boumans R., Costanza R. Modular ecosystem modeling // Ecological Modelling. 24. 19: 285–304.
- Voinov A. A., Akhremenkov A. A Simulation modeling system for aquatic bodies // Ecological Modelling. 1990. 52:181–205.
- Voit E. O., Sands P. J. Modeling forest growth. I. Canonical approach // Ecological Modelling. 1996. 86:51–71.
- Vollenweider R.A. Input-Output Model with special reference to the Phosphorus Loading Concept in Limnology // Swiss Journal of Hydrology. 1975. v.37(1)53–84.
- Vollenweider R.A., Kerkas J. The loading concept as basis for controlling eutrophication philosophy and preliminary results of the OECD // Prog. Water. Tech. 1980. 12 (5–38).
- Volohonsky H. Ecosystem's memory in the context of structural dynamics // Ecological Modelling. 1986. 33 (1):59–75.
- Volohonsky H., Kaplanovsky A., Serruya S. Storms on Lake Kinneret: Observations and mathematical model // Ecological Modelling. 1983. 18:141–153.
- Voorhees B. H. Dissipative structures associated to certain reaction-diffusion equations in mathematical ecology // Bull. Math. Biol. 1982.44 (3):339–348.
- Voronina N. M., Menshutkin V. V., Tsejtin V. B. The secondary mesoplankton production of the Antarctic // Colloq Franco-Sovietique: Production primaire et secondaire. Cnexo, Marseille. 1980. 77–90.
- Wainright S.C., Hopkinson C.S. Effect of sediment resuspension on organic matter processing in coastal environments // Journal of Marine System. 1997. 11(3–4) 358–368.
- Wainwright J., Mulligan M. (ed.) Environmental Modelling — Finding Simplicity in Complexity. 24.
- Walker H. D., Cuff W.R. Scientists, models, and resource managers // Memory of Entomological Society of Canada. 1988. 143:11–17.
- Waller W. T., Dahlberg M.L., Sparks R.E., Cairns Jr J. A computer simulation of the effects of superimposed mortality due to pollutants on populations of fathead minnows (*Pimephales promelas*) // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 1971. 28:1107–1112.
- Wallis De Vries M. F. Effects of resource distribution patterns on ungulate foraging behaviour: A modelling approach // Forest Ecology and Management. 1996.88(1–2):167–177.
- Walter E., E, Scandol J. P., Healey M.C. A reappraisal of ocean migration patterns of Freaser River sockeyes salmon (*Oncorhynchus nerka*) by individual-based modeling // Canadian. Journal. Fish. Aquat. Sci. 1997. 54: 847–858.
- Walter G.G. Delay-differential equation models for fisheries // J.Fish.Res.Bd.Canada. 1973. 30 (939–945).
- Walters C.J. Adaptive management of renewable resources. MacMillan, NY. 1986.
- Walters C.J. Mathematical models of Marion Lake // Efford I.E.(ed.) Marion Lak Project IBP Canada. 1970: 68–74.
- Walters C. J., Krause E., Neill W. E., Northcote T. G. Equilibrium models for seasonal dynamics of plankton biomass in four oligotrophic lakes // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1987. 44 (5):12–1017.
- Watkinson A. R., Powell J.C. Seedling recruitment and the maintenance of clonal diversity in plant populations — A computer simulation of *Ranunculus repens* // Journal of Ecology. 1993. 81:707–717.
- Weihs D. Energetic significance of changes in swimming modes during growth of larval anchovy, *Engraulis mordax* // Fishery Bulletin. 1980.77:597–604.
- Weis A. E., McCrear K. D., Abrahamson W. G. Can there be an escalating arms race without coevolution? Implications from a host-parasitoid simulation // Evolutionary Ecology 1989.3:361–370.
- Wetzel R.C. Limnology. Lake and River Ecosystems. 21. Academic Press. San Diego. 326 p.
- Whewell R. Philosophy of inductive Science. Cambridge. 1840.
- White B. An economic analysis of ecological monitoring // Ecological Modelling. 25. 189 (3-4) 241–250.
- Whitehead H., Waters S., Lyrholm T. Population structure of female and immature sperm whales (*Physeter macrocephalus*) off the Galapagos Islands // Canadian. Journal. Fish. Aquat. Sci. 1992. 49:78–84.
- Wien G., Gorak A., Pedrycz W. Cost modelling of waste in incineration plant: an appliation of fuzzy settowards decision making under uncertainty // Ecological Modelling. 1996. 85 (83–91).

- Wigmosta M. S., Leung L. R., Rykiel E. J. Regional modelling of climate-terrestrial ecosystem interactions // Journal of Biogeography. 1995. 22 (2–3):453–465.
- Wilhelm T., Bruggeman R. Goal functional for the development of natural system // Ecological Modelling. 20. 132(3) 231–246.
- Williams B. Modelling movement and mortality: Killing tsetse flies in the field // Computer Electronic Agriculture. 1995. 13 (2):155–175.
- Williams B. K. Assessment of accuracy in the mapping of vertebrate biodiversity // Journal of Environmental Management 1996. 47(3):269–283.
- Williams R.B. Computer simulation of energy flow in Cedar Bog Lake, Vinnnesota, based on the classical studies of Lindeman // System analysis and simulation in ecology ed. B.Patten. 1971. 543–582.
- Wilson J., French A.J., Kleban P., McKay S. R., Townsend R. Chaotic dynamics in a multiple species fishery: a model of community predation // Ecological Modelling. 1991. 58:303–332.
- Wilson J., Langton R.W., Van Orsdel C. A model for preliminary analysis of economic feasibility of Atlantic Cod enhancement in the Gulf of Main // Bull. Of Marine Science. 1998. 62(2): 675–685.
- Wiltshire K. H., Schroeder F., Knauth H.D., Kausch H. Oxygen consumption and production rates and associated fluxes in sediment-water systems: A combination of microelectrode, incubation and modelling techniques // Archiv fuer Hydrobiologie. 1996.137 (4):457–486.
- Wissel C. Aims and limits of ecological modelling exemplified by island theory // Ecological Modelling. 1992. 63:1–12.
- Wittman J. The SIMPLEX II simulation system to solve problems in environmental protection // Ecological Modelling. 1994. 75/76 (563–573).
- Wolfram S. Theory and application of Cellular Automata Advansed series on Complex System. 1984.
- Wood C.C., Foote C.J. Evidence for sympatric genetic divergence of anadromus and nonanadromus morph of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Evolution. 1996. v. 50 (30), 1265–1279.
- Wu H. Sharpe., P., Walker, L. Penridge K. Ecological field Theory: a spatial analysis of resource interference among plants // Ecological Modelling 1985.29:215–243.
- Wu J. A stochastic simulation study on speciation by sexual selection // Evolution. 1985. 39: 66–82.
- Wu J., Levin S. A. A patch-based spatial modeling approach: conceptual framework and simulation scheme // Ecological Modelling. 1997. 101:325–346.
- Wulff F. V., Field J. G. Importance of different trophic pathways in a nearshore benthic community under upwelling and downwelling conditions // Marine Ecology Progress Series 1983.12 (3):217–228.
- Wuttke G., Thober B., Lieth H. Simulation of nitrate transport in groundwater with a three-dimensional groundwater model run as a subroutine in an agroecosystem model // Ecological Modelling. 1991. 57(3–4):263–276.
- Yang M., D, Sykes M. R. Trophic-dynamic modelling in a shallow eutrophic river ecosystem // Ecological Modelling 1998.105:129–139.
- Yatsalo B. I. Prediction of the dynamics of ecological systems // Journal. Automat. Information. Sci. 1987.1:67–70.
- Yoccoz N. G., Engen S., Stenseth N.C. Optimal foraging: The importance of environmental stochasticity and accuracy in parameter estimation // American Naturalist. 1993. 141:139–157.
- Yoshida T. Mathematical model of phosphorus release from lake sediment // Verh. Internat. Verein. Limnol. Congress in Japan. V. 21. 1981. 268–274.
- Zabel R., Anderson W. J., Shaw P.A. A multiple-reach model describing the migratory behavior of Snake River yearling chinook salmon (*Onchorhynchus tshawitsca*) // Canadian Journal. Fish. Aquat. Sci. 1998. 55:658-667
- Zadeh L. Fuzzy sets // Information and Control, 1965, 8: 338 — 353.
- Zadeh L.A. From computing with numbers to computing with words — from manipulation of measurements to manipulation of perceptions in International Journal of Applied Math and Computer Science, vol. 12, no. 3, 2002:307–324.
- Zalewski M., Menshutkin V.V. , Klekowski R., Kozak I. Razwoy koncepcji ecjchidrologii z wykorzystaniem modelowania matematicznego procesow ladowych i wodnych // Polska Akademia nauk.21. 12(81–83)
- Zanden J., V, J. Rasmussen B. A trophic position model of pelagic food webs: impact on contaminant bioaccumulation in lake trout // Ecological Monographs. 1996. 66:451–477.
- Zhien M., Baojun S., Hallam T.G. The threshold of survival for systems in a fluctuating environment // Bulletin of Mathematical. Biology. 1989. 51(3):311–323.
- Zimmerman H.J. Fuzzy-set theory and its application. Kluwer. 1991.
- Zonneveld C. Modelling the kinetics of non-limiting nutrients in microalgae // Journal of marine syst. 1996. 9 (1–2):121–136.
- Zuo Rui Shen, Yong Luo. Insect and phytopathogen population models randomized with a stochastic weather simulator // Polish Ecological Studies. 1993. 19:59–72.

СПИСОК МОДЕЛЕЙ, СОЗДАНЫХ АВТОРОМ

	Оригинал модели	Элементы модели или главные переменные	Шаг во времени	Тип компьютера, язык программирования	Код ×)	Публикация
1	Абстрактная популяция рыб	Возрастная группа	Год	БЭСМ-2 Машинные коды	SMND-DCCM-D0A	Меншуткин, 1964а
2	Популяция окуня в озере Херьярви	Возрастная группа	Год	БЭСМ-2 Машинные коды	SMND-DCCE-D0R	Меншуткин, 1964б Меншуткин, Жаков, 1964
3	Популяция нерки в озере Курильском	Возрастная группа	Год	БЭСМ-3 ALGOL-60	SMND-DCCM-D0R	Меншуткин, 1967, 1968.
4	Абстрактная популяция рыб с переменным темпом роста	Размерная группа	День	М-20 ALGOL-60	SMND-DCCE-D0A	Меншуткин, Кисляков, 1967
5	Взаимодействие молодежи окуня с популяцией ди-аптомусов	Размерная группа, стадийная группа	День	БЭСМ-3 ALGOL-60	SMND-DCCE-D0R	Меншуткин, Жаков, Умнов, 1968
6	Внутричерепное кровообращение человека в норме и при гравитационных перегрузках	Скорость кровотока, кровяное давление, кровенаполнение	Секунда	Минск-2 Машинные коды	SMND-DCCM-D1R	Москаленко, Меншуткин, Филановская, 1967
7	Нервный механизм полета саранчи	Нервные импульсы	Секунда	БЭСМ -4 ALGOL-60	SMNS-DDCI-D0R	Сидерский, Меншуткин, Умнов, 1968
8	Пищевая конкуренция между популяциями рыб	Возрастная группа	Год	БЭСМ -4 ALGOL-60	SMND-DCCE-D0A	Меншуткин, 1968
9	Популяция зоопланктонных ракообразных	Стадийная группа	День	БЭСМ -4 ALGOL-60	SMND-DCCE-D0A	Меншуткин, Приходько, 1969
10	Популяция зоопланктонных ракообразных	Особь	День	БЭСМ -4 ALGOL-60	SMNS-DDIE-D0A	Меншуткин, Приходько, 1970
11	Прогноз динамики популяции нерки	Возрастная группа и локализация	Год	БЭСМ -4 ALGOL-60	SMND-DCCI-D0R	Меншуткин, 1969.
12	Сообщество рыб озера Дальнее (Камчатка)	Возрастная группа и локализация	Год	БЭСМ -4 ALGOL-60	SMND-DCCE-D1R	Крогиус, Крохин, Меншуткин, 1969
13	Экологическая система озера Дальнее (Камчатка)	Фитопланктон, зоопланктон, рыба, биогены (в относительных величинах)	Год	БЭСМ -4 ALGOL-60	SMND-DCCI-D1R	Крогиус, Крохин, Куренков, Меншуткин, 1969.
14	Абстрактная модель озерной экологической системы	Фитопланктон, зоопланктон, рыба, биогены	Год	БЭСМ -4 ALGOL-60	SMND-DCCE-D0A	Меншуткин, 1970; Меншуткин, Умнов, 1970.
15	Популяция брюхоногого моллюска <i>Ephedria turrita</i>	Размерные группы	Месяц	БЭСМ -4 ALGOL-60	SMND-DCCE-D0R	Голиков, Меншуткин, 1973

16	Динамика вертикального распределения фитопланктона	Биомасса фитопланктона	День	БЭСМ -4 ALGOL-60	SMND-DCCE-D1A	Меншуткин, Приходько, 1971.
17	Изучение и управление озерной экосистемой	Фитопланктон, зоопланктон, рыба, биогены (в относительных величинах)	Год	BESM-4 ALGOL-60	SLND-DCCI-D1A	Меншуткин, 1971; Меншуткин, 1972; Меншуткин, 1974
18	Двух и многослойная модель водной экосистемы	Фитопланктон, зоопланктон, бентос, рыбы, фосфор, кислород	День	Днепр-21 ИНФ	SMND-DCCE-D1A	Меншуткин, 1973; Меншуткин, 1985
19	Экологическая система Японского моря	Фитопланктон, зоопланктон, кальмары, рыбы.	Месяц	Днепр-21 ИНФ	SMND-DCCE-D2R	Виноградов, Меншуткин, Шушкина, 1974.
20	Сообщество рыб в озере Воже	Возрастные и трофические группы	Год	Днепр-21 ИНФ	SMND-DCCE-D0R	Жаков, Меншуткин, 1974
21	Пелагическая экосистема в экваториальной части Тихого океана	Фитопланктон, зоопланктон, биогены (распределение по глубине и долготе)	День	Днепр-21 ИНФ	SMND-DCCE-D2R	Виноградов, Меншуткин, Крапивин, Флейшман, Шушкина, 1973. Виноградов, Меншуткин, Шушкина, 1972 Виноградов, Меншуткин, 1977
22	Вертикальное распределение фитопланктона в районе экваториального апвклинга	Фитопланктон	День	Минск-22 ALGOL-60	SMND-DCCE-D1R	Меншуткин, Финенко, 1977.
23	Вертикальные миграции планктонных остракод	Особь	Час	Минск-22 ALGOL-60	SMNS-DCIE-D1R	Меншуткин, Рудяков, 1977
24	Водный и солевой баланс нерки	Концентрация солей в крови и моче	Час	БЭСМ-4 ALGOL-60	SMND-DCCE-D0R	Наточин, Меншуткин, Вайнюнская, 1976
25	Экологическая система Рыбинского водохранилища	Фитопланктон, зоопланктон, бентос, рыбы, фосфор,	Год	Днепр-21 ИНФ	SMND-DCCE-D0R	Меншуткин, Сорокин, 1980.
26	Экологическая система озера Байкал	Фитопланктон, зоопланктон, рыба, биогены (в относительных величинах)	Год	Днепр-21 ИНФ	SLND-DCCI-D0A	Ащепкова, Кожова, Меншуткин, 1978.
27	Эволюция ДНК	Комбинации аминокислот в геноме	10 лет	Днепр-21 ИНФ	SMNS-DDCI-D0A	Медников, Меншуткин, 1977.
28	Экологическая система озера Байкал	Фитопланктон, зоопланктон, бентос, рыбы, фосфор,	День	БЭСМ-6 ALGOL-60	SMND-DCCE-D3R	Кожова, Меншуткин, Ащепкова, Кротова, 1980.
29	Экологическая система Перуанского апвеллинга	Фитопланктон, зоопланктон, бентос, рыбы, фосфор,	День	Hewlett-Packard-9603 FORTRAN IV	SMNS-DDCI-D1A	Меншуткин, Цейтлин, Виноградов, 1980
30	Экологическая система пелагиали Тихого океана	Фитопланктон, зоопланктон, биогены,	День	Hewlett-Packard-9603 FORTRAN IV	SMND-DCCE-D2R	Меншуткин, 1979

31	Головной мозг человека	Относительная активность мозговых структур правого и левого полушарий	Секунда	M-4030 KAMO	SLND-DCCI-D0R	Балонов, Меншуткин, 1971; Балонов, Меншуткин, Суворова, 1981
32	Популяция планктонных копепод <i>Calanoides acutus</i>	Стадийная группа	День	M-4030 FORTRAN IV	SMND-DCCE-D2R	Воронина, Меншуткин, Цейтлин, 1980
33	Эволюция позвоночных животных	Популяция	1000 лет	Днепр-21 ИНФ	SMNS-DDII-D0A	Меншуткин, 1977
34	Сообщество рыб	Особь	Месяц	M-4030 FORTRAN IV	SMNS-DDIE-D0A	Меншуткин, Криксунов, 1981. Меншуткин, Казанский, 1986.
35	Эволюция гаммарид в озере Байкал	Популяция	1000 лет	БЭСМ-6 ALGOL-60	SMNS-DDII-D0A	Меншуткин, 1988.
36	Сообщество рыб, обитающих в малой реке	Трофические и возрастные группы, локализация	Сезон	EC1040 PL / 1	SMNDDCCE-D1A	Жаков, Меншуткин, 1990.
37	Популяция ставриды, обитающая у берегов Намибии	Особь	Год	EC1010 FORTRAN IV	SMNS-DCII-D0A	Меншуткин, 20.
38	Экологическая система Ладожского озера	Фитопланктон, зоопланктон, фосфор, азот	День	PDP 11 BASIC	SMND-DCCE-D3R	Меншуткин, Воробьева, 1987, 1989
39	Популяция антарктического криля	Размерная группа	Год	IBM PC 286 QBASIC	SMND-DCCE-D0R	Меншуткин, 1993
40	Экологическая система Невской Губы	Фитопланктон, зоопланктон, биогены,	День, сутки	IBM PC 386 QBASIC	SMND-DCCE-D2A	Меншуткин, 1997.
41	Система Нева, Невская Губа, Ладожское озеро, Восточная часть Финского залива	Фитопланктон, зоопланктон, биогены, загрязнения, кислород	День	IBM PC 386 QBASIC	SMND-DCCE-D3R	Астраханцев, Егорова, Меншуткин, Писулин, Руховец, 1996.
42	Вертикальные миграции антарктического криля	Особь	Час	IBM PC 486 QBASIC	SMNS-DCCI-D1R	Menshutkin, Godlewska, 1995.
43	Экологическая система горной части Карконош (Судеты).	Растения, Почвенные бактерии и грибы	Год	IBM PC 486 QBASIC	SMND-DCCI-D0A	Menshutkin, Fischer, 1995
44	Сукцессия лесных сообществ в Карпатах	Особь	Год	IBM PC 486 Visual Basic	SMNS-DCII-D0A	Menshutkin, Kozak, 1997
45	Экологическая система растения, почва в Бещадах	Азот, бактерии, растения	Год	PC –586ATE Pentium Visual Basic	SLNS-DCCI-D0R	Fischer, Menshutkin, 1997
46	Эколого-экономическая модель региона Беспад	Популяции волков, оленей, кабанов, лес, туризм, сельское хозяйство, водные ресурсы	Год	PC –586ATE Pentium Visual Basic	SLNS-DCII-D2R	Klekowski, Menshutkin, 1999.

47	Модель сравнения дарвиновской и недарвиновской эволюции	Особь, вид	1000 лет	AMD Sempron Visual Basic	SMNS DDII – D0A	Меншуткин, 2003
48	Эволюция биосферы после появления человека	Этнос	год	AMD Sempron Visual Basic	SLNS-DDCE – D2R	Меншуткин, Левченко, 2005
49	Оптимальное управление экосистемой водохранилища	Качество воды, рекреация, сброс, рыбное хозяйство	год	AMD Sempron STELLA 8.0	SLNS-DCCT D0R-	Меншуткин, Клековски, 2006
50	Процесс образования многоклеточных животных	Клетка	год	HP-Pav DV5 Visual Basic	SMNS-DDII – D3A	Меншуткин, Наточин, 2008

×) Кодирование свойств модели по схеме **1234 — 5467 — 98 10**. Позиция 1-A — аналоговая, S -знаковая. Позиция 2 — L-логическая, M — математическая. Позиция 3 — A -аналитическая, N — численная (компьютерная реализация). Позиция 4 — D — детерминистическая, S — стохастическая. Позиция 5 — D — с дискретным временем, C — с непрерывным временем. Позиция 6 — D — с дискретными состояниями, C — с непрерывными состояниями. Позиция 7 -N-не имеют структуры, C — с постоянной структурой, I — с переменной структурой (individual-based). Позиция 8 — M — потоки вещества и энергии, E-потоки вещества, энергии и информации I — только потоки информации. Позиция 9 -D0-точечные, D1-линейные, D2 — плоскостные, D3 — объемные. Позиция 10 — A-абстрактные, R — портретные. Пример кодировки: Модель сообщества рыб в малой реке (36) — это знаковая (S), математическая (M), компьютерная (N), детерминированная (D) модель, с дискретным временем (D), с непрерывными состояниями (C), с постоянной структурой (C), с учетом потоков вещества, энергии и информации (E), эта модель имеет линейное расположение элементов (D1) и является абстрактной, поскольку не имеет реального природного оригинала. Код модели SMND-DCCE-D1A.

СОДЕРЖАНИЕ

Обращение к читателю	3
Введение	5
ЧАСТЬ 1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ	11
Глава 1.1. Методические основы моделирования	11
1.1.1. Сложные системы	11
1.1.2. Понятие моделирования	17
1.1.3. Цели моделирования	17
1.1.4. Классификация моделей	19
Глава 1.2. Аппарат моделирования	22
1.2.1. Системы дифференциальных уравнений	22
1.2.2. Язык моделирования «STELLA»	23
1.2.3. Конечные автоматы	25
1.2.4. Клеточные автоматы	33
1.2.5. Многозначная (нечеткая) логика	34
ЧАСТЬ 2. ПРАКТИКА МОДЕЛИРОВАНИЯ	43
Глава 2.1. Модели на уровне организма	43
2.1.1. Модель водно-солевого обмена рыбы	43
2.1.2. Модель внутримозгового кровообращения	47
2.1.3. Модель нервного механизма полета насекомого	50
2.1.4. Модель головного мозга человека	53
2.1.5. Модель потоков энергии через особь клеща <i>Rhisoglyphusechinopus</i>	57
Глава 2.2. Популяционные модели	59
2.2.1. Модель динамики когорты	59
2.2.2. Модели популяций рыб	63
2.2.3. Модели популяций планктонных ракообразных	73
2.2.3.1. Детерминированные модели (<i>Diaptomus</i>)	73
2.2.3.2. Стохастические модели (<i>Cyclops</i>)	78
2.2.4. Модели вертикальных миграций (остракоды и криль)	84
2.2.5. Модель популяции брюхоногих моллюсков <i>Epherialurrita</i>	87
2.2.6. Модель вертикального распределения фитопланктона	92
2.2.7. Модель человеческой популяции	101
Глава 2.3. Модели сообществ	110
2.3.1. Модели сообществ рыб	110
2.3.2. Модель сообщества оленей, кабанов и волков	125
2.3.3. Моделирование сукцессионного процесса в лесном сообществе	131
Глава 2.4. Модели экологических систем	141
2.4.1. Модели озерных экосистем	141
2.4.1.1. Обобщенная точечная модель	141
2.4.1.2. Модели экосистемы озера Дальнего (Камчатка)	149
2.4.1.3. Модели экосистемы Ладожского озера	160
2.4.1.4. Модели экосистемы озера Байкал	166
2.4.2. Модели морских и океанических экосистем	172
2.4.2.1. Модель Японского моря	172
2.4.2.2. Модель пелагиали Тихого океана	174
2.4.3. Модели наземных экосистем	176
2.4.4. Экспертная система «Озера Карелии»	189
Глава 2.5. Модели управления природными системами	210
2.5.1. Управление экосистемой водохранилища	210
2.5.2. Управление качеством воды в речной системе	215
2.5.3. Управление природными ресурсами региона	221
Глава 2.6. Моделирование процесса эволюции	227
2.6.1. Модели микроэволюции ракообразных и рыб	227
2.6.2. Модели начальных этапов эволюции многоклеточных животных	251
2.6.2.1. Моделирование процесса эволюции от органических макромолекул к протоклетке и клетке эукариот	251

2.6.2.2. Моделирование процесса образования многоклеточных животных	258
2.6.2.3. Моделирование начальных этапов эволюции пищеварительной и выделительной систем у многоклеточных животных	265
2.6.2.4. Моделирование эволюции пространственной организации животных	270
2.6.3. Модель эволюции гаммарид Байкала	281
2.6.4. Модели эволюции хордовых	291
2.6.4.1. Простейший пример: выход позвоночных на сушу	291
2.6.4.2. Общая модель эволюции хордовых животных	294
2.6.4.3. Сравнение дарвиновской и недарвиновской модели эволюции	303
2.6.5. Модели эволюции технических систем	309
2.6.6. Моделирование биологической макроэволюции при помощи аппарата клеточных автоматов	317
2.6.7. Модель эволюции биосферы после появления человека	333
Глава 2.7. Модель развития мегаполиса	334
Глава 2.8. Моделирование развития науки	347
Заключение	357
Литература	360
Приложение. Список программ	410

CONTENTS

Preface	3
Introduction	5
PART 1. THE THEORETICAL BACKGROUND OF MODELLING	11
Chapter. 1.1. The essential principles of modelling	11
1.1.1. Complicated systems	11
1.1.2. Conceptions of modelling	17
1.1.3. Aims of modelling	17
1.1.4. Classifications of models	19
Chapter. 1.2. The modelling tools	22
1.2.1. Systems of differential equations	22
1.2.2. Simulation language «STELLA»	23
1.2.3. Finite automata	25
1.2.4. Cellular automata	33
1.2.5. Fuzzy logic	34
PART 2. PRACTICE OF MODELLING	43
Chapter. 2.1. Models on level of organism	43
2.1.1. Models of water-salt exchange of fish	43
2.1.2. Simulation of cerebral circulation	47
2.1.3. Model of neural mechanism of insect flying	50
2.1.4. A model of human brain	53
2.1.5. Model of energy balance of <i>Rhisoglyphus echinopus</i>	57
Chapter. 2.2. Population models	59
2.2.1. Model of dynamics of cohort	59
2.2.2. Model of fish population	63
2.2.3. Model of population of planktonic crustacea	73
2.2.3.1. Deterministic models (<i>Diaptomus</i>)	73
2.2.3.2. Stochastic models (<i>Cyclops</i>)	78
2.2.4. Model of vertical migration of ostrakods and krill	84
2.2.5. Model population of gastropoda mollusc <i>Epheria turrita</i>	87
2.2.6. Model of vertical distribution of phytoplankton	92
2.2.7. Model of dynamics of human population	101
Chapter. 2.3. Model of community	110
2.3.1. Model of fish community	110
2.3.2. Model of community of deers, boars, and wolves	125
2.3.3. Modelling of process of succession in forest community	131
Chapter. 2.4. Models of ecological systems	141
2.4.1. Lake ecosystems models	141
2.4.1.1. Generalized point model	141
2.4.1.2. Models of ecosystem of Lake Dal'nee (Kamchatka)	149
2.4.1.3. Models of ecosystem of Lake Ladoga	160
2.4.1.4. Model of ecosystem of Lake Baikal	166
2.4.2. Model of ocean's and sea's ecosystems	172
2.4.2.1. Japan Sea Model	172
2.4.2.2. Model of pelagial of Pacific ocean	174
2.4.3. Model of terristerial ecosystems	176
2.4.4. Expert system «Lakes of Karelia»	189
Chapter. 2.5. Models of natural ecosystems management	210
2.5.1. Management of reservoir's ecosystem	210
2.5.2. Management of water quality in a river system	215
2.5.3. Management of natural resources of a region	221
Chapter. 2.6. Modelling of process of evolution	227
2.6.1. Models of micro-evolution of crustacea and fish	227
2.6.2. Models of initial stage of evolution of multicellular animals	251
2.6.2.1. Simulation of process of evolution of organic macro-molecules to proto cells and to cell of eucariot	251

2.6.2.2. Modelling of process of formation of multi-cells animals.....	258
2.6.2.3. Models of initial stage of evolution digestive's and secretory's systems	265
2.6.2.4. Modeling of evolution of spatial organization of invertebrates	270
2.6.3. Model of evolution of Baikal's gammarid.....	281
2.6.4. Model of evolution of chordates.....	291
2.6.4.1 Outlet to the land of vertebrates is a simple example	291
2.6.4.2. General model of evolution vertebrates.....	294
2.6.4.3. Comparison of Darwin's and non-Darvin's models of the evolution.....	303
2.6.5. Models of evolution of engineering systems	309
2.6.6. Modelling of biological marco-evolution under cellular automata	317
2.6.7. A Model of biosphere with human population	333
Chapter. 2.7. Model of development of megapolis.....	334
Chapter. 2.8. Modelling of science development.....	347
Conclusions	357
References	360
Appendix : List of computer programs	410

В.В. МЕНШУТКИН

ИСКУССТВО МОДЕЛИРОВАНИЯ

*Печатается по решению Ученых советов
Института водных проблем Севера
Карельского научного центра РАН и
Санкт-Петербургского Экономико-математического института РАН*

Рисунок на обложке *В.В. Мениуткина*

Издано в авторской редакции

Сдано в печать 25.01.2010 г. Формат 60х84¹/₈.
Бумага офсетная. Гарнитура Times. Печать офсетная.
Уч.-изд. л. 40,0. Усл. печ. л. 48,8. Тираж 300 экз. Изд. № 85. Заказ № 849

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
Петрозаводск, пр. А. Невского, 50