

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

СОВЕТСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ КОМИТЕТ
ПО МЕЖДУНАРОДНОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОГРАММЕ

Институт эволюционной физиологии и биохимии

им. П. М. Сеченова

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR

SOVIET NATIONAL COMMITTEE

FOR INTERNATIONAL BIOLOGICAL PROGRAMME

Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry



**MATHEMATICAL
MODELLING OF POPULATIONS
AND AQUATIC
FAUNAL COMMUNITIES**

V. V. Menshutkin

1971

**PUBLISHING HOUSE «NAUKA»
LENINGRAD BRANCH · LENINGRAD**

**МАТЕМАТИЧЕСКОЕ
МОДЕЛИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ
И СООБЩЕСТВ
ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ**

В. В. Меншуткин

1971

**ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ · ЛЕНИНГРАД**

Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. М ен ш у т к и н В. В. 1971. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 1—196.

Построение математических моделей популяций промысловых рыб и других водных животных является необходимым условием для эффективного управления биологическими ресурсами водоемов. В предлагаемой монографии изложены теоретические основы построения математических моделей популяций и сообществ водных животных. Основной метод моделирования — построение моделирующего алгоритма, реализованного на цифровой электронной вычислительной машине. На примере целого ряда абстрактных моделей поясняются принципы моделирования и устанавливаются некоторые закономерности динамики популяций. Переход к конкретным моделям осуществлен для популяции окуня в оз. Тюленьем и красной в р. Озерной. Специальная глава посвящена моделированию популяций водных беспозвоночных — планктонных ракообразных, причем рассматриваются и стохастические модели. Построение моделей сообществ начинается с абстрактных моделей и завершается конкретными моделями взаимодействия молоди окуня с диатомусом в оз. Раздельном и сообщества пелагических рыб оз. Дальнего. Илл. — 74, табл. — 25, библи. — 318 назв.

Mathematical modelling of populations and aquatic faunal communities. М ен ш у т к и н V. V. 1971. L. «Nauka», 1—196.

In order to utilize rationally the resource of a body of water it is necessary to formulate mathematical models of commercial fish populations and other aquatic organisms. The theoretical basis for construction for modelling of populations and communities of aquatic organisms is set forth in the present monograph. The main task of modelling is the formulation of algorithms which can be executed on electronic digital computers. For example a series of abstract models of fish population serve to elucidate the principles of modelling and clarify some principles of population dynamics. Transition to realistic models was achieved in the case of perch population in Lake Tyul en and sockeye salmon in Ozernaya River. Special chapter are devoted to modelling of aquatic invertebrates, planktonic crustaceans and consideration of stochastic models. The formulation of community models began with abstract models and developed into realistic models of the interaction of immature perch and diatomus in Lake Razdelne and the community of pelagic fish in Lake Dalnee. Fig. — 74, Table — 25, Bibl. — 318.

Ответственный редактор

проф. Г. Г. ВИНБЕРГ

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время перед наукой встала задача изучения в масштабе всей планеты биологической продуктивности растительных и животных сообществ, с целью установления основных закономерностей распределения и воспроизводства органического вещества как особого вида ресурсов в интересах рационального их использования для нужд человека. Эта задача нашла свое отражение в Международной биологической программе (Советская биологическая национальная программа, 1969). Конечная цель исследования продуктивности пресноводных сообществ заключается в создании количественной теории биологической продуктивности экологических систем пресных вод как основы управления их биологическими ресурсами для получения продуктов, полезных для человека. В настоящей работе рассматривается теория продуктивности популяций и сообществ водных животных.

Рациональное использование биологических ресурсов пресноводных водоемов означает оптимальное управление их экологическими системами. Оптимальное управление в свою очередь предусматривает выбор таких воздействий на объект управления (озерную экосистему), которые свели бы к максимуму некоторую функцию полезности данного объекта для человека — в простейшем случае это может быть суммарный вылов рыбы в течение достаточно продолжительного периода времени.

Решение задачи оптимального управления применительно к озерной экосистеме невозможно без построения математической модели объекта управления. Метод «проб и ошибок» по отношению к управлению природными экосистемами явно неприменим как в силу длительности поиска оптимального режима, так и в силу уникальности каждой природной экосистемы и недопустимости риска вызывать в ней необратимые изменения.

К необходимости построения математических моделей популяций, сообществ и экосистем можно подойти не только с позиций

оптимального управления, но и исходя из требования количественного описания связей и функционирования этих сложных динамических систем, далеко не во всех деталях доступных непосредственному наблюдению. Иными словами, тема настоящей работы — отражение общего, закономерного и неотвратимого процесса математизации биологии вообще и гидробиологии и ихтиологии в частности.

Всякая наука состоит из описательной и операционной частей (Глушков, 1965). Если, например, в систематике и морфологии рыб преобладает информативная, описательная часть, то уже в экологии рыб наряду с весьма развитой информативной частью проявляется и существенная «операционная» часть. Это означает, что экология рыб состоит не только из списка понятий и установленных фактов, но и из правил, пользуясь которыми можно из одних известных фактов получать новые сведения об изучаемом объекте уже теоретическим путем. Например, сопоставляя темп роста рыб в популяции, сроки половозрелости и некоторые иные характеристики популяции, можно судить об интенсивности промыслового воздействия на популяцию (Никольский, 1961). По весу рыбы можно определить ее энергетические траты на обмен (Винберг, 1956). Зная максимальный рацион и плотность кормовых объектов, рассчитывают реальный рацион рыбы (Ивлев, 1961б) и т. п. Эта «исчислительная», «операционная» часть знаний и является основой для применения математических методов, о которых будет идти речь в настоящей работе.

Пример такой комплексной науки, как лимнология (Верещагин, 1934), подводит нас к идее математизации, исходя из необходимости разобраться в динамике весьма сложной, но единой системы (озера), отдельные элементы которой описываются выразительными средствами различных наук (гидрофизики, гидрохимии, гидробиологии и др.). Язык математики является естественным средством для соединения разнородных сведений в целостную систему, без чего невозможно подлинно комплексное изучение водоемов.

Для успешного применения математических методов в какой-либо науке необходимо существование этих методов в математике или хотя бы математическая предпосылка, подготовленность к их созданию. Запросы практики и потребности естественных наук всегда служили мощным, хотя и не единственным стимулом развития математических теорий, но и сама математика развивается закономерно и не может перескочить через какие-то обязательные этапы развития. Биология, ихтиология и гидробиология, в частности, ставят перед математикой задачу описания динамики весьма сложных, заведомо нелинейных с изменяющейся структурой систем, имеющих, как правило, стохастический характер. Эти трудные и для современной математики требования были совершенно непосильны для математики прошлого. Собственно,

это и объясняет тот факт, что в общем процессе математизации всех наук биология была одной из последних.

Применение математических методов в биологии существенно ускорилось, облегчилось и, что самое важное, получило твердую теоретическую базу в связи с появлением и развитием кибернетики (Винер, 1958). Одной из основных идей кибернетики является установление общности процессов управления в сложнейших системах как биологических, так и технических, искусственно созданных. Это открывает широчайшие возможности для применения метода моделирования в изучении биологических систем. Иными словами, появляется возможность изучать не сам биологический объект, который во многих своих частях может быть принципиально недоступен для наблюдения, а некоторую техническую систему, существенные свойства которой совпадают со свойствами изучаемого биологического объекта.

А. А. Ляпунов (1968) так определяет задачу математико-кибернетической части биологии: «... рассматривается некоторый процесс жизнедеятельности, интегральное течение которого известно. Имеются представления о тех элементарных актах, из которых он складывается, и некоторый комплекс их характеристик. Формулируется гипотеза о том, что совокупное протекание данного комплекса элементарных актов должно привести именно к наблюдаемой картине. Здесь возникает математическая задача: по совокупности элементарных актов, протекающих в определенных условиях, выяснить в целом картину, к которой должны привести эти элементарные акты». Именно эта, изложенная А. А. Ляпуновым, концепция применения математических методов в биологии послужила методологической основой предлагаемой книги.

В настоящей работе рассматривается математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Основное внимание уделяется моделированию популяций и сообществ промысловых рыб как объектов, непосредственно связанных с производственной деятельностью человека — работой рыбодобывающей промышленности.

Популяции и сообщества водных беспозвоночных рассматриваются лишь как кормовая база промысловых рыб, как трансформаторы энергии от продуцирующих звеньев водных экологических систем к используемым человеком популяциям. Поэтому рассмотрены лишь некоторые особенности (в основном с энергетической точки зрения) моделирования популяций зоопланктонных и бентосных организмов.

Построение моделей экологических систем не входит в основную задачу настоящей работы, поэтому вопросы, связанные с моделированием экосистем, являются лишь естественным развитием методов моделирования сообществ. Проблема создания моделей экосистем, или биогеоценозов, требует специального изучения, и данная работа может рассматриваться не более как

подготовительный этап в решении этой проблемы. Подобным же образом обстоит дело с оптимальным управлением популяции промысловых рыб — здесь только намечены пути решения поставленной задачи.

Настоящая книга включает 7 глав.

Глава 1 посвящена обзору как самого метода моделирования, так и опыту применения различных видов метода математического моделирования к популяциям рыб, водных беспозвоночных, а также к сообществам и экосистемам.

В главе 2 делается попытка построения системы понятий и определений, необходимых для создания моделей популяций и сообществ водных животных. Установленные величины и соотношения используются на протяжении всей работы.

Теоретическим разработкам принципов моделирования популяций промысловых рыб на электронных цифровых вычислительных машинах посвящена глава 3. Приводятся примеры использования математического аппарата систем уравнений в конечных разностях.

Практическое приложение разработанных принципов к конкретным популяциям промысловых рыб (окунь в оз. Тюленьем и красная в оз. Курильском) дано в главе 4, которая является логическим продолжением главы 3.

Особенностям моделирования популяций водных беспозвоночных животных посвящена глава 5, где разбираются вопросы машинного моделирования как популяций с дискретным размножением, так и популяций с непрерывным процессом размножения. Этот необходимо для перехода к вопросам моделирования сообществ водных животных, в которые могут входить как популяции рыб, так и популяции планктонных или бентосных ракообразных. Заключительный раздел главы посвящен применению принципов метода Монте-Карло к моделированию популяций планктонных ракообразных.

В главе 6 разрабатываются теоретические предпосылки и методы моделирования сообществ водных животных, причем рассматриваются применение для этой цели методов теории графов, а также использование моделирования на электронной вычислительной машине.

Моделям конкретных сообществ посвящена глава 7. Она начинается с разбора модели взаимодействия популяции зоопланктона (диаптомуса) с молодью окуня в оз. Раздельном. Основное место занимает описание модели сообщества пелагических рыб оз. Дальнего (Камчатка), а также результатов исследования этой модели.

Рисунки и таблицы имеют номер главы и порядковый номер, формулы — номер главы, раздела и порядковый номер.

ПУТИ РАЗВИТИЯ МЕТОДОВ МОДЕЛИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ

1.1. ПОПУЛЯЦИЯ КАК ДИНАМИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Прежде чем приступить непосредственно к разбору методов моделирования популяций и сообществ, целесообразно рассмотреть основу этого моделирования в виде приложения понятий и идей кибернетики и общей теории систем к изучаемым объектам.

Не углубляясь в строго математическое (Месарович, 1966) или философское (Новик, 1965) определение сложной динамической системы, отметим лишь ее основные черты и свойства, существенные для практического приложения к теории динамики популяций водных животных. Всякая система характеризуется наличием у нее элементов, находящихся во взаимной связи и образующих единое целое. Окружающая среда воздействует на системы через входы, а сама система в свою очередь — на окружающую среду посредством выходов.

Для конкретности изложения ограничимся лишь рассмотрением популяции промысловой рыбы, так как все приведенные ниже рассуждения нетрудно, с соответствующими коррективами, распространить на популяции непромысловых рыб и водных беспозвоночных.

Популяция промысловой рыбы как сложная система состоит из ряда элементов. В качестве таких элементов можно рассматривать возрастные, весовые, половые или иные группы рыб, объединенные каким-либо признаком или целой совокупностью признаков. Наиболее мелким и подробным описанием популяции будет деление ее на отдельные особи.

Между элементами системы существуют многообразные связи. В данном примере это будут кормовые взаимоотношения между

рыбами, связи, обусловленные процессом воспроизводства, закономерности роста, полового созревания, миграций и многие другие зависимости.

Входами популяции промысловой рыбы как системы являются внешние воздействия на популяцию. Можно разделить входы на управляемые и неуправляемые, которые часто называются помехами или возмущающими воздействиями.

Среди выходов популяции промысловой рыбы, рассматриваемой в виде кибернетической системы, следует выделить полезный выход, а именно вылов рыбы.

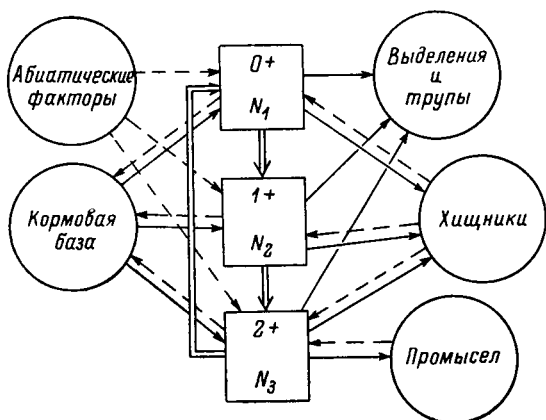


Рис. 1. 1. Блок-схема популяции промысловой рыбы.

Двойные линии — внутренние связи популяции; сплошные линии — энергетические связи; прерывистые линии — информационные связи.

Выделение границ системы и ее элементов является весьма условной операцией, существенно зависящей от задачи конкретного исследования. Например, элемент популяции рыбы — отдельную особь — можно рассматривать также как сложную динамическую систему, причем в качестве элементов организма рыбы, например, выделяют функциональные системы (дыхания, кровообращения, пищеварения, выделения, нервную систему и т. д.). С другой стороны, сама популяция промысловой рыбы может считаться элементом более обширной системы — биоценоза. В этой системе элементами являются отдельные популяции, а связи между элементами характеризуются отношениями типа «хищник—жертва», «паразит—хозяин», конкуренцией и другими видами отношений.

Рассмотрим популяцию промысловой рыбы на несколько абстрактном, но зато весьма простом примере популяции, состоящей всего из трех возрастных групп. Под возрастной группой

понимается совокупность всех рыб данной популяции, имеющих один и тот же возраст без различия пола, веса, жирности и других параметров. В простейшем случае возрастную группу можно описать лишь одной переменной — численностью рыб, входящих в нее. Другой существенной характеристикой возрастной группы является средний вес особей, составляющих эту группу.

Блок-схема популяции представлена на рис. 1.1 Прямоугольники на блок-схеме символизируют элементы системы, а стрелки — связи между элементами системы, а также связи с окружающей средой, т. е. входы и выходы системы. Такой математический объект, который характеризуется множеством элементов и определенными связями между этими элементами, называется графом (Берж, 1962; Оре, 1968). Следовательно, блок-схема популяции может рассматриваться как граф связей популяции промысловой рыбы, причем элементы будут вершинами графа, а связи — дугами.

Состояние популяции определяется тремя величинами — численностями особей, входящих в возрастные группы: N_1 — численность сеголеток, N_2 — численность рыб в возрасте 1+ и N_3 — в возрасте 2+. Естественно, что такое представление популяции может иметь место только при дискретности

времени в один год. Подобный масштаб времени удобен при описании популяций рыб в том отношении, что он совпадает с циклом размножения, однако во многих задачах такая дискретность времени может оказаться излишне грубой, и приходится рассматривать более мелкие временные отрезки.

Переменные, определяющие состояние системы (в нашем примере N_1, N_2, N_3), называются обобщенными координатами. Состояние популяции промысловой рыбы можно описать положением точки в пространстве состояний, или фазовом пространстве системы (рис. 1.2). Здесь пространство состояний является трехмерным, в общем случае это многомерное пространство.

Совокупность точек фазового пространства, характеризующая состояние системы в последовательные моменты времени, называ-

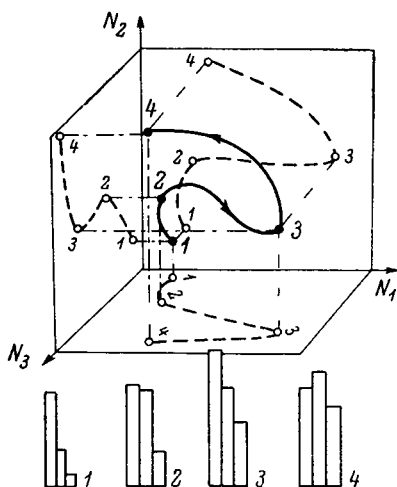


Рис. 1.2. Пространство состояний популяции рыбы и траектория изменения состояния популяции во времени.

1—4 — гистограммы возрастного состава популяции, соответствующие отмеченным точкам (1—4) фазового пространства.

ется траекторией. В ихтиологической практике обычно пользуются развернутыми во времени проекциями траектории популяции на какую-либо из осей обобщенных координат, называя полученные графики кривыми динамики численности. Более редко встречаются проекции траектории популяции на координатную плоскость (Ricker, 1954; Лэк, 1957), так называемые фазовые диаграммы. Например, Риккер в качестве обобщенных координат принимает запас и пополнение.

Если численность рыб во всех возрастных группах не изменяется во времени, то траектория системы вырождается в точку. В этом случае можно говорить о стационарном состоянии популяции.

Если через некоторые промежутки времени состояния популяции повторяются, то траектория системы представляет собой замкнутую пространственную кривую. Подобная ситуация говорит о циклических колебаниях численности и структуры популяции промысловой рыбы.

В случае неизменности во времени входов системы (на рис. 1.1 это означает постоянство кормовой базы, условий на нерестилищах, независимость от времени характеристик воздействия промысла и хищников на популяцию) последняя называется автономной. Укажем на существенное свойство автономных систем — с течением времени они всегда приходят или к стационарному состоянию, или начинают совершать циклические колебания. Естественно, что при этом предполагается неизменность внутренней структуры и параметров популяции.

Рассмотрим внутреннюю структуру популяции промысловой рыбы (рис. 1.1) с точки зрения конфигурации связей. Заметим, что связи образуют замкнутый контур. Действительно, сеголетки (0+) переходят в особи возраста 1+, которые в свою очередь достигают в возрасте 2+ половой зрелости и дают потомство. Это потомство формирует численность сеголеток. Подобные контуры обратной связи характерны для систем, обладающих свойством саморегуляции (Нейман, 1958). Разберем это свойство популяции рыб более подробно.

Будем называть положительными такие связи, которые при увеличении переменной, характеризующей элемент, откуда направлена стрелка, символизирующая связь, обеспечивают увеличение переменной того элемента, куда направлена стрелка. Отрицательные связи обладают обратным свойством — при увеличении одной переменной другая уменьшается.

На схеме 1.1 связи между элементами 0+ и 1+ и между 1+ и 2+ положительны, если предположить, что смертность не зависит от численности рыб. Связь же между 2+ и 0+ может быть как положительной, так и отрицательной. Например, при ограниченности площади нерестилищ или при нехватке корма для молоди уве-

личение количества производителей может приводить к сокращению числа выживших мальков.

Если в петле обратной связи все связи положительные, то такая система неустойчива, в предположении, что система не обладает другими петлями и контурами. Переменные такой неустойчивой системы стремятся с течением времени или неограниченно увеличить свои значения, или стремятся к нулю. В биологических системах первый случай явно не может иметь места в силу ограниченности энергетических ресурсов, необходимых для поддержания деятельности системы (Малиновский, 1960; Хэммонд, 1961).

Наличие в замкнутом контуре связей разного знака может при определенных условиях обеспечить устойчивость системы. Под устойчивостью будем упрощенно понимать способность системы приходить в стационарное состояние после некоторого возмущающего воздействия.

Далеко не все системы с отрицательной обратной связью являются устойчивыми. При слишком сильной обратной связи возможно возникновение в системе незатухающих автоколебаний.

Бивертон и Холт (Beverton, Holt, 1957) показали, что в популяции промысловой рыбы может иметь место как устойчивый режим, так и режим автоколебаний численности популяции.

В этом разделе весьма поверхностно и упрощенно изложены сведения о системах, с которыми имеет дело кибернетика и частным случаем которых являются популяции промысловой рыбы. Более подробное и строгое изложение можно найти в работах Н. Винера (1958), А. А. Ляпунова (1959), У. Эшби (1959), А. Г. Ивахненко (1961), С. Бира (1963), Т. Джорджа (1964), В. М. Глушкова (1964), Г. Грениевского (1964), В. Д. Моисеева (1965), А. Я. Лернера (1967), В. В. Парина и Р. М. Баевского (1966). Цель настоящего раздела только в том, чтобы показать подход к изучению свойств популяций и сообществ водных животных с позиций кибернетики.

1.2. МОДЕЛИРОВАНИЕ — МЕТОД ИССЛЕДОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ

В предыдущем разделе было показано, что популяции и сообщества водных животных можно рассматривать как сложные динамические системы. Наиболее распространенным, результативным, а в некоторых случаях и единственным методом изучения этих систем является моделирование (Ляпунов, 1959; Гуд и Макол, 1962; Кулик, 1963, 1964; Бусленко, 1964; Хорафас, 1967; Амосов, 1968).

Под моделированием понимается метод опосредованного практического или теоретического оперирования объектом, при котором исследуется непосредственно не сам интересующий нас объект, а используется вспомогательная искусственная или естественная система (модель), находящаяся в определенном объективном

соответствии с познаваемым объектом, способная замещать его на определенных этапах познания и дающая при ее исследовании в конечном счете информацию о самом моделируемом объекте (Новик, 1965).

Модель, согласно В. А. Штоффу (1966), это «мысленно представимая или материально реализованная система, которая, отображая или воспроизводя объект исследования, способна замещать его так, что ее изучение дает новую информацию об этом объекте». Именно ради этой новой информации об объекте и применяются моделирование в научном исследовании.

В процессе познания данного биологического объекта математическая модель может выполнять разные функции. Поскольку модель является выражением нашего знания об исследуемом предмете, то нас в первую очередь должна интересовать истинность этого знания. Таким образом, модель выступает в роли критерия истины.

Модель может считаться удачной, если ее функционирование подобно функционированию оригинала (Штофф, 1966). Это бесспорное требование таит в себе возможность крупных ошибок, с которыми приходится сталкиваться на практике. Дело в том, что информация о моделируемом объекте, как правило, ограничена, поэтому исследователь при построении математической модели объекта стремится использовать все имеющиеся в его распоряжении сведения об этом объекте. Если потом производится сравнение функционирования модели и оригинала, то немудрено, что в большинстве случаев совпадение получается хорошим. Ведь те сведения, по которым производилась проверка модели, уже учтены при ее построении, как правило, в сильно завуалированном виде. По существу это разновидность известного в логике «порочного круга».

Избежать такой тривиальной, но частой ошибки можно, несколько уточнив критерий истинности модели, приведенный выше. Математическая модель только тогда может считаться соответствующей оригиналу, когда некоторые величины, известные для оригинала и выбранные в качестве контрольных и не использованные при построении модели, удовлетворительно совпадут в модели и в оригинале. Слова «удовлетворительно совпадут» следует понимать в количественном смысле, например, с определенной, наперед заданной доверительной вероятностью среднеквадратичное расхождение между моделью и оригиналом не должно выходить из заданных пределов. Естественно, что возможны и другие, достаточно разнообразные критерии совпадения модели и оригинала.

Позволим себе привести некоторые конкретные примеры проверки истинности модели. Так, в модели изолированной популяции окуня в оз. Тюленьем (раздел 4.1) в качестве контрольной величины было принято распределение численности окуня по

возрастными группами. В модели сообщества пелагических рыб оз. Дальнего (раздел 7.2) проверка производилась по динамике прохода красной на нерест в период с 1938 по 1963 г. Правильность модели гемодинамики внутричерепного кровообращения (Москаленко, 1967; Москаленко, Меншуткин, Кисляков, 1968) проверялась по форме пульсовых колебаний ликворного и люмбального давлений. При моделировании нервного механизма взлета и посадки саранчи (Меншуткин, Свидерский, Умнов, 1968) модель была признана правильной только после того, как поведение реальной саранчи в различных экспериментальных условиях совпало с поведением модели. Во всех описанных случаях контрольными величинами были наиболее достоверно и надежно определенные характеристики моделируемого объекта.

Пользоваться плодами моделирования, т. е. получать от модели конкретного биологического объекта такую информацию, которая недоступна при других методах исследования, можно только после того, как показана истинность (в определенном выше смысле) созданной модели. В противном случае будет неправомерен перенос результатов исследования на моделируемый объект.

Модель, которая соответствует своему оригиналу, — это уже новая информация о моделируемом объекте. Из соответствия модели и оригинала следует, что предпосылки, заложенные при построении модели, верны и непротиворечивы. Очень часто такой результат уже вполне оправдывает все труды по созданию математической модели биологического объекта.

Метод моделирования чрезвычайно широко распространен в современной науке. Во многих отраслях знания он стал основным методом исследования.

Методами моделирования широко пользуются такие ранее далекие от математических и точных методов исследования науки, как экономика (Цышкин и Михалевский, 1961; Аллен, 1963; Ланге, 1968), география (Арманд, 1969), социология (Маслов, 1962; Стоун, 1967), психология (Буш и Мостеллер, 1962; Амосов, 1965), медицина (Конюхов, 1961; Рашевский, 1967), биология (Bailey, 1957; Andrewartha, 1957; Фролов, 1961; Бимент, 1963; Harmon a. Lewis, 1966; Мур, 1967) и биохимия (Jonhson, Eyring, Polissar, 1954; Герфинкель, 1968). Каждая наука вносит в метод моделирования свою специфику. Поскольку в большинстве случаев модель исследуется методами не той науки, которая занимается самим образцом, то моделирование служит одним из путей взаимного обогащения различных наук, столь характерного для нашей эпохи.

Возвращаясь к выбранному предмету исследования, будем считать популяцию или сообщество водных животных оригиналом или объектом моделирования. Выделение в популяции или сообществе существенных (основных) признаков, т. е. таких, которые

должны быть перенесены на модель, зависит, как сказано выше, от конкретных условий задачи. Естественно, что, кроме этих признаков, модель может иметь и свои собственные свойства, зависящие от ее реализации.

Например, блок-схема популяции (рис. 1.1) — это ее модель, но в качестве существенного признака выбран только признак числа возрастных групп и характер внутренних и внешних связей, а все остальные свойства популяции считались несущественными. Примером собственных свойств модели могут служить размеры и форма стрелок и прямоугольников на блок-схеме — эти свойства никакого отношения к популяции рыб не имеют.

Типы и разновидности применяемых в настоящее время моделей в различных областях науки и техники весьма разнообразны (Веников, 1961; Штофф, 1966). Классификация моделей популяций и сообществ приведены в работах В. С. Ивлева (1961а), Уатта (Watt, 1962), Галланда (Gulland, 1962) и В. В. Меншуткина (1964б). Остановимся на довольно упрощенной системе классификации моделей популяций и сообществ.

Условимся называть модель реальной, если и в модели, и в оригинале имеют место одни и те же физические, химические или биологические процессы и различен только масштаб происходящих явлений. Реальные модели популяций промысловых рыб представляют собой также популяции рыб или водных беспозвоночных, но только более удобные для проведения экспериментальных работ, чем моделируемые популяции. В качестве примера укажем на работы Силлимена и Гутсела (Silliman, Gutsell, 1958), А. В. Морозова (1960) и Слободкина (Slobodkin, 1961). Подобные биологические модели имеют неоспоримые преимущества, в частности, достоверности воспроизведения процессов, специфичных для живого организма, но они очень громоздки и неоперативны, так как работают в реальном масштабе времени.

Модель называется аналоговой в том случае, когда процессы, происходящие в оригинале и в модели, описываются одними и теми же дифференциальными уравнениями (Ольсон, 1947; Уемов, 1962). Применительно к популяциям промысловых рыб метод аналогового моделирования разрабатывался в основном в работах Дои (Doi, 1956, 1959, 1962а, 1962б, 1962с).

Будем называть модель знаковой, если элементы и процессы оригинала описываются в модели абстрактными символами и операциями над ними. Знаковые модели существенно богаче по своим возможностям, чем реальные и аналоговые модели, так как они почти не связаны ограничениями физической или биологической реализации. Например, описание популяции промысловой рыбы, использующее выразительные средства русского языка и языка простейших графических изображений (как это обычно делается в статьях и книгах по ихтиологии), является, вообще говоря, знаковой моделью описываемой популяции. Однако если обра-

тяться к определению метода моделирования, приведенному в начале этого раздела, то станет ясно, что использование такой модели для получения новой информации об описываемой популяции весьма затруднительно.

Частным случаем знаковых моделей являются математические модели. При математическом моделировании биологическому объекту ставится в соответствие некоторый математический объект, например, система алгебраических, дифференциальных, конечноразностных или логических уравнений, алгоритм перехода системы из одного состояния в следующее и т. п. Дальше этот математический объект исследуется методами математики, полученный результат переносится на биологический объект, послуживший прототипом для создания модели.

Первый вопрос, который встает перед исследователем, применяющим метод математического моделирования, это выбор математического аппарата, выбор языка для описания свойств исследуемого объекта, метатеории модели (Полетаев, 1966). Часто успех моделирования в сильной степени зависит от правильного, обоснованного выбора математического аппарата модели. Наоборот, стремление шаблонно использовать хорошо разработанные и широко известные разделы математики (например, теорию линейных дифференциальных уравнений) для моделирования любых биологических объектов нередко приводит к тому, что полученный результат не может быть интерпретирован биологически или результаты исследования не вносят ничего нового в понимание биологического явления.

В настоящей работе будут разбираться только математические модели популяций и сообществ. Это не означает, что аналоговые и особенно биологические модели являются непригодным средством для изучения динамики популяций рыб. Эти виды моделирования имеют свои преимущества, но математические модели обладают наибольшей гибкостью и широтой применения.

Различные разделы математики дают для построения моделей готовый материал — системы абстрактных объектов и операций над ними, а иногда даже и готовые результаты — теоремы. Выбор математического аппарата знаковой модели существенно зависит от того, каким образом описываются в модели время и состояние системы.

Если и время, и состояние моделируемого объекта описываются в модели на бесконечных непрерывных множествах (например, время и численность популяции выражаются действительными числами), то назовем такую модель *непрерывной*. В этом случае промежуток времени между двумя соседними последовательно рассматриваемыми состояниями системы (Заде, 1966) является бесконечно малой величиной. Для описания подобных моделей применяются системы дифференциальных уравнений.

Если время описывается в модели на дискретном множестве (например, t может принимать только целые положительные значения), а состояние — на непрерывных множествах, то назовем такую модель дискретно-непрерывной. В этом случае разность между t и $t - 1$ — величина конечная и называется временным шагом системы. Для описания таких моделей применяется математический аппарат уравнений в конечных разностях.

Если и время, и состояние моделируемой системы описывается в модели на дискретных множествах, то такую модель назовем дискретно-дискретной. Простейшим примером описания состояния популяции на дискретном множестве является оценка численности рыб в баллах (например, мало, немного и много рыбы). Для описания таких моделей применяется математический аппарат теории конечных автоматов.

Другим классификационным признаком может служить характер зависимости между предыдущими и последующими состояниями системы. Если предыдущее состояние системы однозначно определяет последующее состояние, то система или модель называется детерминированной. Если же, зная состояние системы в данный момент времени, можно лишь указать вероятности наступления того или иного состояния в следующий момент времени, то система называется вероятностной или стохастической. Для описания и исследования таких систем применяется математический аппарат теории случайных процессов.

В настоящей работе будут рассматриваться, за исключением раздела 5.3, только детерминированные модели популяций и сообществ. Такое ограничение сделано в силу сложности и малой разработанности стохастического моделирования применительно к данному объекту, хотя очевидно, что вероятностные процессы могут лучше и полнее описать те сложнейшие закономерности, которые лежат в основе динамики популяции промысловой рыбы.

Рассмотрим существо, особенности, недостатки и преимущества непрерывно-непрерывных, дискретно-непрерывных и дискретно-дискретных моделей на простом примере описания процесса естественной смертности рыб.

В случае непрерывно-непрерывной модели будем считать мгновенную скорость убыли числа рыб, т. е. первую производную численности рыб (N) по времени, пропорциональной количеству рыб в данный момент времени

$$\frac{dN}{dt} = -\mu N, \quad (1.2.1)$$

где μ — коэффициент пропорциональности, называемый мгновенным коэффициентом естественной смертности (Ricker, 1958). Выражение (1.2.1) является обыкновенным дифференциальным

уравнением первого порядка с разделяющимися переменными. Разделим переменные N и t :

$$\frac{dN}{N} + \mu dt = 0. \quad (1.2.2)$$

Общий интеграл уравнения (1.2.2) имеет вид:

$$\int \frac{dN}{N} + \mu \int dt = C, \quad (1.2.3)$$

где C — постоянная интегрирования.

Выполняя интегрирование в выражении (1.1.3), получаем

$$\ln N + \mu t = C \quad (1.2.4)$$

или

$$N = e^{C - \mu t}.$$

Найдем значение константы C , исходя из начальных условий $N = N_0$ при $t = 0$, тогда получается известная формула

$$N = N_0 e^{-\mu t}. \quad (1.2.5)$$

В формулу (1.2.5) можно подставлять любые биологически оправданные значения величин N_0 , μ , t и быстро получать необходимый результат. Общность получаемого решения — существенное достоинство моделей, использующих аппарат дифференциальных уравнений. Однако далеко не всегда удается получить решение исходного дифференциального уравнения в виде аналитической зависимости вроде (1.2.5). Например, если предположить, что мгновенный коэффициент естественной смертности рыб зависит от времени, то решение уравнения (1.2.1) существенно усложняется, а при определенных условиях станет просто невозможным получение решения в виде одной конечной формулы.

Перейдем к рассмотрению дискретно-непрерывной модели процесса естественной смертности рыб. Количество рыб, выживших к моменту времени $t+1$, которое обозначим N_{t+1} , можно определить, зная количество рыб в предыдущий момент времени (N_t), по соотношению:

$$N_{t+1} = N_t (1 - m). \quad (1.2.6)$$

В этом выражении m — коэффициент естественной смертности, но уже не мгновенный, как μ в уравнении (1.2.1), а отнесенный к конечному периоду времени — временному шагу системы Δt . Из формул (1.2.5) и (1.2.6) следует соотношение между этими коэффициентами:

$$m = 1 - e^{-\mu \Delta t}. \quad (1.2.7)$$

Заметим, что если μ может быть любым положительным числом, то m должно быть обязательно меньше или равно единице.

Пусть надо проследить изменение численности поколения рыбы в течение года, причем задана начальная численность (N_1) и изменение коэффициента естественной смертности по месяцам. Вычисление количества рыб в момент $t+1$ производится по формуле 1.2.6, в которую подставляются значения $N_1=1000$ и $m=0.1$. Полученная величина $N_2=900$ снова подставляется в (1.2.6) и т. д.:

t	...	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
m	...	0.1	0.1	0.2	0.2	0.3	0.3	0.3	0.4	0.3	0.2	0.1	0.1
N_t	...	1000	900	810	650	520	365	255	180	110	77	62	55

Преимуществом подобного вида моделирования является возможность исследования сколь угодно сложных систем. Если при применении аппарата дифференциальных уравнений далеко не при всяком виде выражения типа (1.2.1) можно было получить конечный результат (формула (1.2.5) в рассматриваемом примере), то в случае дискретно-непрерывного моделирования при любом выражении типа (1.2.6) можно получить результат в виде последовательности подобной приведенной выше.

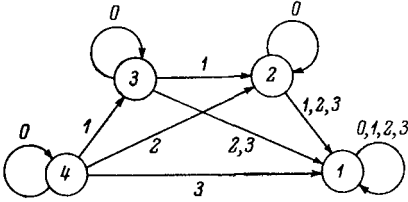


Рис. 1.3. Граф переходов автомата, моделирующего процесс естественной смертности поколения рыб.

В случае моделирования сложной системы объем вычислительной работы для получения результата существенно возрастает. Применение электронных цифровых вычислительных машин дает возможность выполнить большое количество арифметических и логических операций в приемлемые для практики отрезки времени, что открывает широчайшие перспективы перед рассматриваемым способом моделирования популяций промысловых рыб.

Однако не следует забывать о том, что в результате исследования дискретно-непрерывной модели получается одна или целое семейство траекторий моделируемой системы при конкретных значениях параметров системы и внешних условиях. Получение же общего решения, пригодного для исследования поведения системы в любых условиях, связано с существенными, часто непреодолимыми в настоящее время, трудностями.

Рассмотрим процесс естественной смертности рыб при помощи применения дискретно-дискретной модели. Предположим, что мы можем оценить численность поколения рыб при помощи четырех градаций: 1) очень мало, 2) мало, 3) много и 4) очень много. Условия выживания также опишем четырьмя градациями: 1) незначительная смертность, 2) существенная, 3) высокая и 4) катастрофическая. В этом случае поколение рыб можно представить

в виде конечного автомата (Беркли, 1961; Глушков, 1962; Кобринский и Трахтенброт, 1962; Айзерман и др., 1963; Гилл, 1966) с четырьмя внутренними состояниями и четырьмя состояниями входа.

Граф переходов автомата приведен на рис. 1.3, а матрица переходов — в табл. 1.1.

Таблица 1.1

Таблица переходов автомата, моделирующего процесс естественной смертности поколения рыбы

Состояние автомата	Состояние входа				Состояние автомата	Состояние входа			
	1	2	3	4		1	2	3	4
1	1	1	1	1	3	3	2	1	1
2	2	1	1	1	4	4	3	2	1

Например, третья строка в табл. 1.1 означает, что если рыбы данного вида и поколения в водоеме много, то при незначительной смертности в следующий момент времени численность рыбы сохранится на том же уровне. При существенной смертности количество рыбы будет оценено градацией мало, а при высокой и катастрофической смертности к следующему моменту времени останется очень мало рыбы.

На графе переходов конечного автомата вершины графа соответствуют состояниям системы, а дуги помечены состояниями входа.

Пользуясь графом или таблицей переходов, легко получить траекторию поведения моделируемой системы при заданных состояниях входа. Пример функционирования модели приведен ниже:

Время	1	2	3	4	5	6	7
Смертность рыбы	1	2	1	2	4	1	1
Состояние поколения	4	4	3	3	2	1	1

Дискретно-дискретные модели, использующие математический аппарат теории конечных автоматов, весьма наглядны, гибки и пригодны для описания очень сложных зависимостей. В то же время исследование поведения системы, моделируемой в виде конечного автомата, может быть общим, т. е. по виду графа или таблицы переходов можно судить не только об одной конкретной траектории системы, но и свойствах всех возможных траекторий. Существенным недостатком разбираемого способа моделирования является необычайная громоздкость таблиц и матриц перехода при достаточно сложных системах. Трудности составления и оперирования с большими матрицами часто сводят на нет заманчивые свойства моделирования при помощи дискретно-дискретных систем.

Таким образом, на простом конкретном примере показаны особенности каждого из разбираемых типов моделирования. В следующих разделах будут рассмотрены характерные математические модели популяций рыб, водных беспозвоночных, а также сообществ и экологических систем указанных выше типов, кроме дискретно-дискретных моделей, по которым очень мало литературных сведений (Rosen, 1964). Разработке этого вида моделирования посвящен ряд работ автора (Меншуткин, 1966а, 1966б, 1967в).

1.3. МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИЙ, ИСПОЛЬЗУЮЩИЕ АППАРАТ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫХ УРАВНЕНИЙ

Построение математических моделей популяций водных животных, особенно популяций промысловых рыб, с применением аппарата дифференциальных уравнений — это наиболее распространенный и разработанный метод теоретических исследований в данной области. Начало подобных работ положено еще Ф. И. Барановым (1961), который основывал свои построения на уравнении вида (1. 2. 4).

Прежде чем переходить к обзору многочисленных и разнообразных модификаций, уточнений и дальнейших разработок метода Ф. И. Баранова, проследим на элементарном примере общий ход рассуждений при применении рассматриваемого метода моделирования.

Предположим, что пополнение промысловой рыбы постоянно во времени и не зависит от численности и других характеристик нерестовой части популяции. Это предположение равносильно отсутствию петли обратной связи на блок-схеме популяции (рис. 1.1).

Будем считать также, что вес рыб (w) линейно зависит от возраста и не зависит ни от условий питания, ни от других факторов:

$$w = at, \quad (1. 3. 1)$$

где a — коэффициент пропорциональности.

Мгновенный коэффициент естественной смертности ψ постоянен во времени и не зависит от возраста рыб и других условий. Промысел считаем неселективным, а промысловую смертность будем описывать мгновенным коэффициентом промысловой смертности φ , который по своему определению аналогичен величине ψ .

После таких предположений можно записать уравнение (1. 2. 5) в виде

$$N = N_0 e^{-(\psi+\varphi)t}. \quad (1. 3. 2)$$

Суммарный весовой вылов Y можно вычислить, интегрируя по всем элементарным количествам выловленной рыбы, начиная

с того возраста t_1 , при котором рыба достигает промыслового размера и начинает подвергаться облову:

$$Y = \int_{t_1}^{\infty} \varphi N w dt. \quad (1.3.3)$$

Подставляя выражения (1.3.1) и (1.3.2) в (1.3.3), получаем

$$Y = \alpha \varphi N_0 \int_{t_1}^{\infty} t e^{-(\psi+\varphi)t} dt. \quad (1.3.4)$$

Прделаем подробно все дальнейшие преобразования, исходя из знания элементарных основ математического анализа. Вычислим отдельно следующий неопределенный интеграл, применяя формулу интегрирования по частям:

$$\begin{aligned} \int t e^{-(\psi+\varphi)t} dt &= -\frac{t}{\varphi+\psi} e^{-(\psi+\varphi)t} - \frac{1}{(\varphi+\psi)^2} e^{-(\psi+\varphi)t} = \\ &= -e^{-(\psi+\varphi)t} \left[\frac{t}{\varphi+\psi} + \frac{1}{(\varphi+\psi)^2} \right]. \end{aligned} \quad (1.3.5)$$

Применяя формулу Ньютона—Лейбница для вычисления определенного интеграла и используя результат (1.3.5), получаем из (1.3.4) следующее выражение:

$$Y = \alpha \varphi N_0 \int_{t_1}^{\infty} e^{-(\psi+\varphi)t} \left[\frac{t}{\varphi+\psi} + \frac{1}{(\varphi+\psi)^2} \right] dt. \quad (1.3.6)$$

При выполнении подстановки $t = \infty$ получаем неопределенность вида $0 \cdot \infty$, которую легко раскрыть, пользуясь правилом Лопиталья. Наконец, получаем окончательное выражение для величины вылова:

$$Y = \alpha \varphi N_0 \frac{e^{-(\psi+\varphi)t_1}}{\psi+\varphi} \left(t_1 + \frac{1}{\psi+\varphi} \right). \quad (1.3.7)$$

Для наглядности и простоты результата предположим, что облову подвергаются рыбы всех возрастов, т. е. $t_1 = 0$. Тогда формула (1.3.7) упростится до

$$Y = \alpha N_0 \frac{\varphi}{(\psi+\varphi)^2}. \quad (1.3.8)$$

Вясним зависимость величины вылова от мгновенного коэффциента промысловой смертности или, иными словами, от интенсивности рыболовства, так как эти две величины тесно связаны друг с другом. Беря первую производную от Y по φ и приравнявая

ее нулю, получим выражение для максимального вылова и оптимального режима рыболовства.

$$\frac{dY}{d\varphi} = \alpha N_0 \frac{(\psi + \varphi)^2 - 2\varphi(\psi + \varphi)}{(\psi + \varphi)^4} = \alpha N_0 \frac{\psi - \varphi}{(\psi + \varphi)^3}, \quad (1.3.9)$$

$$Y_{\max} = \frac{\alpha N_0}{4\psi} \quad \text{при} \quad \varphi = \psi.$$

Следовательно, в данном случае оптимальным режимом рыболовства будет такой, при котором мгновенный коэффициент промысловой смертности равен мгновенному коэффициенту естественной смертности рыбы. При этом вылов будет тем больше, чем быстрее растет рыба (коэффициент α), чем больше численность пополнения и чем меньше естественная смертность.

Хотя полученное решение значительно обесценивается грубостью принятых допущений и предположений, все же это первое решение задачи о рациональном ведении рыбного хозяйства, важной в практическом отношении. Результат, подобный (1.3.9), при всей его простоте показывает реальность существования оптимального режима рыболовства.

Ф. И. Баранов (1961) решил несколько более сложную задачу, чем только что описанная, так как вместо (1.3.1) он принял кубическую зависимость веса от возраста:

$$w = at^3. \quad (1.3.10)$$

Соответственно вместо (1.3.7) было получено следующее выражение для вылова (в наших обозначениях):

$$Y = \alpha \varphi N_0 e^{-(\psi + \varphi)t} \left[\frac{t_1^3}{\psi + \varphi} + \frac{3t_1^2}{(\psi + \varphi)^2} + \frac{6t_1}{(\psi + \varphi)^3} + \frac{6}{(\psi + \varphi)^4} \right]. \quad (1.3.11)$$

Риккер (Ricker, 1940, 1944) усовершенствовал модель Ф. И. Баранова, введя экспоненциальное выражение для весового роста рыбы. Яманака (Yamanaka, 1954) для нахождения определенных интегралов вида (1.3.3) ввел специальную функцию выловов, а Джонс (Jones, 1957) применил для этой же цели математический аппарат гамма-функций. Используются также электронные вычислительные машины (Paulik, Beyliff, 1967).

Бивертон и Холт (Beverton, Holt, 1957) в своей обширной монографии существенно развили и довели исследование моделей популяций промысловых рыб, основанных на уравнениях типа (1.2.1), до состояния законченной теории. Для описания роста рыб они приняли формулу Бергаланффи

$$w = w_{\infty} [1 - e^{-\alpha(t-t_0)}]^3, \quad (1.3.12)$$

где w_{∞} — предельное значение веса рыбы, α и t_0 — эмпирические коэффициенты. При этом величина вылова определяется согласно выражению

$$Y = w_{\infty} \varphi N_0 e^{-(\varphi+\psi) t_1} \sum_{n=0}^3 \frac{\Omega_n e^{-\alpha n (t_1 - t_0)}}{\varphi + \psi + \alpha n} [1 - e^{-(\varphi+\psi+\alpha n) (t_1 - t_0)}], \quad (1.3.13)$$

где $\Omega_0 = +1$, $\Omega_1 = -3$, $\Omega_2 = +3$, $\Omega_3 = -1$ — коэффициенты разложения куба разности двух чисел, а t_2 — возраст рыбы, при котором оканчивается промысловое воздействие.

Бивертон и Холт проделали большую работу, обобщив полученные результаты для более сложных структур популяций промысловых рыб, а также для некоторых нестационарных режимов эксплуатации. Попытки введения в модель переменной смертности или зависимости темпа роста от кормовых условий привели или к получению настолько громоздких формул, что практическое использование их становилось невозможным, или заставляло обращаться к численным методам решения дифференциальных уравнений. Последний путь по существу равносильен переходу от непрерывно-непрерывной модели к дискретно-непрерывной, так как все методы численного интегрирования дифференциальных уравнений основаны на замене производных отношениями конечных приращений.

Методы, разработанные Бивертоном и Холтом, совершенствовались и довольно широко применялись к различным конкретным популяциям рыб (Ricker, 1958; Chatwin, 1958; Tanaka, 1959, 1962b; Parker, 1960; Лукашев, 1961; Beverton, 1962; Holt, 1962; Doi, 1962b; Yamanaka, 1963; Paulik, Gales, 1964; Murphy, 1965; Засосов, 1969).

Интересным направлением в развитии моделей разбираемого типа является введение в уравнения, описывающие популяцию промысловой рыбы, экономических показателей, например, стоимости выловленной рыбы, затрат на помысел и др. (Gordon, 1953; Scheafer, 1954, 1957; Шефер, 1958).

Успешность применения модели, основанной на уравнении типа (1.2.1), существенно зависит от достоверности величины естественной и промысловой смертности. Поэтому понятны усилия исследователей, направленные на определение этих параметров (Ricker, 1948, 1962; Шефер, 1957; Бивертон и Холт, 1958; Bishop, 1959; Paloheimo, 1961; Lander, 1962; Parker, 1962; Тюрин, 1962; Гулин, 1963; Fredin, 1965).

Если все рассмотренные выше модели основывались на уравнении (1.2.1), то возможен и несколько иной подход к моделированию, который основан на уравнении Рёсселла (1947) для годового изменения ихтиомассы стада:

$$\Delta B = B_J + B_w - M - Y, \quad (1.3.14)$$

где B_J — ихтиомасса пополнения; B_w — годовой естественный прирост; M — вес рыб, погибших от естественной смертности; Y — вылов.

Грэхэм (Graham, 1939) построил модель, поставив относительное изменение ихтиомассы популяций в прямую зависимость от разности между ихтиомассой популяции и максимально достижимой для данной популяции ихтиомассой.

$$\frac{1}{B} \cdot \frac{dB}{dt} = a (B_{\max} - B). \quad (1.3.15)$$

Уравнение (1.3.15) является уравнением логистической кривой Фергюльста—Пирла, широко применяемой в биометрии,

$$B = \frac{B_0 \cdot B_{\max}}{(B_{\max} - B_0) e^{-B_{\max} t} + B_0}, \quad (1.3.16)$$

где B_0 — начальное значение ихтиомассы.

Модель Грэхэма подверглась критике со стороны Дои (Doi, 1956), который справедливо считал ее недопустимо схематичной. Танака (Tanaka, 1957) показал связь такого подхода к моделированию популяции с подходом Ф. И. Баранова. Нечеткость биологического смысла величины B_{\max} и трудности ее практического определения объясняют малую распространенность подобных моделей.

Дальнейшим развитием моделей, основанных на уравнении типа (1.2.1), является учет в модели полового состава популяции (Базыкин, 1969), что приводит к уравнению вида

$$\frac{dN}{dt} = \frac{\alpha N^2}{\beta + \gamma N}, \quad (1.3.17)$$

где α , β и γ — константы.

Дальнейшее усложнение разбираемого типа моделей популяции приводит к рассмотрению возрастной структуры популяции и введению связи между количеством производителей и потомством (Гинзбург, 1969)

$$\frac{\partial u}{\partial t} + \frac{\partial u}{\partial \tau} = -\psi_0(\tau, t, u) - \varphi(\tau, t)$$

и

$$u(0, t) = \int_0^{\infty} \lambda(\tau, t, u) d\tau + \varphi_0(0, t), \quad (1.3.18)$$

где $u(\tau, t)$ — возрастная плотность популяции, зависящая как от возраста особей (τ), так и от времени (t); $\psi(\tau, t, u)$ — плотность естественной смертности; $\varphi(\tau, t)$ — плотность промысловой смертности; $\lambda(\tau, t, u)$ — плотность рождаемости. Решение системы уравнений типа (1.3.18) связано с существенными математическими трудностями и выполнено только для случаев с целым рядом упрощающих предположений, которые значительно

обесценивают первоначальную широту постановки задачи моделирования. Несмотря на это, при исследовании системы (1.3.18) удалось получить ряд интересных результатов, относящихся к динамике численности дальневосточных лососей.

Рассмотрение популяции промысловой рыбы с энергетической точки зрения (Charman, 1967; Dicke, Paloheimo, 1968) привело к построению моделей, в которых учитываются не только численность популяции, но и процессы питания и роста особей. Так, для модели, где численность определяется уравнением (1.2.1), а вес рыбы подчиняется экспоненциальной зависимости

$$w = w_0 e^{\alpha t}, \quad (1.3.19)$$

ихтиомасса популяции определяется как

$$B = \int w_0 e^{\alpha t} \lambda e^{-(\psi + \varphi)t} dt = \frac{\lambda w_0}{\psi + \varphi - \alpha}, \quad (1.3.20)$$

где λ — число рождений в единицу времени. Соответственно вековой вылов для рассматриваемой популяции составляет

$$Y = \frac{\varphi \lambda w_0}{\psi + \varphi - \alpha}, \quad (1.3.21)$$

а продукция, которая складывается из прироста ихтиомассы за счет молоди ($\lambda \cdot w_0$) и роста взрослых особей, определяется по соотношению

$$P = \left(\lambda w_0 + \frac{\alpha \lambda w_0}{\psi + \varphi - \alpha} \right) \Delta t = \frac{(\psi + \varphi) \lambda w_0}{\psi + \varphi - \alpha} \Delta t. \quad (1.3.22)$$

Коэффициент P/B , который представляет отношение продукции к биомассе (ихтиомассе) популяции, в данном случае равен мгновенному коэффициенту общей смертности:

$$P/B = \varphi + \psi. \quad (1.3.23)$$

Усложнение этой модели за счет введения зависимости затрат на обмен от веса особи и учета величины кормовой базы привело к таким выражениям для биомассы и продукции популяции, которые оказалось невозможно выразить в аналитическом виде.

Принципиально модели популяций водных беспозвоночных мало чем отличаются от уже рассмотренных моделей популяций рыб. Так, Смит (Smith, 1963) при построении модели популяции дафнии (*Daphnia magna*) использовал дифференциальное уравнение, сходное с (1.3.15)

$$\frac{dB}{dt} = \alpha_1 B \left[\frac{B_{\max} - B}{B_{\max} + \frac{\alpha_1}{\alpha_2} B} \right], \quad (1.3.24)$$

где B — биомасса популяции; B_{\max} — максимально возможная биомасса; α_1 — интенсивность роста при неограниченном количестве корма; α_2 — интенсивность роста при максимальной биомассе. Уравнение (1. 3. 24) получено в предположении приложимости закона действующих масс к взаимодействию питающихся и кормовых объектов. Кроме того, полагается линейная зависимость между биомассой популяции и количеством усвоенной пищи.

Райт (Wright, 1965) использовал при моделировании популяции дафний уравнение типа (1. 2. 1)

$$N = N_0 e^{(\lambda - \psi - \chi)t}, \quad (1. 3. 25)$$

где N — численность популяции; λ — мгновенная скорость размножения; ψ — естественная смертность; χ — смертность в результате воздействия хищника (*Leptodora*).

Важный вклад в теорию и практику математического моделирования популяций беспозвоночных животных сделан Уаттом (Watt, 1961, 1962), который ввел в модель разделение по стадии развития, зависимость параметров популяции от температуры среды и учет случайных внешних воздействий, помимо влияния паразитов, хищников и взаимодействия с кормовой базой.

Экспериментальные работы Слободкина с популяциями дафний (Slobodkin, 1961) основаны на теоретических моделях (Slobodkin, 1955, 1958) и являются проверкой заложенных в этих моделях предположений (Frank, 1960).

Методы определения продукции водных животных (Петрович, Шушкина, Печень, 1961; Hall, 1964; Mann, 1964; Винберг, Печень, Шушкина, 1965; Edmondson, 1965; Соорег, 1965; Печень, 1965; Винберг, 1968), получившие широкое распространение в гидробиологических исследованиях в последнее время, базируются по существу на моделях, использующих, часто в замаскированном виде, аппарат дифференциальных уравнений. Это довольно наглядно показано в работе В. С. Тена и В. Е. Заики (1967).

Математические модели популяций, использующие аппарат дифференциальных уравнений, просты, наглядны и хорошо разработаны, но получение аналитического решения для траекторий системы возможно лишь в ограниченном числе простейших случаев. Даже небольшое усложнение модели (например, введение зависимости естественной смертности от размера животного) заставляет обращаться к численным методам решения дифференциальных уравнений (Beverton, Holt, 1957; Tanaka, 1959). Это существенно обесценивает другие достоинства метода. Поэтому часто в терминах дифференциальных уравнений лишь формулируется сама модель популяции, а для ее исследования приходится переходить к уравнениям в конечных разностях.

1.4. МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИЙ, ИСПОЛЬЗУЮЩИЕ АППАРАТ УРАВНЕНИЙ В КОНЕЧНЫХ РАЗНОСТЯХ

Основные идеи, лежащие в основе построения моделей популяций промысловых рыб с использованием конечноразностных уравнений, были заложены еще в работах А. Н. Державина (1961), Н. Л. Чугунова (1961), Томпсона (Thompson, 1937), Грэхэма (Graham, 1939) и др. Однако, прежде чем разбирать особенности той или иной модели, поясним общий принцип построения на том же самом примере, который использовался в разделе 1.1.

Блок-схема модели популяции промысловой рыбы приведена на рис. 1.1. При построении модели будем предполагать, что промежуток времени между двумя последовательными состояниями системы равен одному году.

В качестве обобщенных координат системы примем численность сеголеток (N_1) и численность рыб в возрасте $1+$ и $2+$ (N_2 и N_3). Темп роста рыбы будем считать зависящим только от возраста, иными словами, средние веса особей в возрастных группах (w_1 , w_2 и w_3) не связаны со временем и не являются переменными системами. Предположим, что промысловому воздействию могут подвергаться только две старшие возрастные группы популяции, причем применяемые орудия лова обладают селективностью f_2 и f_3 .

После таких предположений можно записать, что численность особей в возрасте $2+$ в момент времени $t+1$ будет равна численности особей возраста $1+$ в предыдущем году (в момент времени t) с учетом выживания как в процессе воздействия естественной смертности ($1 - p_\psi^2$), так и выживания после действия промысла ($1 - f_2F$). Под F понимается интенсивность промысла

$$N_3^{t+1} = N_2^t (1 - p_\psi^2) (1 - f_2F). \quad (1.4.1)$$

Для получения коэффициента общей смертности, отнесенного к конечному промежутку времени, нельзя складывать коэффициенты естественной (p_ψ) и промысловой (f_2F) смертностей, как это можно делать для мгновенных коэффициентов ψ и φ (1.3.2). Дело в том, что величины p_ψ и f_2F можно рассматривать как вероятности гибели рыбы за время Δt от естественной или промысловой причины. Вероятность же того, что рыба не будет захвачена орудиями лова, можно считать независимой от вероятности не погибнуть от естественных причин. Поэтому формула (1.4.1) получается по теореме умножения вероятностей независимых событий (Калбертсон, 1965). Заметим, что выражение (1.4.1) можно вывести формальным образом, подставив в (1.3.2) соотношение (1.2.7) и полагая $m = p_\psi$.

Если считать, что рыба, погибшая в результате естественной смертности, уже не может быть выловлена, то количество выловленных рыб возраста $1+$ определится как

$$y_2 = N_2^t f_2 F (1 - p_\psi^2). \quad (1.4.2)$$

Соотношение, аналогичное (1.4.1), можно записать и для численности второй возрастной группы:

$$N_{2+}^{t+1} = N_1^t (1 - p_{\psi}^1). \quad (1.4.3)$$

Количество рыб возраста $2+$, вылавливаемое в течение года, определяется по соотношению:

$$y_3 = N_{2+}^t J_3 F (1 - p_{\psi}^3). \quad (1.4.4)$$

В рассматриваемом примере предполагается, что половой зрелости рыбы моделируемой популяции достигают в возрасте $2+$. Долю, которую составляют самки от общего числа особей, обозначим σ и будем считать величиной постоянной. Плодовитость (λ), т. е. число икринок, которое мечет во время нереста одна самка, также примем в виде константы, не зависящей ни от состояния популяции, ни от внешних условий. При таких допущениях количество выметанных икринок (J) можно вычислить по соотношению

$$J = N_3^t (1 - p_{\psi}^3) \sigma \lambda. \quad (1.4.5)$$

Смертность икры и молоди будем считать величиной, зависящей от количества выметанных икринок. Вслед за Риккером (Ricker, 1954) предположим, что молодь поедается некоторым хищником, численность которого (N_0) линейно зависит от количества корма, которое этот хищник может потратить:

$$N_0 = N_0' + \alpha_1 J, \quad (1.4.6)$$

где N_0' — начальное количество гипотетического хищника или такое его количество, которое может существовать независимо от рыб моделируемой популяции; α_1 — коэффициент пропорциональности. Мгновенный коэффициент естественной смертности молоди при принятом допущении будет следующим:

$$\mu = \psi + \alpha_2 (N_0' + \alpha_1 J), \quad (1.4.7)$$

где ψ — смертность молоди, не зависящая (1.4.7) от действия хищников, α_2 — коэффициент пропорциональности. Воспользовавшись соотношением (1.2.5), получаем выражение для числа сеголеток:

$$N_1^{t+1} = J e^{-\mu \Delta t} = J e^{-[\psi + \alpha_2 (N_0' + \alpha_1 J)] \Delta t}. \quad (1.4.8)$$

Поскольку временной шаг системы Δt — величина постоянная, то можно объединить константы и переписать выражение (1.4.8) в виде

$$N_1^{t+1} = a J e^{-\beta J}. \quad (1.4.9)$$

Коэффициенты α и β обычно определяются по статистическим сведениям о популяции (Ricker, 1958).

Остановимся несколько более подробно на свойствах зависимости (1.4.9). Возьмем первую производную от числа выжившей

молоди по числу выметанных икринок. Для сокращения записи опустим индексы у символа N :

$$\frac{dN}{dJ} = \alpha [e^{-\beta J} - \beta J e^{-\beta J}] = \alpha e^{-\beta J} (1 - \beta J). \quad (1.4.10)$$

Приравняв нулю первую производную, получим условие, при котором количество выжившей молодежи достигает максимума:

$$N_{\max} = \frac{\alpha}{\beta e} \quad \text{при} \quad J = \frac{1}{\beta}. \quad (1.4.11)$$

Таким образом, выясняется биологический смысл коэффициента β в выражении (1.4.9) — это величина, обратная тому количеству выметанной икры, при котором число выжившей молодежи максимально. Коэффициент α — это предельное значение коэффициента выживания молодежи при стремящемся к нулю числу выметанных икринок. Действительно, из (1.4.10) следует, что

$$\frac{dN}{dJ} \rightarrow \alpha \quad \text{при} \quad J \rightarrow 0.$$

Это соотношение накладывает на величину коэффициента α определенные ограничения, поскольку коэффициент выживания не может быть больше единицы. Если рассматривать формулу (1.4.9) как соотношение запаса и пополнения, то указанное ограничение, естественно, не имеет места.

Согласно выражению (1.4.9), при увеличении количества выметанных икринок число выжившей молодежи стремится к нулю. Такое положение мало оправдано с биологической точки зрения, это заставляет пользоваться зависимостью (1.4.9) лишь до некоторого J_k , полагая, что при значениях $J > J_k$ численность выжившей молодежи сохраняется постоянной (N_k) и не зависящей от количества выметанных икринок (Larkin, Hourston, 1964). Подобное условие введем и в рассматриваемую в настоящем разделе модель.

Формулы (1.4.1) — (1.4.5) и (1.4.9) представляют собой систему уравнений, которая позволяет по значениям N_1^+ , N_2^+ и N_3^+ вычислить N_1^{t+1} , N_2^{t+1} , N_3^{t+1} , а также Y_t .

Выпишем эту систему отдельно:

$$\left. \begin{aligned} N_3^{t+1} &= N_3^t (1 - p_{\psi^2}) (1 - f_2 F) \\ N_2^{t+1} &= N_2^t (1 - p_{\psi^1}) \\ J &= N_3^t (1 - p_{\psi^2}) \sigma \lambda \\ N_1^{t+1} &= \alpha J e^{-\beta J}, \quad \text{если} \quad J < J_k \\ N_1^{t+1} &= N_k, \quad \text{если} \quad J \geq J_k \\ Y &= F [N_2^t f_2 (1 - p_{\psi^2}) + N_3^t f_3 (1 - p_{\psi^2})] \end{aligned} \right\} \quad (1.4.12)$$

Параметрами системы являются величины σ , λ , α , β , J_k , N_k , а также $p_{\psi 1}$, $p_{\psi 2}$ и $p_{\psi 3}$, если предполагается, что они не зависят от времени. Входными величинами являются f_2 , f_3 и F , выходная величина Y , а состояние системы характеризуется тремя числами N_1 , N_2 и N_3 , образующими вектор состояния популяции (\vec{N}).

Зададимся некоторыми значениями параметров ($\alpha=1$; $\beta=0.8 \cdot 10^{-4}$, $\sigma=0.5$; $\lambda=1000$; $p_{\psi 1}=0.7$; $p_{\psi 2}=0.7$; $p_{\psi 3}=0.8$; $J_k=10^5$; $N_k=33$) и проследим траекторию системы для случая отсутствия промысла ($f_2=f_3=F=0$). Результаты расчета показаны в табл. 1.2. В качестве начального состояния популяции принято $N_0^1=1000$, $N_0^2=300$, $N_0^3=100$.

Динамика численности первой возрастной группы популяции

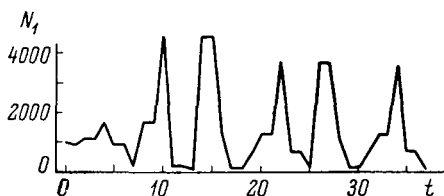


Рис. 1.4. Динамика численности седелеток (N_1) в моделируемой популяции рыбы.

По оси абсцисс — время в годах.

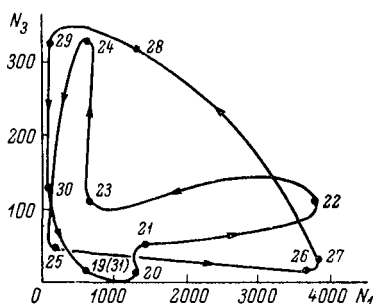


Рис. 1.5. Фазовая диаграмма состояний моделируемой популяции рыб.

Цифры — время, соответствующее обозначению на рис. 1.4.

приведена на рис. 1.4. Характерным свойством системы является периодическое повторение сходных состояний.

Так, при $t=18$ структура популяции такая же, как и при $t=30$ и т. д. Следовательно, система совершает циклические колебания во времени с периодом 12 лет. Подобные периодические изменения состояния являются довольно общим свойством биологических систем и популяций рыб в частности (Лэк, 1957). В настоящем примере циклические колебания численности и структуры популяции связаны исключительно со свойствами самой системы, так как внешние воздействия на популяцию считались постоянными во времени. Причиной возникновения таких автоколебаний является наличие в системе петли обратной связи, о чем уже говорилось в разделе 1.1.

Фазовая диаграмма состояний системы в координатах N_1 , N_3 приведена на рис. 1.5. Обращает на себя внимание близость состояний при $t=19$ и $t=25$; это говорит о том, что двенадцатилетний цикл состоит из двух шестилетних периодов.

Численность особей в возрастных группах популяции рыбы
при отсутствии промысла

t	N_1	N_2	N_3	t	N_1	N_2	N_3
0	1000	300	100	16	1320	1350	405
1	900	300	90	17	33	398	405
2	1100	270	90	18	33	10	120
3	1100	330	81	19	510	10	3
4	1620	330	100	20	1320	153	3
5	900	480	100	21	1320	398	46
6	900	270	144	22	3750	398	120
7	216	270	81	23	510	1100	120
8	1620	65	81	24	510	153	330
9	1620	480	20	25	33	153	46
10	4500	480	144	26	3750	10	46
11	216	1350	144	27	3750	1100	3
12	216	65	405	28	1320	1100	330
13	33	65	20	29	33	398	330
14	4500	10	20	30	33	10	120
15	4500	1350	3				

При построении рассматриваемой модели было принято много допущений, однако они имеют иной характер, чем те, которые принимались при построении непрерывно-непрерывной модели (раздел 1.3). В данном случае имеется возможность значительного усложнения модели с целью лучшего описания свойств моделируемой популяции промысловой рыбы. При этом усложнится только система уравнений (1.4.12) и увеличится объем вычислительной работы, принципиальная же сторона получения решения не изменится. Например, можно считать величины коэффициентов смертности ($p_{\psi 1}, p_{\psi 2}, p_{\psi 3}$) зависящими от времени; условия нереста и выживания молоди (α, β) также могут являться функциями внешних условий и т. д.

Бивертон и Холт (Beverton, Holt, 1957), основываясь на предположении о линейной зависимости между коэффициентом естественной смертности икры и молоди от плотности популяции, предложили несколько иную форму зависимости (1.4.9):

$$N_1^{t+1} = \frac{\alpha}{\beta + J} \quad (1.4.13)$$

Были предложены и более сложные формы репродукционных кривых (Larkin, Raleigh, Wilmovsky, 1964).

Примеры практического построения зависимостей вида (1.4.9) можно найти в работах Танака (Tanaka, 1962a) и Дои (Doi, 1962d).

Г. В. Никольский (1961, 1963, 1965) пошел на дальнейшее усложнение структуры модели по сравнению с моделью Риккера с целью большого приближения к реальности. Переход системы из одного состояния (момент t) в следующее (момент $t+1$) осуществляется по соотношению

$$N_{t+1}^i = N_t^i (1 - F) + g_i k_j \sum_{i=3}^6 N_t^i (1 - F), \quad (1.4.14)$$

где F — интенсивность рыболовства; g_i — распределение пополнения; k_j — коэффициент воспроизводства (отношения пополнения к численности нерестового стада).

К сожалению, в модели Г. В. Никольского коэффициент воспроизводства был принят постоянным, не зависящим от численности или других факторов. Это делает модель неустойчивой; при принятых Г. В. Никольским параметрах численность популяции монотонно убывает со временем и в пределе стремится к нулю. Другим недостатком рассматриваемой системы является отсутствие задержки во времени между нерестом и вхождением пополнения в состав основного стада. Заметим, что второй член в формуле (1.4.14) соответствует по своему смыслу интегральному члену в системе уравнений (1.3.18), что наглядно свидетельствует об известном параллелизме в разработке моделей популяций с применением различного математического аппарата.

Как уже указывалось выше, исследование сколько-нибудь сложных моделей популяций с использованием аппарата уравнений в конечных разностях имеет смысл только при применении электронных цифровых вычислительных машин. Поэтому обратимся к разбору модели Ларкина и Хоустона (Larkin, Hourston, 1964), которая является одной из первых попыток подобного рода.

Блок-схема популяции или, вернее, целой группы популяций лососевых рыб с разными местами нереста и общим нагульным морским стадом приведена на рис. 1.6, на котором сохранены условные обозначения, принятые в оригинале. Каждое k -е нерестовое стадо состоит из особей четырех (E_4)-, пяти (E_5)- и шестилетнего возраста, а также «каюрок» (E_3), нерестующих в трехлетнем возрасте, для которых введен специальный коэффициент участия в нересте (J). Общее количество выметанных икринок (W) вычисляется по плодовитости особей (G). Количество выживших икринок (Z) определяется по зависимости, сходной с (1.4.9) для относительно небольших плотностей производителей, в случае же переполнения нерестилищ вводится специальная величина D — предельное число выживших икринок при количестве выметанной икры, стремящемся к бесконечности. Отметим, что в модели Ларкина и Хоустона численности выражаются в условных единицах, поэтому логические условия на блок-схеме типа $W < 1$ или $B > 1$ не должны вызывать недоумений.

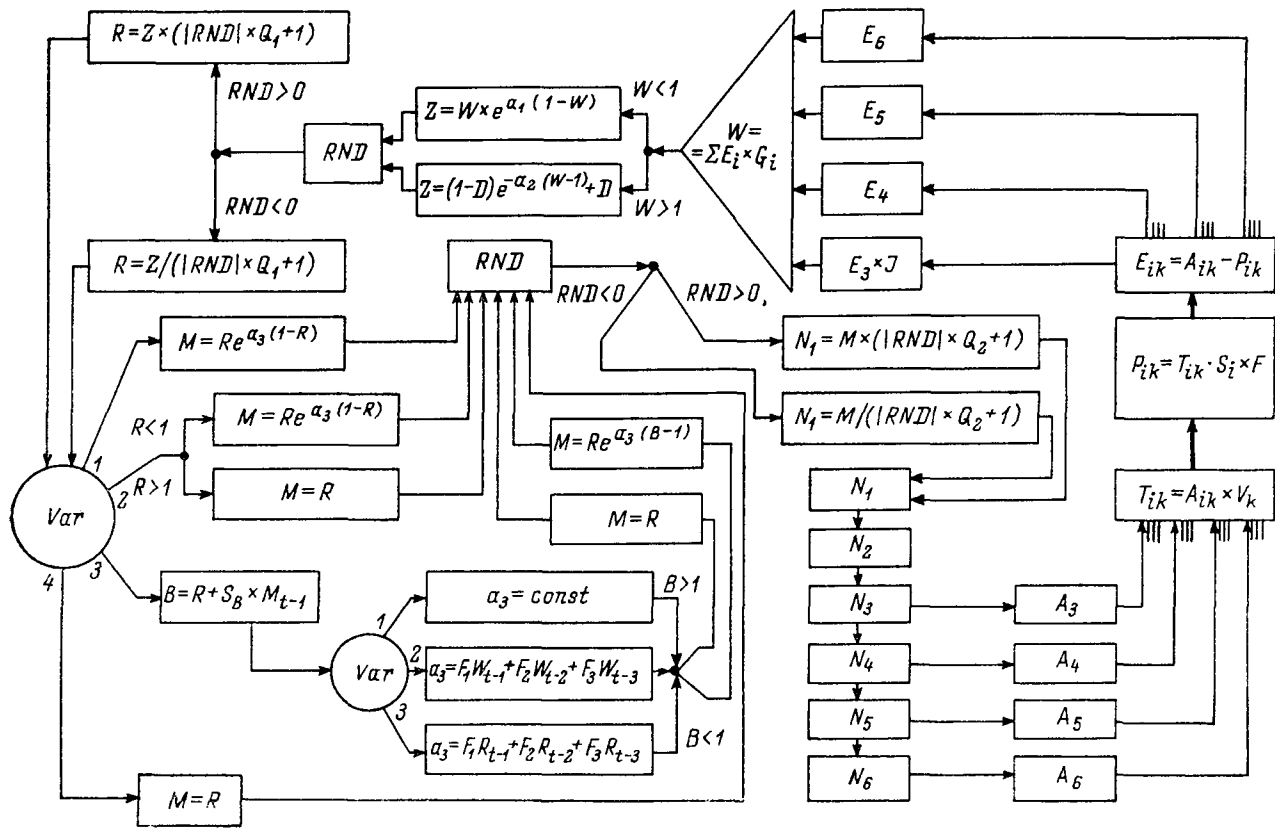


Рис. 1.6. Блок-схема модели популяции лососевой рыбы. По: Larkin, Hourston, 1964

Разбираемая модель является стохастической, так как в ней введена случайная величина гибели мальков. Подобная процедура встречается еще у Риккера (1957) и имеет свое обоснование, опыт и теорию (Leslie, 1958; Bartlett, 1960; Saila, Shappy, 1963; Цкипуришвили, 1966). Выработка в машине случайного числа (RND) с нормальным законом распределения позволяет вычислить число выживших мальков (R) с учетом масштабного коэффициента Q_1 .

Зависимость численности скатывающейся молодежи (M) от числа выживших мальков представлена в модели четырьмя вариантами. В первом варианте смертность молодежи зависит от плотности популяции. Во втором варианте это соотношение усложнено областью независимости смертности от количества молодежи. В третьем варианте введена зависимость смертности молодежи от численности предыдущих поколений, причем это соотношение также разрабатывалось в трех вариантах. Наконец, в четвертом варианте блокируются всякие изменения численности покатной молодежи по сравнению с численностью выживших мальков.

Численность рыб, живущих в море (N), формируется с учетом воздействия случайных факторов. Количество половозрелых рыб (A) устанавливается с учетом коэффициентов созревания (P_{mat_i}), различных для каждой возрастной группы. Общее число рыб, идущих на нерест (T), и число рыб, выловленных прибрежным промыслом (P), определяется суммарно для всех нерестовых стад, входящих в модель.

Модель носила поисковый характер, и ее исследование на ЭВМ показало правильность выбранного направления моделирования (Paulik, Greenough, 1964). Принятое американскими исследователями направление развивалось дальше (Salo a. oth., 1967), причем моделирующие алгоритмы записывались на языке «DYNAMO» или «FORTRAN».

В качестве примера модели популяции водных беспозвоночных приведем работы Кинга и Паулика (King, Paulik, 1967; Paulik, 1967), где описывается модель популяции коловраток. Блок-схема модели изображена на рис. 1.7 (сохранены обозначения, принятые в оригинале).

Взрослые коловратки могут размножаться как половым (ME -самки, MM -самцы), так и бесполом (M) способом. Плодовитость самки (ec), переход от одного способа размножения к другому (AE_1 , AE_2) зависят от плотности популяции, кормовых условий и других внешних факторов. Скорость развития яиц (re , $ades$, mf) существенно зависит от температуры. Воздействие хищников ($pimd$, pmd , $dprs$) на неполовозрелых (IM), половозрелых (M) и перезрелых (IR) особей приводит к гибели части особей этих групп (IMD , MD , PRD). Скорость развития особи (dim , dm) зависит от кормовой базы, температуры и иных внешних воздействий.

Модель Кинга и Паулика была реализована на электронной цифровой вычислительной машине. Сравнение результатов, полученных при исследовании модели, с данными непосредственных наблюдений над популяцией коловраток показало дееспособность модели при описании довольно сложного процесса динамики численности коловраток в течение всего летнего периода.

Другим характерным примером математической модели популяции водных беспозвоночных, использующей аппарат уравнений

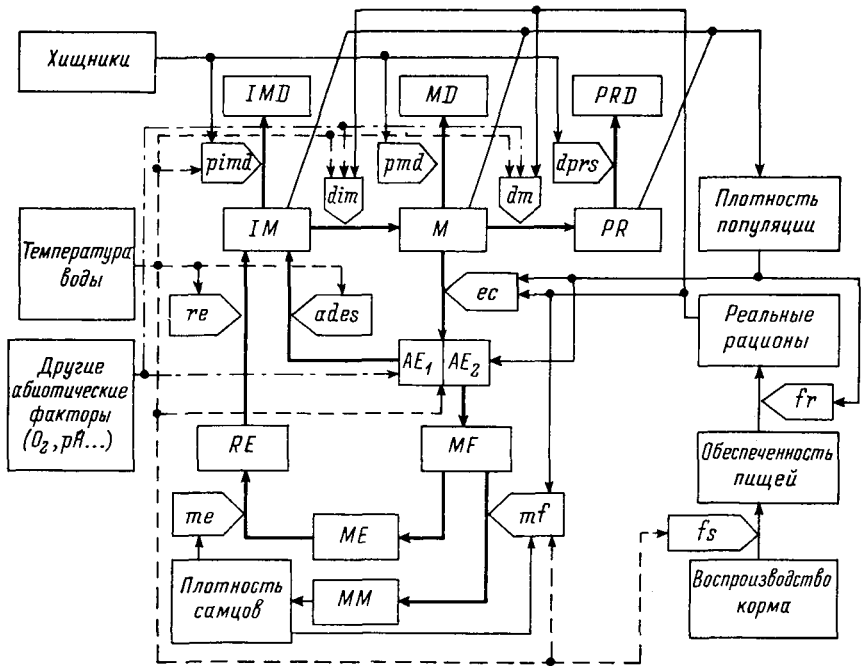


Рис. 1.7. Блок-схема модели популяции коловраток. По: King, Paulik, 1967.

в конечных разностях, является модель зоопланктонной популяции (McAllister, 1968). Модель, предложенная Мак-Аллистером, характерна энергетическим подходом к изучению динамики популяции. Модель была реализована на вычислительной машине IBM1130.

Разобранные примеры наглядно показывают большую гибкость метода моделирования популяций при помощи системы уравнений в конечных разностях с реализацией этой системы на цифровой вычислительной машине. Легкость и возможная полнота изложения биологического материала на языке моделирующего алгоритма

настолько привлекательны, что связанная с применением подобного метода моделирования потеря общности решения представляется вполне оправданной. В настоящей работе предлагаемый метод является основным; большинство моделей, разбираемых в последующих главах, представляют собой системы уравнений в конечных разностях с программной реализацией их на вычислительной машине.

Устройство электронных цифровых вычислительных машин и методы программирования достаточно подробно описаны в специальных руководствах (Китов, Криницкий, 1961; Каган, Тер-Микаэлян, 1964; Ледли, 1966). Моделирующие алгоритмы в настоящей работе записаны на языке АЛГОЛ-60, для изучения которого имеются описания и учебные пособия (Боттенбрух, 1963; Агеев, 1964; Лавров, 1964; Белявский и др., 1966; Балуев и др., 1967). В отличие от эталонного языка АЛГОЛ-60 принятый язык публикаций допускает использование букв греческого алфавита. Ввод исходных данных осуществляется процедурой *read*, а печать результатов — процедурой *print*. Для удобства ссылок строки моделирующих алгоритмов пронумерованы.

1.5. МОДЕЛИ СООБЩЕСТВ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

Математическое моделирование сообществ ведет свое начало с работ Лотки (Lotka, 1925) и Вольтерра (Volterra, 1931). Для примера приведем систему уравнений, описывающую взаимодействие популяции хищников численностью N_2 с популяцией жертв численностью N_1 :

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= N_1 (\alpha_1 - \beta_1 N_2), \\ \frac{dN_2}{dt} &= -N_2 (\alpha_2 - \beta_2 N_1). \end{aligned} \right\} \quad (1.5.1)$$

Подобная модель основывается на гипотезе о пропорциональности рациона хищника произведению численностей обеих популяций. Эта гипотеза возникла в результате механического перенесения в биологию принципа частоты столкновений из кинетической теории газов или закона действующих масс из химической кинетики. Эта гипотеза может быть признана справедливой только для очень небольшого изменения численностей популяций около положения равновесия. Для ситуаций с изменением численности популяций в широких пределах предложенная модель неприменима (Smith, 1952; Ивлев, 1955) в силу существенной нелинейности зависимости прироста численности от количества корма. Несмотря на это, моделью Вольтерра продолжают пользоваться и по сей день (Каракоцкий, 1962; Larkin, 1966) без критического пересмотра исходных уравнений или оговорок о границах применимости результатов.

Разрабатывая модель взаимодействия между тунцом и береговыми рыбами в южнояпонских водах, Дои (Doi, 1962с) несколько усложнил систему Вольтерра, введя дополнительную зависимость смертности от плотности популяции:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= \alpha_1 N_1 - \beta N_1 N_2 - \gamma_1 N_1^2, \\ \frac{dN_2}{dt} &= -\alpha_2 N_1 + \beta N_1 N_2 - \gamma_2 N_2^2. \end{aligned} \right\} \quad (1.5.2)$$

Систему (1.5.2) Дои моделировал на аналоговой вычислительной машине. Задавая функцию численности жертв — береговых рыб по данным уловов — и варьируя коэффициентами, Дои получил функцию численности тунца, довольно похожую на наблюдаемую в действительности. На основании этого было сделано заключение, что гипотеза об отношении исследованных популяций как хищника и жертвы подтверждается.

Е. Д. Каракоцкий (1962) применил систему (1.5.1) к популяции горбуши и тех организмов, которые служат ей пищей. Система была усложнена введением каннибализма, ограниченного некоторой величиной. Решение системы потребовало применения приближенных графических методов.

Существенным шагом вперед в деле моделирования отношений «хищник—жертва» явилась работа Е. С. Юрочки (1966), который ввел в модель нелинейные соотношения реального рациона и плотности жертв, полученные В. С. Ивлевым (1955), и установил формулы для описания избирательного питания хищника.

Подход к моделированию отношений «хищник—жертва» с точки зрения поведения отдельной особи был предложен Холлингом (Holling, 1959, 1966). Этот метод был развит при моделировании пищевого взаимодействия популяции зоопланктонных ракообразных (колянусов) с фитопланктоном (Cushing, 1968; Harris, 1968). Поиск хищником объекта питания представлялся как случайный процесс, параметрами которого служили время на захват и поедание клетки фитопланктона, дистанция обнаружения водоросли колянусом, концентрация фитопланктона, скорость движения колянуса и другие подобные величины. В результате исследования модели получены аналитические зависимости для среднего времени поиска клетки фитопланктона, а значит и рациона колянуса при различных концентрациях пищевых объектов.

Пищевая конкуренция между двумя популяциями отражена в модели, которая была математически разработана Вольтерра (Volterra, 1931) и экспериментально проверена на лабораторных популяциях Г. Ф. Гаузе (1933) и Парком (Park, 1948). Система уравнений, моделирующая подобное отношение, записывается как:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= \beta_1 N_1 \frac{N_1^{\max} - (N_1 + \alpha_1 N_2)}{N_1^{\max}} \\ \frac{dN_2}{dt} &= \beta_2 N_2 \frac{N_2^{\max} - (N_2 + \alpha_2 N_1)}{N_2^{\max}} \end{aligned} \right\}, \quad (1.5.3)$$

где β_1 и β_2 — потенциальные коэффициенты размножения; N_1^{\max} и N_2^{\max} — максимальные возможные численности в данных условиях; α_1 и α_2 — коэффициенты борьбы за существование.

В основе системы (1.5.3) лежат представления о том, что скорость увеличения численности определяется потенциальными возможностями, характерными для данного вида в оптимальных условиях, и неиспользованными возможностями роста, которые определяются ограниченностью общих запасов пищи и наличием конкурирующей популяции. Это предпосылки примерно такого типа, которые приводят к логистической кривой численности для изолированной популяции.

Исследование системы (1.5.3) показало, что в зависимости от соотношения коэффициентов одна популяция может полностью подавлять другую или могут наступать колебания численности обеих популяций около положения равновесия.

Недостатки, свойственные системам «хищник—жертва», отмеченные выше, в полной мере относятся и к только что рассмотренным системам. Определение величины коэффициентов α и β для реальных ситуаций представляется крайне затруднительным.

В качестве примера дискретно-непрерывной модели рассмотрим модель, разработанную Утида (Utida, 1957) для случая взаимодействия двух популяций типа «хозяин—паразит»:

$$\left. \begin{aligned} N_{1a}^{t+1} &= \left(\frac{1}{\alpha_1 + \beta_1 N_1^t} - 1 \right) N_1^t \\ N_2^{t+1} &= \left(\frac{1}{\alpha_2 + \beta_2 \frac{N_2^t}{N_{1a}^{t+1}}} \right) N_2^t \\ N_1^{t+1} &= N_{1a}^{t+1} - N_2^{t+1} \end{aligned} \right\} \quad (1.5.4)$$

где N_{1a}^t — начальная численность хозяев в состоянии t ; N_1^t — конечная численность хозяев; N_2^t — численность паразитов; α , β — коэффициенты.

Не вдаваясь в подробности поведения этой интересной системы, отметим лишь некоторые результаты исследований Утида, подкрепленные экспериментальными данными. Численность хозяев и паразитов испытывает периодические колебания с короткими и длинными периодами. Если воспроизводительная способность и убойная сила паразита велики, то преобладают длиннопериодные колебания с малой амплитудой, в противном случае — короткопериодные колебания с большой амплитудой. Установлены также

зависимости периода и амплитуды колебаний численности хозяев от их потенциальной плодовитости и параметров внешней среды.

С появлением ЭВМ стало возможно строить модели сообществ и экологических систем большей сложности, чем рассмотренные. Герфинкель (Garfinkel, 1962; Garfinkel, Sack, 1964; Герфинкель, 1964, 1968) использовал опыт, накопленный при исследовании химической кинетики многокомпонентных систем, для моделирования экологических систем. Блок-схема одной из таких моделей приведена на рис. 1.8.

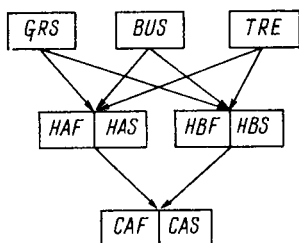


Рис. 1.8. Блок-схема экологической системы. По: Garfinkel, Sack, 1964.

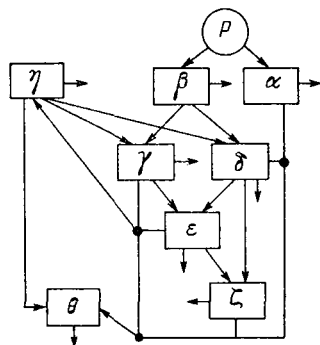


Рис. 1.9. Блок-схема водной экологической системы. По: Винберг, Аписимов, 1966.

В модели рассматриваются три вида растительности (*GRS*, *BUS*, *TRE*), два вида растительноядных животных (*HAF*—*HAS* и *HBF*—*HBS*) и один вид хищников (*CAF*—*CAS*). Очевидно, для того, чтобы использовать стандартные программы, разработанные для интерпретации на ЭВМ уравнений химической кинетики, Герфинкелю пришлось ввести искусственное деление популяций животных на голодных и неразмножающихся особей (*HAS*, *HBS*, *CAS*) и нормально питающихся и размножающихся (*HAF*, *HBF*, *CAF*). Для имитации процесса размножения пришлось пойти на введение фиктивных переменных.

Несмотря на искусственность построений Герфинкеля, делающих почти невозможным приложение этой методики к конкретным сообществам и экосистемам, его несомненная заслуга заключается в том, что он первый поставил и решил задачу моделирования на ЭВМ экологической системы любой структурной сложности.

В деле создания математических моделей сообществ животных и целых экологических систем существенную роль играет концепция единства биогеоценозов (Вернадский, 1967; Сукачев, 1965; Дювинью, Танг, 1968) и энергетическое направление в их изучении (Винберг, 1936, 1962, 1967а, 1967б; Clarke, Edmondson,

Ricker, 1946; Карзинкин, 1952; Odum, 1959). На основании представлений об управлении живой природой на биогеоценотическом уровне (Ляпунов, Стебаев, 1964) была предпринята И. А. Полетаевым (1966, 1968) серьезная попытка в деле создания теории моделирования сообществ и биогеоценозов. Выделение множества «компонентов» биогеоценоза (любых простых или сложных по составу веществ или любого вида энергии, присутствующих и обрабатываемых в биогеоценозе) является математической интерпретацией известных идей о круговороте веществ и энергетических балансах (Линдеман, 1943; Винберг, 1962). Значение работы И. А. Полетаева заключается в обобщенной математической постановке задачи о моделировании биогеоценоза. К сожалению, в основу всех построений была положена схема Вольтерра, дающая хорошее описание реальных процессов лишь в весьма узких пределах (Гильдерман, 1966; Эман, 1966).

Существенный шаг вперед от традиционного использования схемы Вольтерра сделан Г. Г. Винбергом и С. И. Анисимовым (1966) при моделировании водной экосистемы. Блок-схема этой модели приведена на рис. 1.9. Поступающая в экосистему солнечная энергия (P) потребляется как крупным (α), так и мелким фитопланктоном (β). Зоопланктон подразделен на мелких фильтраторов, не потребляемых рыбами (γ), крупных фильтраторов (δ) и хищников (ϵ). Рыбы (ζ) потребляют крупных фильтраторов и хищный зоопланктон. Бактерии (η) питаются мертвым органическим веществом (θ) и сами служат пищей фильтраторам зоопланктона.

Для каждого элемента экосистемы записывалось уравнение:

$$\frac{dB_i}{dt} = R_i - U_i - Q_i - M_i - \sum v_{ij} R_{ij}, \quad (1.5.5)$$

где B — биомасса; R — рацион; U — неувоенная пища; Q — траты на обмен; M — биомасса отмирающих особей; R_{ij} — рационы потребителей особей i -й популяции в качестве корма; v_{ij} — элективность питания j -го хищника по отношению к i -й жертве. Характерно, что рационы связывались с биомассой пищи, по В. С. Ивлеву (1955), нелинейной зависимостью

$$R = R_m (1 - 10^{-x^B}), \quad (1.5.6)$$

где R_m — максимальный рацион, x — коэффициент.

Все переменные модели выражались в физических единицах, что дает возможность сравнения результатов, полученных при исследовании системы на ЭВМ, с результатами наблюдений в природе. Такое сравнение показало реальность заложенных при построении модели величин и предположений.

Применительно к океаническим планктонным сообществам работы по математическому моделированию с применением дифференциальных уравнений велись Рейли (Riley, Stommel, Bumpus,

1948; Riley, 1963). Развитием этих работ явилась модель планктонного сообщества, предложенная А. А. Лягуновым (1968).

Подход к построению моделей круговорота вещества в водных экосистемах намечается в некоторых исследованиях (Лебедев, 1967; Dugdale, 1967), но говорить о теории моделирования этого процесса, по-видимому, еще рано.

Оригинальный подход к изучению структуры сообществ водных животных, основанный на приложении идей теории информации, предложили Макартур, Паттен и Маргалеф (MacArthur, 1955; Patten, 1959, 1961; Margalef, 1961; Виленкин, 1966; Паттен, 1966). Однако для достижения цели управления природными экосистемами предложенный метод рассмотрения сообществ может играть, в лучшем случае, вспомогательную роль.

Разобранные в настоящем разделе математические модели сообществ и экологических систем свидетельствуют о том, что наиболее результативным и перспективным путем в этом направлении является путь создания моделей в конечных разностях, реализованных на ЭВМ.

Модели, оформленные в виде системы дифференциальных уравнений, решались, как правило, численными методами, т. е. приводились к системам уравнений в конечных разностях. Непосредственное изучение общих свойств моделирующих систем уравнений обычно бывает затруднительно.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

2.1. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ПОСТРОЕНИЯ СИСТЕМЫ ОПРЕДЕЛЕНИЙ И МОДЕЛИРОВАНИЯ

Построение математических моделей популяций и сообществ водных животных невозможно без четкого определения и количественной интерпретации каждого из применяемых при моделировании экологических понятий. Особенно нужна точность в формулировках терминов при моделировании на ЭВМ, так как здесь появляется возможность перехода к автоматическому программированию с использованием понятий гидробиологии и ихтиологии в качестве процедур или элементов входного языка.

Ограничимся рассмотрением только детерминированных моделей популяций и сообществ, причем будем разбирать такие модели, в которых основными связями между особями или популяциями считаются трофические взаимодействия. Иными словами, такие аспекты, как пространственное распределение животных, их поведение и т. п., выпадают из поля зрения или учитываются в неявном виде.

Эти модели представляют собой некоторые системы, включающие отдельные элементы. Состояние системы определяется набором переменных (\bar{Q}) и рассматривается в дискретные моменты времени с шагом Δt . Временной шаг системы удобно принимать равным единице времени, однако во избежание неясностей с размерностями величин будем предполагать, что в общем случае шаг системы во времени отличен от единицы измерения времени.

Внешние воздействия на систему (вход системы) также являются упорядоченным набором переменных (\bar{X}) и рассматриваются в те же моменты времени, что и состояние системы. Воздей-

ствие данной системы на окружающую среду (выход системы) — векторная величина (\bar{Y}), как вход и состояние системы.

Построение модели сводится к установлению зависимостей между состоянием системы в предыдущий момент времени (\bar{Q}_{t-1}), входом, состоянием в данный момент времени (\bar{Q}_t) и выходом (\bar{Y}_t):

$$\bar{Q}_t = \sigma_Q(\bar{Q}_{t-1}, \chi_t), \quad (2.1.1)$$

$$\bar{Y}_t = \sigma_Y(\bar{Q}_{t-1}, \chi_t). \quad (2.1.2)$$

По аналогии с теорией конечных автоматов (Глушков, 1962) функции σ_Q и σ_Y можно назвать функцией переходов и функцией выходов, однако конечность числа возможных состояний и алфавитов входа и выхода в данном рассмотрении необязательна. Заметим, что при реализации на ЭВМ модель неизбежно превращается в конечный автомат в силу ограниченности разрядной сетки и памяти машины.

В качестве первичного элемента модели, т. е. такого, который уже не может состоять из других элементов, будем рассматривать особь (I). Множество особей, обладающих каким-либо общим свойством, назовем группой особей (G):

$$I \in G. \quad (2.1.3)$$

Множество особей или группы особей, обладающих свойством самовоспроизведения, назовем популяцией (S):

$$I \in S, \quad (2.1.4)$$

$$G \in S. \quad (2.1.5)$$

Множество популяций, характерных сходными кормовыми связями, образует трофический уровень, или трофический элемент, экосистемы (L).

$$S \in L. \quad (2.1.6)$$

Множество трофических уровней или популяций, образующих односвязную трофическую сеть, является сообществом (Co):

$$S \in Co, L \in Co. \quad (2.1.7)$$

Множество популяций или трофических уровней, составляющих односвязную трофическую сеть с наличием в ней замкнутых циклов соединений биогенных элементов с присоединением участвующих в этих циклах элементов неживой природы, образует экосистему, или биогеоценоз (Es). Из данного определения следует, что экосистема в отличие от сообщества обязательно включает в себя автотрофные элементы, так как в противном случае невозможно получение замкнутых биогеохимических циклов.

Конкретные модели, разбираемые в последующих главах, строятся в большинстве случаев по изложенному принципу, причем в качестве элементов моделей могут служить особи, группы особей, популяции и трофические уровни. В табл. 2.1 дана классификация моделей по соотношению объекта моделирования и элемента системы.

Таблица 2.1

Соотношение объекта моделирования и элемента системы

Объект моделирования	Элемент системы		
	особь (I)	группа особей (G)	популяция (S)
Популяции (S)	Модель популяции планктонных ракообразных (5.3).	Модель популяции красной (4.2). Модель популяции окуня (4.1).	—
Сообщество (Co)	—	Зоопланктон и окунь в оз. Раздельном (7.1). Пелагические рыбы оз. Дальнего (7.2).	Абстрактные сообщества (6.2).

Примечание. В скобках указаны разделы настоящей работы, где описаны названные модели.

В табл. 2.1 заполненными оказались только клетки, отстоящие на один или два элемента влево от диагонали, так как, например, нет смысла делать модель сообщества с элементом в виде отдельной особи — это очень трудно технически и вряд ли целесообразно методологически.

В дальнейших разделах главы последовательно излагается система понятий, определений и связей, необходимых для построения моделей популяций и сообществ водных животных. Выбрано некоторое множество первичных понятий (рис. 2.1). Все остальные термины выводятся как производные от первичных. Таким образом, стрелкам на рис. 2.1 соответствуют определения или формулы. Формулы, показывающие соотношение между уже установленными величинами, на этом рисунке не обозначены, поэтому полученный граф является ациклическим, так как противное говорило бы о логическом «порочном круге», что недопустимо в системе понятий.

В тех случаях, когда определяемые величины имеют размерность, последняя указывается в квадратных скобках. Для сокращения записи приняты следующие обозначения: m — масса, t — время, k — энергия.

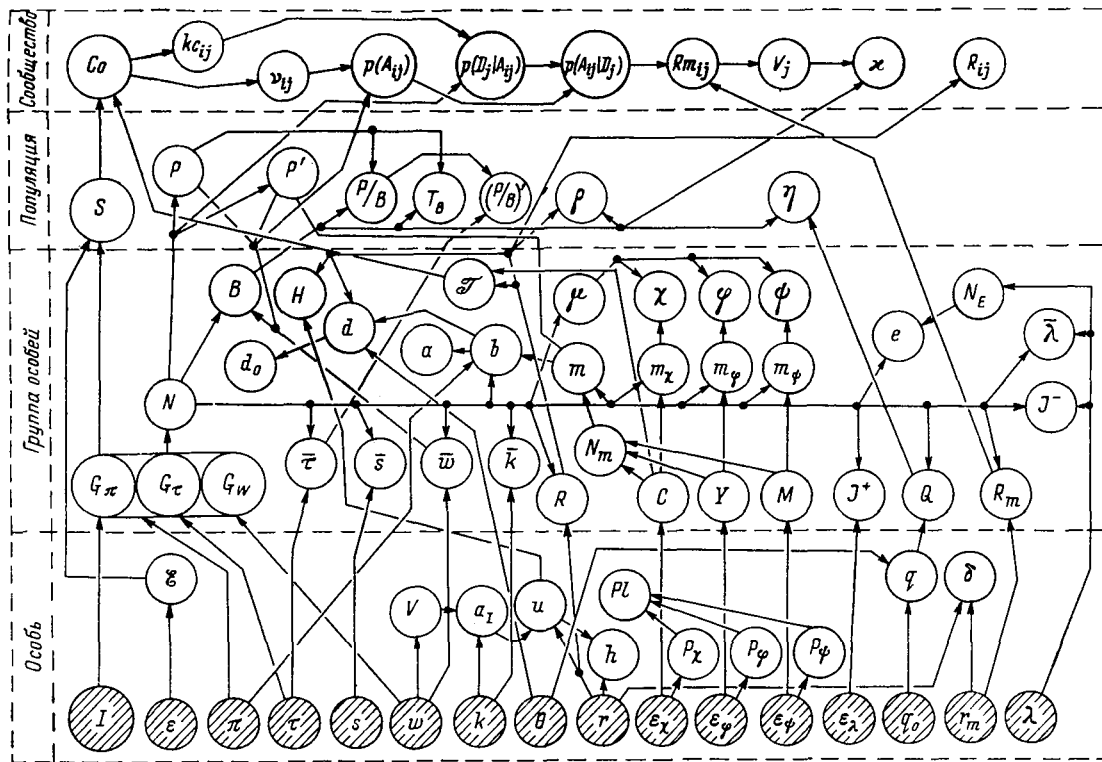


Рис. 2. 1. Схема образования понятий и определений, применяемых при моделировании популяций и сообществ водных животных.

Штриховка — первичные понятия.

2.2. ОСОБЬ

Под особью (I) понимается система, состояние которой определяется вектором \bar{Q}^I ($\varepsilon, \pi, \tau, s, w, k$), вход — вектором $\bar{X}^I(\theta, r, \varepsilon_\chi, \varepsilon_\varphi, \varepsilon_\psi, \varepsilon_\lambda)$, а выход — вектором $\bar{Y}^I(q_0, r_m, \lambda, h)$. Функционирование особи определяется следующими соотношениями:

$$\bar{Q}_{t+\Delta t}^I = \sigma_Q^I(\bar{Q}_t^I, \bar{X}_{t+\Delta t}^I), \quad (2.2.1)$$

$$\bar{Y}_{t+\Delta t}^I = \sigma_Y^I(\bar{Q}_t^I, \bar{X}_{t+\Delta t}^I). \quad (2.2.2)$$

Вектор состояний особи включает следующие компоненты: ε — существование особи, двоичная переменная (если $\varepsilon=1$, то особь существует, если же $\varepsilon=0$, то особь не существует и все остальные компоненты вектора состояния особи лишены смысла);

π — стадия развития, целочисленная переменная, определенная на конечном множестве Π ;

τ — возраст особи, т. е. время, прошедшее с момента перехода особи от $\varepsilon=0$ к $\varepsilon=1$, возраст имеет размерность времени [Т];

s — пол особи, двоичная переменная, не изменяющаяся во времени в течение жизни особи (принято $s=1$ — самки, $s=0$ — самцы);

w — масса тела особи, существенно положительная переменная, имеющая размерность массы [м];

k — калорийность тела особи, существенно положительная переменная, имеющая размерность энергии, отнесенной к единице массы [$\text{к} \cdot \text{м}^{-1}$].

Вектор входа особи состоит из следующих компонентов: θ — температура среды;

r — реальный рацион, количество пищи, потребляемое особью в единицу времени, величина, имеющая размерность [$\text{к} \cdot \text{т}^{-1}$].

ε_χ — событие поедания особи хищником в течение единичного периода времени, двоичная переменная (если $\varepsilon_\chi=1$, то особь поедается хищником, если $\varepsilon_\chi=0$, то особь хищником не поедается);

ε_φ — событие захвата особи орудиями лова, двоичная переменная;

ε_ψ — событие гибели особи от прочих причин, двоичная переменная (значение переменных ε_φ и ε_ψ аналогично действию на особь события поедания хищником, отличаются только причины и результаты); ε_λ — событие откладки яйца или икринки другой особью, связанное с появлением данной особи (при $\varepsilon_\lambda=1$ особь из состояния $\varepsilon=0$ переходит в состояние $\varepsilon=1$; наоборот, при $\varepsilon_\lambda=1$, $\varepsilon_\varphi=1$, $\varepsilon_\psi=1$ особь переходит из состояния $\varepsilon=1$ в состояние $\varepsilon=0$, при состоянии $\varepsilon=0$ вход ε_χ , ε_φ или $\varepsilon_\psi=1$ не имеет смысла, точно так же как и вход $\varepsilon_\lambda=1$ при $\varepsilon=1$).

События ε_χ , ε_φ и ε_ψ можно рассматривать как случайные. Тогда имеет смысл говорить о вероятности поедания особи хищником (p_χ) в единицу времени или в течение временного шага системы Δt .

Аналогично можно ввести понятия вероятности захвата особи орудиями лова (p_φ) и вероятности гибели особи от прочих причин (p_ψ). Очевидно, что события ε_χ , ε_φ и ε_ψ несовместимы для одной особи, т. е. особь не может быть одновременно съеденной хищником и попасть в орудия лова.

Вероятность особи выжить (p_e) в течение временного шага системы или в единицу времени определяется как

$$p_e = (1 - p_\chi) (1 - p_\varphi) (1 - p_\psi). \quad (2.2.3)$$

Вектор выхода особи состоит из следующих компонентов:

q_0 — траты на обмен при некоторой стандартной температуре среды, переменная, имеющая размерность энергии, отнесенной к единице времени [$\text{к} \cdot \text{т}^{-1}$];

r_m — максимальный рацион, или пищевые потребности особи в единицу времени [$\text{к} \cdot \text{т}^{-1}$];

λ — количество яиц или икринок, откладываемое особью в единицу времени [т^{-1}];

h — количество выделений (непереваренная и неусвоенная пища), отнесенное к единице времени [$\text{м} \cdot \text{т}^{-1}$].

Яйцо или икринка, переходящие к самостоятельному развитию, интерпретируются как особь нулевого возраста ($\tau=0$).

Рост особи — это изменение массы тела особи в единицу времени:

$$v = \frac{w_{t+\Delta t} - w_t}{\Delta t} = \frac{\Delta w}{\Delta t} \quad [\text{м} \cdot \text{т}^{-1}]. \quad (2.2.4)$$

Энергия ассимилированной особью пищи в единицу времени (a_I) равна сумме трат на обмен, изменения энергосодержания тела особи и энергосодержания выметанных половых продуктов (учитываются только яйца или икринки):

$$a_I = q + k \frac{\Delta w}{\Delta t} + \lambda w_0 k_0 \quad [\text{к} \cdot \text{т}^{-1}], \quad (2.2.5)$$

где w_0 — масса яйца; k_0 — калорийность яйца.

С учетом изменения калорийности особи во времени формула (2.2.5) приобретает вид:

$$a_I = q + \frac{k_{t+\Delta t} w_{t+\Delta t} - k_t w_t}{\Delta t} + \lambda w_0 k_0 \quad [\text{к} \cdot \text{т}^{-1}]. \quad (2.2.6)$$

Назовем коэффициентом переваривания и усвоения пищи (u) отношение ассимилированной энергии к реальному рациону:

$$u = \frac{a_I}{r}. \quad (2.2.7)$$

Количество выделений (h) определяется как количество непереваренной и неусвоенной пищи, отнесенное к единице времени:

$$h = \frac{r(1-u)}{k_h} \quad [\text{м} \cdot \text{г}^{-1}], \quad (2.2.8)$$

где k_h — калорийность выделений.

Закон сохранения энергии применительно к особи приводит к следующему балансовому равенству:

$$ur = q + k \frac{\Delta w}{\Delta t} + \lambda w_0 k_0 \quad [\text{к} \cdot \text{г}^{-1}], \quad (2.2.9)$$

где q — траты на обмен с учетом влияния температуры среды, причем температурная поправка $\beta_2(\theta)$ может быть взята по кривой Крюга (Винберг, 1956):

$$q = q_0 \beta_q(\theta). \quad (2.2.10)$$

Заметим, что в выражении (2.2.9) процессы, связанные с дыханием особи, отражены в виде трат на обмен. При сведении не только энергетического, но и материального баланса особи необходимо учет количества вдыхаемого кислорода и выдыхаемой углекислоты, однако в большинстве случаев моделирования можно ограничиться равенством типа (2.2.9).

Коэффициент использования ассимилированной энергии на рост (k_2) — это отношение изменения энергосодержания тела особи ко всей ассимилированной энергии:

$$k_2 = \frac{k \frac{\Delta w}{\Delta t}}{a_I} = \frac{1}{\frac{q \cdot \Delta t}{k \cdot \Delta w} + 1}. \quad (2.2.11)$$

Отношение реального рациона к максимальному назовем коэффициентом удовлетворения пищевых потребностей (δ):

$$\delta = \frac{r}{r_m}. \quad (2.2.12)$$

Построить модель особи, или «задать особь», в рамках излагаемой теории означает, что надо описать функции перехода σ_I^I и выхода σ_I^V особи. Для построения некоторой конкретной реализации необходимо еще указание начального состояния \bar{Q}_I^I и функции входа $\bar{X}^I(t)$.

В рамках настоящей работы модель особи не является предметом изучения, а может служить только элементом для построения других моделей.

Между отдельными особями могут существовать отношения размножения (E) и трофические связи (I). Отложив рассмотрение трофических связей до раздела 2.5, остановимся на отношении размножения. Если выход λ одной особи (I_1) соответствует переходу другой особи (I_2) из состояния $\epsilon=0$ в состояние $\epsilon=1$, то особи I_1 и I_2 находятся в отношении размножения.

Рассмотрим некоторые ограничения, которые накладываются на функции σ_x^I и σ_γ^I . Из определения переменной существования особи следует:

$$\varepsilon_{t+\Delta t} = (\varepsilon_t \cdot \gamma_{\varepsilon_{\gamma\varphi\psi}}) \vee (\varepsilon_\lambda \cdot \gamma_{\varepsilon_{\gamma\varphi\psi}}) \vee (\varepsilon_t \varepsilon_\lambda \varepsilon_{\gamma\varphi\psi}), \quad (2.2.13)$$

где $\varepsilon_{x\varphi\psi} = \varepsilon_x \vee \varepsilon_\varphi \vee \varepsilon_\psi$.

Заметим, что ε_φ может зависеть от состояния особи, например, гибель от голодания или старости.

Для особи задается множество стадий Π и граф переходов из одной стадии в другую $G_I^r(\Pi)$. Каждому ребру этого графа ставится в соответствие область значений функции перехода. Построение графа переходов отражает представление о том, что развитие особи происходит не беспорядочно, а в строгой последовательности определенных стадий. Пример конкретного построения графа переходов дан в разделе 5.3.

Функции σ_x^I и σ_γ^I задаются обычно в алгоритмическом виде и разрабатываются применительно к условиям конкретной задачи моделирования, цель же настоящего раздела лишь в том, чтобы наметить общие пути подхода к построению модели особи как составной части моделей популяций водных животных.

2.3. ГРУППА ОСОБЕЙ

Группой особей (G) назовем множество существующих ($\varepsilon=1$) особей, у которых один или несколько компонентов вектора состояния одинаковы или находятся в одних и тех же заданных для данной группы пределах. Например, множество особей, имеющих одинаковый возраст, составляет возрастную группу (G_τ), находящихся в данной стадии развития — стадийную группу (G_π), имеющих вес от w до $w + \Delta w$ — весовую группу (G_w) и т. п. Компонент вектора состояния, по которому образована группа особей, назовем определяющим компонентом.

Целесообразность выделения групп особей по тому или иному определяющему признаку диктуется конкретными условиями и задачами моделирования. Например, рассмотрение возрастных групп естественно для рыб, у которых нет резко отграниченных друг от друга стадий развития. Наоборот, для ракообразных и насекомых более подходит выделение стадийных групп.

Группу особей, так же как и отдельную особь, можно рассматривать как динамическую систему в смысле, разобранным в разделе 2.1. Состояние группы особей определяется численностью особей, входящих в группу (N), и распределениями всех компонентов вектора состояния особей, входящих в группу, за исключением определяющего компонента. В большинстве случаев эти распределения достаточно описывать лишь средними значениями, хотя в отдельных примерах (модель взаимодействия молодежи окуня

с популяцией диатомусов, раздел 7.1) целесообразно оперировать всей функцией распределения.

Для возрастной группы особей (G_τ) можно ввести понятие среднего веса или массы особи (\bar{w}):

$$\bar{w} = \frac{1}{N} \sum_{I_i \in G_\tau} \bar{w}_i \quad [\text{м}], \quad (2.3.1)$$

где суммирование производится по всем особям группы.

Средняя калорийность тела особей, входящих в группу, определяется как

$$\bar{k} = \frac{1}{N} \sum_{I_i \in G_\tau} k_i \quad [\text{к} \cdot \text{м}^{-1}]. \quad (2.3.2)$$

Соотношение полов, или отношение числа самок в группе к общему числу особей, можно установить по соотношению

$$\bar{s} = \frac{1}{N} \sum_{I_i \in G_\tau} s_i. \quad (2.3.3)$$

Для весовой или стадийной группы существенно понятие среднего возраста:

$$\bar{\tau} = \frac{1}{N} \sum_{I_i \in G_w} \tau_i \quad [\text{т}]. \quad (2.3.4)$$

Суммарный вес всех особей данной группы составляет ее биомассу (B):

$$B = \sum_{I_i \in G} w_i = \bar{w} \cdot N \quad [\text{м}]. \quad (2.3.5)$$

Входом для группы особей, как для функционирующей системы, является вектор \bar{X}^G (θ, R, C, Y, M, N^+). Компоненты этого вектора следующие:

θ — температура среды, величина, аналогичная принятой в качестве компонента вектора входа отдельной особи;

R — суммарный реальный рацион всех особей группы, или количество пищи, съеденное всеми особями группы за единицу времени:

$$R = \sum_{I_i \in G} r_i \quad [\text{к} \cdot \text{т}^{-1}]; \quad (2.3.6)$$

C — число особей группы, погибших в результате воздействия хищников:

$$C = \sum_{I_i \in G} \varepsilon_i \quad [\text{т}^{-1}]; \quad (2.3.7)$$

Y — число особей данной группы, выловленных орудиями лова за единичный период времени:

$$Y = \sum_{I_i \in G} \varepsilon_{\varphi} [\tau^{-1}]; \quad (2.3.8)$$

M — число особей данной группы, погибших от прочих причин:

$$M = \sum_{I_i \in G} \varepsilon_{\psi} [\tau^{-1}]; \quad (2.3.9)$$

N^+ — число особей, поступающих в группу за единицу времени, т. е. число особей, приобретающих свойства, характерные для данной группы особей, частным случаем этого компонента входа является число отложенных яиц (J^+), которое имеет смысл только для группы особей нулевого возраста:

$$J^+ = \sum_{I_i \in G_0} \varepsilon_{\lambda} [\tau^{-1}]. \quad (2.3.10)$$

Выходом группы особей как динамической системы является вектор со следующими компонентами:

Q — суммарные траты на обмен всеми особями группы:

$$Q = \sum_{I_i \in G} q_i [\kappa \cdot \tau^{-1}]; \quad (2.3.11)$$

R_m — суммарный максимальный рацион, или суммарные потребности в пище для всех особей данной группы:

$$R_m = \sum_{I_i \in G} r_{m_i} [\kappa \cdot \tau^{-1}]; \quad (2.3.12)$$

U — суммарное количество несъеденной и непереваренной пищи:

$$U = \sum_{I_i \in G} (1 - u_i) \frac{r_i}{k_{hi}} [M \cdot \tau^{-1}]; \quad (2.3.13)$$

J^- — суммарное количество яиц или икринок, отложенное всеми особями данной группы за единичный интервал времени:

$$J^- = \sum_{I_i \in G} \lambda_i [\tau^{-1}]; \quad (2.3.14)$$

$N_{G_i}^-$ — число особей, выбывающих из данной группы в единицу времени, т. е. число особей, теряющих определяющее свойство данной группы. Это количество особей является суммой числа особей данной группы, переходящих в другие группы ($N_{G_{ij}}$), и числа погибших особей ($N_{G_{im}}$):

$$N_{G_i}^- = \sum_{j=1}^k N_{G_{ij}} + N_{G_{im}} [\tau^{-1}]. \quad (2.3.15)$$

Количество погибших особей складывается из числа погибших от воздействия хищников, промысла и прочих причин:

$$N_{G_{im}} = C_G + Y_G + M_G \text{ [т}^{-1}\text{]}. \quad (2.3.16)$$

Коэффициентом общей смертности (m) назовем отношение числа погибших особей ($N_{G_{im}}$) к начальному числу особей в данной группе, причем это отношение будем относить не к единице времени, а к временному шагу системы:

$$m = \frac{N_{G_{im}} \cdot \Delta t}{N_{G_i}}. \quad (2.3.17)$$

Коэффициентом смертности от воздействия хищников назовем отношение числа особей, съеденных хищниками за период Δt , к начальному числу особей в данной группе:

$$m_\gamma = \frac{C_G \cdot \Delta t}{N_G}. \quad (2.3.18)$$

Аналогично определим коэффициенты смертности от воздействия промысла и от прочих причин.

$$m_\varphi = \frac{Y_G \cdot \Delta t}{N_G}, \quad (2.3.19)$$

$$m_\psi = \frac{M_G \Delta t}{N_G}. \quad (2.3.20)$$

Между введенными коэффициентами смертности существует очевидное соотношение:

$$m = m_\gamma + m_\varphi + m_\psi. \quad (2.3.21)$$

Установленные коэффициенты смертности описывают только конечный результат совместного действия различных факторов смертности на группу особей, поэтому они не пригодны для описания каждого из процессов гибели особей. Для перехода к экологической интерпретации коэффициентов смертности необходимо связать их с уже введенными (раздел 2.2) вероятностями гибели особи от тех или иных причин ($p_\gamma, p_\varphi, p_\psi$).

Предположим, что численность группы особей убывает непрерывно за время от t до $t + \Delta t$, причем сокращение численности происходит пропорционально наличному количеству особей и мгновенному коэффициенту общей смертности (μ).

$$dN = -\mu N dt$$

или

$$\mu = -\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} \text{ [т}^{-1}\text{]}. \quad (2.3.22)$$

Иными словами, мгновенный коэффициент общей смертности — это логарифмическая производная от функции численности группы по времени, в предположении постоянства этой производной за период временного шага. В данном рассмотрении процессы убыли особей из группы в результате смертности предполагаются распределенными по всему временному шагу, а процессы, связанные с переходом из одной группы в другую, отнесенными к дискретным моментам времени. Принятая условность вносит известную методическую погрешность, величина которой уменьшается с сокращением временного шага.

Из выражений (2. 3. 17) и (2. 3. 22) следует соотношение между мгновенным коэффициентом смертности (μ) и коэффициентом общей смертности (m), введенным ранее:

$$m = 1 - e^{-\mu \Delta t}. \quad (2. 3. 23)$$

Считая, что скорости каждого из рассматриваемых процессов смертности (от воздействия хищников, от промысла и иных причин) пропорциональны соответствующим мгновенным коэффициентам смертности (χ , φ , ψ), можно записать:

$$\mu = \chi + \varphi + \psi. \quad (2. 3. 24)$$

Сопоставляя выражения (2. 3. 24), (2. 3. 22) и (2.3.24), получаем:

$$\frac{m_\chi}{\chi} = \frac{m_\varphi}{\varphi} = \frac{m_\psi}{\psi} \quad (2. 3. 25)$$

или

$$\chi = \frac{\mu}{m} m_\chi, \quad (2. 3. 26)$$

$$\varphi = \frac{\mu}{m} m_\varphi, \quad (2. 3. 27)$$

$$\psi = \frac{\mu}{m} m_\psi. \quad (2. 3. 28)$$

Вероятность гибели особи от воздействия хищников (p_χ) можно интерпретировать как отношение числа особей данной группы, съеденных хищниками, к начальному числу особей при отсутствии других факторов смертности. Именно последним условием эта формулировка отличается от определения коэффициента смертности от воздействия хищников (2.3.18):

$$p_\chi = \frac{N_t - N_{t+\Delta t}^\chi}{N_t} = 1 - e^{-\chi \Delta t}, \quad (2. 3. 29)$$

где $N_{t+\Delta t}^\chi$ — то число особей, которое осталось бы в группе при воздействии только одного фактора смертности — гибели от хищников:

$$N_{t+\Delta t}^\chi = N_t e^{-\chi \Delta t}. \quad (2. 3. 30)$$

Аналогично можно записать выражения для вероятностей гибели от воздействия промысла (p_φ) или гибели от иных причин (p_ψ):

$$p_\varphi = 1 - e^{-\varphi \Delta t}, \quad (2.3.31)$$

$$p_\psi = 1 - e^{-\psi \Delta t}. \quad (2.3.32)$$

Соотношение между коэффициентом общей смертности и вероятности гибели от отдельных факторов за время Δt имеет вид:

$$\frac{m}{\Delta t} = 1 - (1 - p_j)(1 - p_\varphi)(1 - p_\psi). \quad (2.3.33)$$

Определение количества особей, переходящих из данной группы (G_i) в другие группы (G_j), зависит от того, какие именно группы рассматриваются, причем сам процесс перехода предполагается импульсным, т. е. отнесенным к моменту времени, а не к временному интервалу. Если G_τ — возрастная группа особей и шаг времени равен шагу возраста ($\Delta t = \Delta \tau$), то все оставшиеся в живых особи группы G_τ переходят в группу $G_{\tau+1}$:

$$N_{i+\Delta t}^{G_{\tau+1}} = (1 - m) N_i^{G_\tau}. \quad (2.3.34)$$

Если G_π — стадийная группа, то по истечении промежутка времени Δt часть особей гибнет (m), часть остается в данной группе (a), а часть переходит в следующую стадию развития (b). Отношение числа особей, перешедших из одной стадии развития в следующую, к числу особей, находящихся в данной стадии и выживших при воздействии всех факторов смертности, назовем коэффициентом перехода (b_{ij}) из стадии G_i в следующую стадию G_j .

$$b_{ij} = \frac{N_{G_{ij}}}{N_{G_i}(1 - m)}. \quad (2.3.35)$$

Среднее время нахождения особи в данной стадии или продолжительность развития (d) для стационарного случая связано с коэффициентом перехода (b) или с дополнением этой величины до единицы ($a = 1 - b$) следующим соотношением:

$$d = \frac{\Delta t (1 + a + a^2 + \dots)}{1 + 2a + 3a^2 + \dots} = \frac{\Delta t (1 - a)}{(1 - a)^2} = \frac{\Delta t}{b} \text{ [т]}, \quad (2.3.36)$$

где использована формула суммы членов убывающей геометрической прогрессии.

Продолжительность развития особи в данной стадии предполагается зависящей от температуры среды (θ) и кормовых условий. Продолжительность развития в стандартных условиях (D) определяется как продолжительность развития при некоторой стан-

дартной температуре (θ_0) и полном удовлетворении пищевых потребностей ($\delta=1$):

$$d = \frac{D \cdot \beta_d(\theta_0)}{\left[\delta - \frac{qD}{k \cdot \Delta w} (1 - \delta) \right] \beta_d(\theta)} \quad [1], \quad (2.3.37)$$

где Δw — изменение массы особи, соответствующее переходу от одной стадии развития к следующей, а $\beta_d(\theta)$ — функция зависимости скорости развития от температуры, в некоторых случаях эта функция может быть аппроксимирована кривой Крота.

Изменение численности особей, входящих в стадийную группу, описывается следующим соотношением:

$$N_{t+\Delta t}^{G_i} = (1 - m_i - b_i) N_t^{G_i} + b_{ji} N_t^{G_j}. \quad (2.3.38)$$

Группы особей могут быть связаны между собой не только отношениями перехода, но и отношениями размножения. Группой половозрелых особей, или нерестовым стадом (применительно к рыбам), назовем такую группу особей, для элементов которой характерна способность к образованию икринок или яиц. Учет выделения мужских половых продуктов необходим только в специальных случаях (раздел 7.2).

Признаком группы половозрелых особей, когда нет специального выделения половозрелой стадии развития, служит отличие от нуля средней плодовитости ($\bar{\lambda} \neq 0$):

$$\bar{\lambda} = \frac{1}{N} \sum_{I_i \in G} \lambda_i. \quad (2.3.39)$$

Для возрастной или весовой группы можно определить коэффициент участия в нересте, или коэффициент половозрелости, который понимается как отношение числа половозрелых особей в данной группе (N_e) к общему числу особей:

$$e = \frac{N_e}{N}. \quad (2.3.40)$$

Используя понятия средней плодовитости, можно записать выражение для количества выметанных икринок (2.3.14) в виде

$$J^- = \bar{\lambda} \cdot N \cdot \Delta t. \quad (2.3.41)$$

2.4. ПОПУЛЯЦИЯ

Популяцией (S) назовем множество особей, связанных отношениями размножения. Отношения размножения (E), разобранные в разделе 2.2, при установлении их на некотором множестве особей I представляют собой ориентированный граф $E(I)$, связанный компонент которого и является популяцией. Если исхо-

дить из понятия группы особей, то в определение популяции надо добавить к отношениям размножения еще и отношения перехода. Однако и в том, и в другом случае понятие связности, целостности является центральным в установлении понятия популяции.

Большинство характеристик и свойств группы особей можно перенести на популяцию. Так появляется понятие о численности популяции N , ее биомассе B (2. 3. 5), среднем возрасте \bar{t} (2. 3. 4), среднем весе особей \bar{w} (2. 3. 1) и других аналогичных величинах. Однако понятия, связанные с процессом перехода особей из одной группы в другую, не могут иметь смысла для популяции как для системы, замкнутой в отношении операции перехода и размножения.

В отличие от особи и группы особей, которые в настоящей работе рассматриваются только как элементы моделей, популяция может выступать и как самостоятельный объект изучения, и как элемент моделей сообществ и экосистем.

Специфической характеристикой популяции является понятие продукции. Под продукцией популяции понимается количество органического вещества, создаваемого всеми особями популяции в виде прироста массы их тела и выделения половых продуктов за единицу времени (Винберг, 1968). В энергетическом выражении продукция определяется как

$$P = \frac{k}{\Delta t} \sum_{i=1}^n \Delta w_i N_i + k_0 \sum_{i=1}^n w_0 \bar{\lambda}_i N_i \quad [\text{к} \cdot \text{т}^{-1}], \quad (2. 4. 1)$$

где Δw_i — прирост особей i -й группы популяции независимо от того, остались ли они в живых, или погибли в течение временного шага системы; n — число групп в популяции.

Продукцию популяции можно выражать в единицах массы, отнесенных ко времени:

$$P = \frac{1}{\Delta t} \sum_{i=1}^n \Delta w_i N_i + \sum_{i=1}^n w_0 \bar{\lambda}_i N_i \quad [\text{м} \cdot \text{т}^{-1}]. \quad (2. 4. 2)$$

Продукция популяции — это поток энергии, заключенный в органическом веществе. Этот поток проходит через популяцию как через передатчик или трансформатор энергии и определяется, согласно формулам (2. 4. 1) и (2. 4. 2), на входе в популяцию. Выход энергии из популяции осуществляется через биомассу погибших в единицу времени особей, поэтому энергетический выход популяции (P') можно определить как

$$P' = k \sum_{i=1}^n w_i N_i m_i \quad [\text{к} \cdot \text{т}^{-1}]. \quad (2. 4. 3)$$

В стационарном случае, т. е. когда нет изменения биомассы популяции во времени ($\Delta B=0$), продукция популяции равна энергетическому выходу популяции, таким образом:

$$P = P'. \quad (2.4.4)$$

Показателем интенсивности продукционного процесса может служить отношение продукции популяции к ее средней биомассе, так называемый коэффициент P/B :

$$\frac{P}{B} = \frac{\frac{1}{\Delta t} \sum_{i=1}^n \Delta w_i N_i + J w_0}{\sum_{i=1}^n w_i N_i} \quad [\tau^{-1}]. \quad (2.4.5)$$

Численное значение коэффициента P/B зависит от выбора единицы времени. Величину, обратную коэффициенту P/B , можно рассматривать как время оборачиваемости органического вещества в популяции (T_B).

$$T_B = \frac{\sum_{i=1}^n w_i N_i}{\frac{1}{\Delta t} \sum_{i=1}^n \Delta w_i N_i + J w_0} \quad [\tau]. \quad (2.4.6)$$

Эту величину следует отличать от времени оборота («turnover time») американских авторов (Nees, Dugdall, 1959), где имеется в виду оборот числа особей, а не оборачиваемость биомассы. Время оборота числа особей в популяции соответствует среднему времени жизни особи для стационарной популяции (τ):

$$\tau = \frac{N}{J} [\tau]. \quad (2.4.7)$$

Для сравнения не абсолютной, а относительной интенсивности продукционного процесса в популяции можно относить коэффициент P/B не к произвольному отрезку времени, а к средней продолжительности жизни особи как к естественному масштабу времени популяции. В этом случае получается безразмерный коэффициент P/B :

$$\left(\frac{P}{B}\right)' = \frac{P \cdot \tau}{B}. \quad (2.4.8)$$

Перейдем к рассмотрению популяции как элемента сообщества или экосистемы. Состояние популяции условимся определять только одной переменной — биомассой B . Численность популяции (N) и средней вес особи (\bar{w}) связаны с биомассой соотношением

(2.3.5), поэтому, предполагая постоянство среднего веса особи, численность популяции не может служить переменной, независимой от биомассы.

Входами популяции являются суммарный реальный рацион R и температура окружающей среды θ . Выходами популяции, в данном рассмотрении, служат следующие величины: потребность в пище или суммарный максимальный рацион R_m , суммарные траты на обмен Q , суммарное количество несъеденной и непереваренной пищи U , биомасса особей популяции, погибших от воздействия хищников C , а также погибших от воздействия промысла Y и от прочих причин M . Заметим, что материальная природа отдельных компонентов входа и выхода популяции различна. Температура среды и пищевые потребности популяции — это типичные информационные связи; траты на обмен — рассеяние тепловой энергии, а реальный рацион и биомасса гибнущих особей — потоки органического вещества.

Энергетический баланс популяции можно записать в виде

$$R - Uk_b = \frac{k \cdot \Delta B}{\Delta t} + Q + k\bar{w} (C + Y + M) \quad [\text{к} \cdot \text{т}^{-1}]. \quad (2.4.9)$$

Продукция популяции в данном рассмотрении определяется как

$$P = R - U \cdot k_b - Q \quad [\text{к} \cdot \text{т}^{-1}]. \quad (2.4.10)$$

Энергетический выход популяции может быть определен по соотношению

$$P' = k\bar{w} (C + Y + M) \quad [\text{к} \cdot \text{т}^{-1}]. \quad (2.4.11)$$

Величина суммарных трат на обмен при стандартных температурных условиях зависит от биомассы популяции, поскольку предполагается неизменность среднего веса особи в популяции. Поэтому удобно ввести коэффициент трат на обмен (η), рассматривая его как популяционную константу:

$$\eta = \frac{Q}{B} \quad [\text{к} \cdot \text{м}^{-1} \cdot \text{т}^{-1}]. \quad (2.4.12)$$

Пищевые потребности популяции (суммарный максимальный рацион) также можно отнести к биомассе популяции, определив тем самым популяционный коэффициент пищевых потребностей (ρ):

$$\rho = \frac{R_m}{B} \quad [\text{к} \cdot \text{м}^{-1} \cdot \text{т}^{-1}]. \quad (2.4.13)$$

Коэффициент ρ — достаточно условная величина, не допускающая четкой экологической интерпретации, так как в величине популяционного коэффициента пищевых потребностей отражены все характеристики, определяющие возможность роста биомассы популяции как путем увеличения численности, так и путем ускорения темпа роста. Поскольку эти процессы завуалированы пред-

положением о постоянстве среднего веса особи, то придется принимать какие-либо гипотезы относительно связи коэффициента пищевых потребностей с биомассой популяции.

2.5. СООБЩЕСТВО

Соответствие процесса получения особью реального рациона процессу гибели других особей обусловлено существованием трофических связей (Γ). Понятие трофических связей может быть распространено на группы особей или на целые популяции и трофические уровни. Тот элемент, для которого данная трофическая связь приводит к гибели особей, будем называть жертвой, или кормовым объектом, а тот элемент, для которого та же трофическая связь интерпретируется в виде реального рациона — хищником, или потребителем корма.

Трофическая связь является не односторонним воздействием одного элемента на другой, а взаимодействием между хищником и жертвой. Рассматривая это взаимодействие на уровне групп особей или популяций, отметим, что связь от жертвы к хищнику сопровождается передачей энергии в виде поедаемого органического вещества, а связь от хищника к жертве носит информационный характер. Потребности хищника в пище (R_m) интерпретируются для жертвы как давление хищников (V), а биомасса гибнущих особей жертвы (C) представляется для хищника в виде реального рациона (R). Если группы особей хищников и жертв, соединенные трофической связью, относятся к одной и той же популяции, то подобная трофическая связь называется каннибализмом.

После выяснения смысла понятия трофической связи можно перейти к определению понятия сообщества. На множестве популяций или групп особей этих популяций опишем граф трофических связей — $\Gamma_\Gamma(S)$ или $\Gamma_\Gamma(G)$. Тогда под сообществом можно понимать связный компонент этого графа. Иными словами, характерной чертой сообщества считается неразрывность трофических связей. Следует заметить, что популяция характеризовалась неразрывностью связей размножения и развития особей.

Для определенности будем считать граф трофических связей сообщества ориентированным, причем направление ребер условимся принимать от хищника к жертве.

Матрица инцидентий графа трофических связей KC состоит из элементов kc_{ij} , где i и j — индексы популяций или групп особей популяций, составляющих сообщество. Если i -й элемент сообщества является хищником по отношению к j -му элементу, то $kc_{ij} = 1$, в противном случае $kc_{ij} = 0$.

Определим трофическую ценность j -й жертвы по отношению к i -му хищнику (v_{ij}) как вероятность поедания этим хищником j -й жертвы при условии, что массы (или энергосодержания w_j/k_j)

всех жертв равные и все жертвы одинаково доступны. При этом предполагается, что хищник полностью удовлетворяет свои пищевые потребности. Таким образом, трофическая ценность жертвы определяется избирательным действием хищника в процессе захвата жертвы. Например, для объектов питания фильтраторов трофическую ценность можно считать обратной числу компонентов спектра питания фильтратора, так как весьма правдоподобно утверждение о том, что в питании фильтраторов отсутствует избирательность. Наоборот, для хищных рыб трофическая ценность различных кормовых объектов может существенно отклоняться от среднего значения. Элементы v_{ij} образуют матрицу трофических отношений.

Априорную вероятность захвата j -й жертвы i -м хищником ($p(A_{ij})$) будем понимать как вероятность этого захвата при одинаковой доступности всех жертв и полном удовлетворении пищевых потребностей хищников ($R_i = Rm_i$). Априорная вероятность захвата жертвы отличается от трофической ценности жертвы учетом различия в весе тела отдельных жертв. Величина $p(A_{ij})$ предполагается пропорциональной произведению трофической ценности жертвы на ее массу или энергосодержание ($w_j k_j$) при учете различной калорийности элементов сообщества:

$$p(A_{ij}) = \frac{v_{ij} w_j}{\sum_{j=1}^n v_{ij} w_j}, \quad (2.5.1)$$

где n — число всех элементов сообщества. Заметим, что в тех случаях, когда i -й и j -й элементы сообщества не находятся в трофической связи, то $v_{ij} = 0$, поэтому в формуле (2.5.1) возможно суммирование по всем членам сообщества, что удобно при программной реализации модели на ЭВМ.

Чтобы захватить жертву, хищнику нужно не только оценить ее трофическую ценность, но и встретить или найти саму жертву. Вероятность встречи i -го хищника с j -й жертвой будем считать пропорциональной численности жертв данной группы или популяции (N_j), отнесенной к общей численности всех жертв данного хищника. По-существу, это условная вероятность события встречи именно j -й жертвы при встрече какой-то жертвы вообще.

$$p(D_j | A_{ij}) = \frac{N_j}{\sum_{j=1}^n k_{c_{ij}} N_j}. \quad (2.5.2)$$

Поскольку в настоящей работе не рассматривается пространственное распределение животных и их взаимное перемещение, то приходится довольствоваться лишь подобным приближением,

весьма далеки от действительной картины протекания процесса взаимодействия хищника и жертвы.

При принятых допущениях апостериорная вероятность захвата жертвы j -й группы хищником i -й группы может быть найдена по формуле Байеса:

$$p(A_{ij} | D_j) = \frac{p(A_{ij}) \cdot p(D_j | A_{ij})}{\sum_{j=1}^n p(A_{ij}) p(D_j | A_{ij})} = \frac{v_{ij} \cdot w_j \cdot N_j}{\sum_{j=1}^n v_{ij} w_j N_j}. \quad (2.5.3)$$

Максимальный рацион хищника распределяется относительно жертв пропорционально вероятностям захвата жертв соответствующего элемента сообщества:

$$R_{m_{ij}} = R_{m_i} p(A_{ij} | D_j) = R_{m_i} \frac{v_{ij} w_j N_j}{\sum_{j=1}^n v_{ij} w_j N_j} \quad [\kappa \cdot \tau^{-1}], \quad (2.5.4)$$

где $R_{m_{ij}}$ — компонент максимального рациона i -й группы хищников по отношению к j -й группе жертв.

Давление хищников на данную группу или популяцию жертв (V_j) определяется как сумма всех компонентов максимальных рационов ($R_{m_{ij}}$) членов сообщества, имеющих индекс j -й группы или популяции:

$$V_j = \sum_{i=1}^n R_{m_{ij}} \quad [\kappa \cdot \tau^{-1}]. \quad (2.5.5)$$

По аналогии с компонентом максимального рациона можно ввести понятие компонента реального рациона i -го хищника по отношению к j -й жертве (R_{ij}). Совокупность компонентов реального рациона с одним и тем же индексом i соответствует спектру питания i -й популяции хищников или группы особей популяции хищников.

Убыль биомассы популяции или группы жертв можно представить как сумму компонентов реальных рационов, имеющих данный индекс j :

$$C_j = \sum_{i=1}^n R_{ij} \quad [\kappa \cdot \tau^{-1}]. \quad (2.5.6)$$

Трофоэкологическим коэффициентом (α) назовем отношение давления хищников к биомассе жертв данной популяции или группы особей:

$$\alpha_j = \frac{V_j}{B_j} \quad [\tau^{-1}]. \quad (2.5.7)$$

Трофоэкологический коэффициент можно рассматривать как меру напряженности трофических отношений, так как он показы-

вает, во сколько раз потребности в особях данной группы или популяции в пище больше, чем наличное количество корма. Иная, несколько более искусственная, интерпретация трофэкологического коэффициента заключается в том, что он является обратной величиной времени, за которое будут съедены все жертвы при отсутствии их пополнения и при удовлетворении максимального рациона хищников.

Принимается, что между вероятностью гибели особи от воздействия хищников (p_χ) и трофэкологическим коэффициентом существует связь, основанная на эмпирическом соотношении, полученном впервые В. С. Ивлевым (1955):

$$P_\chi = \xi (1 - e^{-\alpha_\chi x \Delta t}). \quad (2.5.8)$$

Предельное значение вероятности гибели особи может не равняться единице при неограниченном увеличении x из-за конечности временного шага системы, наличия убежищ для жертвы или иных причин. Эти свойства рассматриваемой связи отражаются коэффициентом ξ в формуле (2.5.8).

Принятое соотношение между вероятностью гибели жертвы от хищников и трофэкологическим коэффициентом можно интерпретировать как предположение о наличии линейной связи между мгновенным коэффициентом смертности от воздействия хищников (χ) и трофэкологическим коэффициентом (2.3.29):

$$\chi = \alpha_\chi x, \quad (2.5.9)$$

где α_χ — коэффициент пропорциональности, нуждающийся в эмпирическом определении.

При установлении компонентов реального рациона R_{ij} предполагается, что его распределение происходит пропорционально компонентам вектора пищевых потребностей (Rm_{ij}):

$$R_{ij} = R_{m_{ij}} \frac{C_i}{V_j}. \quad (2.5.10)$$

АБСТРАКТНЫЕ МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ

3.1. ПРОСТЕЙШИЕ МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ

В главе 1 уже была рассмотрена простая модель популяции промысловой рыбы, реализованная на ЭВМ. В этой главе в основном преследовалась цель иллюстрации принципов моделирования с применением ЭВМ. В настоящем разделе будет уделено внимание не только методике, но и некоторым результатам моделирования.

Рассмотрим простейшую модель (Меншуткин, 1964в) популяции промысловой рыбы с независимым пополнением и ростом рыб, не связанным с внешними условиями. Это означает, что обратная связь между производителями и потомством не принимается во внимание, а состояние возрастной группы рыб описывается только численностью особей. Прототипом для разбиваемой модели послужила модель, предложенная Ю. Е. Ланиным (1961).

Блок-схема модели приведена на рис. 3.1. Популяция состоит из 4 возрастных групп. Временной шаг — один год. Пополнение может поступать не только в первую возрастную группу, но и в последующие. Распределение пополнения происходит пропорционально коэффициентам r_i . Численность каждой возрастной группы в следующем состоянии системы в момент времени $t+1$ определяется по данным предыдущего состояния в момент t и пополнения R по соотношению:

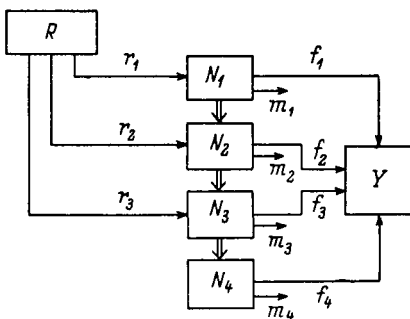


Рис. 3.1. Блок-схема модели популяции рыб с независимым пополнением.

$$N_{i+1}^t = J_i r_i + N_i^t (1 - p_{\phi_i}) (1 - f_i F), \quad (3.1.1)$$

которое является модификацией формулы (2.3.15).

Состояние модели определяется численностью рыб в возрастных группах (N). Входными величинами являются пополнение (J), селективность (f) и интенсивность (F) промысла.

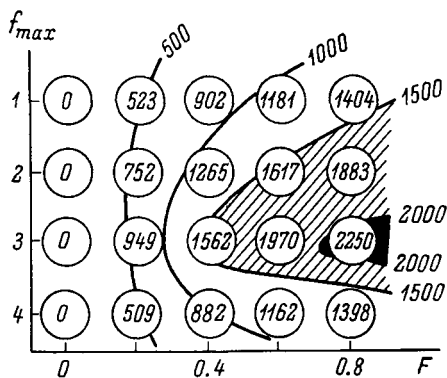


Рис. 3.2. Изоплетная диаграмма выловов, полученная при исследовании модели с независимым пополнением.

По оси абсцисс — интенсивность промысла; по оси ординат — селективность орудий лова, выраженная в виде числа облавливаемых возрастных групп, начиная со старшей.

Функционирование модели начинается с засылки начального состояния популяции N_0 (табл. 3.1, строка 8). Для вычисления среднего возраста рыб в популяции (\bar{t}) определяются вспомогательные величины S и A (строка 13). Программа составлена для перебора по 5 градациям интенсивности и 4 градациям селективности промысла.

Рассмотрим изоплетную диаграмму весовых выловов (рис. 3.2), полученную в предположении о применении объективизирующих орудий лова, характеристика селективности которых (f_{max}) соответ-

ствует индексу наиболее облавливаемой возрастной группы популяции. На диаграмме довольно четко обнаруживается наиболее выгодный размер ячеей ($f_{max}=3$), а форма изолиний напоми-

Таблица 3.1

Моделирующий алгоритм популяции рыб с независимым пополнением

```

1 begin real array No, N, W, p, R [1:4], F [1:5], f [1:4, 1:4];
2   real R, τ, A, S, Y;
3   integer i, t, j, k, tm;
4   read (No, W, p, R, F, R, f, tm);
5   for k := 1 step 1 until 5 do
6     for j := 1 step 1 until 4 do
7       begin
8         for i := 1 step 1 until 4 do N [i] := No [i];
9         for t := 1 step 1 until tm do
10          begin S := A := Y := 0;
11          for i := 1 step 1 until 4 do
12            begin N [i + 1] := R × r [i] + N [i] × (1 - p [i]) ×
13              (1 - f [i, j] × F [k]); S := S + N [i];
14              A := A + N [i] × i; Y := Y + N [i] × F [k] × f [i, j] × W [i]
15            end; τ := A/S; print (N, Y, S, τ);
16          end
17        end
18      end

```

нает результаты, полученные в аналогичной форме Бивертоном и Холтом (Beverton, Holt, 1957). Не останавливаясь дальше на результатах исследования рассмотренной модели, отметим, что при всей примитивности она по своим возможностям принципиально превосходит модель Бивертона и Холта по следующим причинам:

- 1) допускает задание пополнения в виде любой функции времени;
- 2) возможно исследование действия на популяцию орудий лова с любыми характеристиками селективности, а не только отцеживающих орудий лова;
- 3) естественная смертность может любым образом зависеть от возраста рыбы;

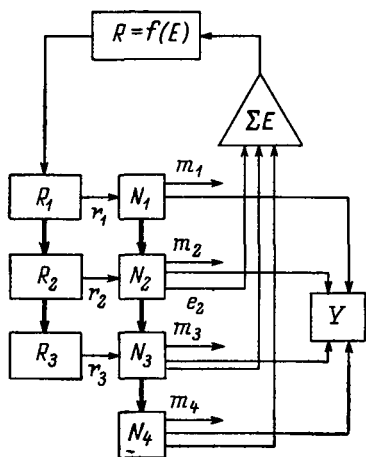


Рис. 3.3. Блок-схема модели популяции промысловой рыбы с учетом процесса воспроизводства.

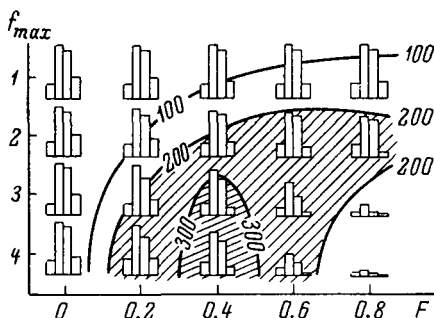


Рис. 3.4. Изоплетная диаграмма выловов, полученная при исследовании модели с учетом процесса воспроизводства.

На диаграмме показаны равновесные возрастные структуры популяции. Обозначения те же, что на рис. 3.2.

- 4) зависимость веса рыбы от ее возраста может задаваться в виде таблицы, а не в виде полуэмпирической формулы, как у Бивертона и Холта.

Основным недостатком первой модели является отсутствие в ней петли обратной связи; этот недостаток устранен в следующей модели, разбираемой в настоящем разделе.

Вторая модель (Меншуткин, Гадибирова, 1965) построена на основании работ Рикера (Ricker, 1954) и Г. В. Никольского (1961, 1963). По своей структуре она очень близка к той модели, которая разбиралась в главе 1 как пример динамической системы, поэтому ограничимся лишь блок-схемой (рис. 3.3) модели.

Исследование поведения популяции было произведено при трех различных величинах коэффициентов в формуле (1.4.9). Как указывал Риккер (Ricker, 1954), характер динамики численности моделируемой популяции существенно зависит от того, каким участкам репродукционной кривой (1.4.9) соответствует численность нерестующих рыб или численность выметанных икринок. Если устойчивые проходы на нерест (E) попадают на восходящую ветвь кривой (1.4.9), то равновесное состояние наступает относительно быстро, и подход к нему не сопровождается резкими колебаниями численности и структуры популяции.

На рис. (3.4) представлена изоэлетная диаграмма выловов с указанием равновесных структур промыслового стада. Обращает на себя внимание наличие резкого очерченного максимума вылова при $F=0.4$, не совпадающего с максимальными интенсивностями рыболовства. Существование такого максимума наглядно показывает реальность задачи нахождения оптимальных режимов рыболовства не только популяций рыб с длительным жизненным циклом и мало изменяющимся пополнением, что было доказано еще Ф. И. Барановым (1961), но и популяций рыб с относительно малой продолжительностью жизни и существенной связью между числом производителей и численностью потомства.

Правее заштрихованной части диаграммы (рис. 3.4) расположены режимы «перелова», ведущие как к сокращению уловов, так и к резкому снижению численности стада. По всему ряду селективности вылова только последней возрастной группы $f_{\max} = 1$ намечаются режимы «недолова» с малыми выловами и высокой численностью стада. Наиболее крутое падение численности с возрастом, связанное со значительным «омоложением» промыслового стада, приходится на режимы максимального вылова.

Условия, соответствующие нисходящей ветви кривой (1.4.9), описывают ситуацию, которую можно представить в виде резкой нехватки площади нерестилищ или в виде мощного пресса хищников, усиливающегося с увеличением численности молоди. Изоэлетная диаграмма выловов для этого случая получается похожей по своей структуре на диаграмму для первой модели. Однако если в первой модели увеличение выловов сопровождалось уменьшением численности стада, то во второй — его ростом. Естественно, такой рост не может продолжаться безгранично: перейдя через максимум кривой (1.4.9), устойчивые состояния системы попадут на восходящую ветвь этой кривой, и повторится ситуация, описываемая разобранный выше диаграммой (рис. 3.4).

Характерной чертой поведения модели при устойчивых состояниях на нисходящей ветви кривой (1.4.9) является наличие флуктуаций численности и структуры стада. С увеличением вылова амплитуда колебаний численности становится все меньше, а при максимальных выловах колебания совсем отсутствуют.

Перейдем к третьей модели (Меншуткин, 1965), которая построена в своих самых общих чертах на примере, рассмотренном Г. В. Никольским (1965).

Блок-схема модели представлена на рис. 3.5. Облавливаемая часть популяции состоит из пяти возрастных групп начиная с возраста 3+ и кончая 7+. Нерест многократный, т. е. вхождение в состав нерестового стада (E) не приводит к выбыванию особи из возрастной группы. Предусмотрена возможность участия не всех особей данной возрастной группы в нересте, что учитывается коэффициентом e_i .

Размер пополнения устанавливается в виде определенной доли от величины нерестового стада. Один, высокий, соответствует низким численностям E , а другой, низкий, относится к большим численностям нерестового стада. Между этими двумя уровнями воспроизводства имеется плавный переход, который может быть описан, например, с помощью эмпирической формулы (в данном случае выбрана экспонента с показателем степени, возведенным в квадрат).

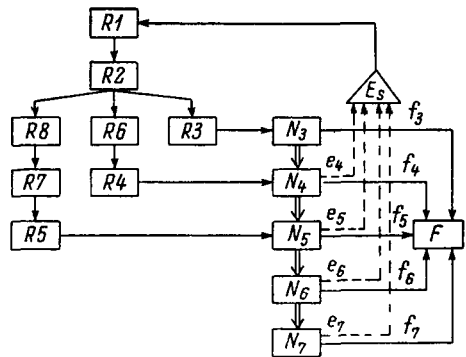


Рис. 3.5. Блок-схема модели популяции промысловой рыбы с переменной структурой пополнения.

Структура пополнения является сложной и состоит из трех групп: R_3 — особи, входящие в состав промыслового стада в возрасте 3+, R_4 — в возрасте 4+ и R_5 — в возрасте 5+. Распределение пополнения по этим группам зависит от численности самого пополнения. При низкой численности пополнения основная его часть входит в состав промыслового стада в возрасте 3+. С увеличением пополнения доля группы J_3 начинает падать и одновременно растет доля особей, входящих в состав облавливаемой части популяции в возрасте 4+. При очень высоких численностях пополнения основную его часть начинают составлять особи в возрасте 5+. Описанное изменение структуры пополнения отражается соответствующей функциональной зависимостью коэффициентов g от численности пополнения R_2 .

Естественная и промысловая смертность моделировались таким же образом, как в первой модели настоящего раздела.

В процессе функционирования модели вычислялась суммарная численность промыслового стада (S) и суммарная численность пополнения (Rs) (табл. 3.2).

Моделирующий алгоритм популяции рыб с переменной структурой
пополнения

```

1 begin real array. N, W, f, pψ, e [3:7], R [1:8];
2   real S, Y, F, E, Rs;
3   integer i, t, tm;
4   read (N, W, f, pψ, e, R, F, tm);
5   for t := 1 step 1 until tm do
6     begin S := Y := Rs := 0; E := 0;
7       for i := 7 step -1 until 4 do
8         begin
9           Y := Y + N [i] × f [i] × W [i] × (1 - pψ [i]) × F;
10          N := N [i - 1] × (1 - pψ [i - 1]) × (1 - f [i] × F);
11          if i ≤ 5 then N [i] := N [i] + R [i];
12          S := S + N [i];
13          E := E + N [i] × e [i];
14        end;
15        N [3] := R [3]; R [5] := R [7]; R [7] := R [8];
16        R [4] := R [6];
17        if R [2] ≤ 400 then
18          begin R [3] := R [2]; R [6] := R [8] := 0 end
19        else
20          begin R [3] := R [2] × exp (-R [2] ↑ 2 × 10 - 5);
21            R [6] := R [2] ↑ 2 × 0.40510 - 2 ×
22              exp (-0.2510 - 2 × R [2]);
23            R [8] := R [2] - R [3] - R [6];
24          end;
25          R [2] := R [1];
26          if E ≤ 4000 then R [1] := 2 × E
27          else if E ≤ 8000 then
28            R [1] := 2 × exp (-0.187 × (E × 10 - 3 - 4) ↑ 2)
29          else R [1] := 0.1 × E;
30          Rs := R [3] + R [4] + R [5];
31          print (N, Y, S, Rs);
32        end
33 end

```

Перейдем к описанию поведения во времени рассматриваемой модели. При полном отсутствии промысла ($F=0$) численность популяции совершает более или менее регулярные колебания с 11-летним периодом.

Возникновение в системе незатухающих колебаний численности вполне закономерно. При большой численности нерестового стада коэффициент воспроизводства низок, что приводит к умеренной величине пополнения, распределяющейся по первым трем возрастным группам облавливаемой части популяции. Снижение численности нерестового стада приводит к существенному возрастанию коэффициента воспроизводства, что в свою очередь с известным запаздыванием (так как пополнение поступает только в возрасте 5+) снова вызывает рост численности промыслового стада, и цикл начинается снова.

Структура пополнения довольно резко меняется от преобладания возраста 5+ в годы низкой численности промысловой части по-

пуляции (S) до преобладания возраста $3+$ в годы высокой численности стада. Возрастная структура популяции также претерпевает сильные изменения внутри цикла, несмотря на сглаживающее влияние естественной смертности. Колебания пополнения оказывают настолько сильное влияние на возрастную структуру популяции, что ни о каком приближении к экспоненциальной структуре стада не приходится и говорить.

Формирование именно 11-летнего, не какого-либо иного периода, в данной ситуации объясняется тем, что пять лет подряд (например, с $t=11$ по $t=15$ или с $t=26$ по $t=32$) умеренные и низкие численности нерестовой популяции ведут к образованию многочисленного пополнения, которое вливается в состав промыслового стада через 5 лет после нереста. Наоборот, другие пять лет (например, с $t=17$ по $t=21$) высокая численность нерестовой популяции приводит к малым величинам пополнения, причем вхождение этого пополнения в состав основного стада растягивается на три года. Кроме этих двух групп состояний популяции с качественно сходной ситуацией соотношения численности нерестового стада и пополнения, имеются состояния, занимающие промежуточное положение (например, при $t=16$ или $t=27$). В эти годы приведенное выше правило нарушается — от многочисленного пополнения получается такая численность нерестового стада, которая обеспечивает вхождение в состав нерестового стада снова многочисленного пополнения. Таким образом, цикл продолжительностью в 11 лет складывается из пятилетнего периода с высокими уровнями пополнения и одного года с промежуточным режимом воспроизводства.

Введение довольно интенсивного промысла ($F=0.70$ и $F=0.75$ при $p\psi=0.20$) не сводит устойчивый цикл к одному стационарному состоянию, как это имело место во второй модели настоящего раздела. Наоборот, колебания численности популяции становятся более резкими, их период сокращается до $4\div 5$ лет при $F=0.70$ и до $2\div 3$ лет при $F=0.75$. Средняя численность популяции существенно снижается в результате воздействия рыболовства по сравнению с рассмотренным выше случаем необлавливаемой популяции.

Если при отсутствии рыболовства рыбы поспевали нерестовать по нескольку раз, то при наличии интенсивного промысла большинство рыб участвует в нересте только один раз. Жизненный цикл рыбы сокращается до 5—6 лет и лишь единичные особи доживают до 7 лет (табл. 3.3). Намечается процесс разделения популяции на две части, которые хотя и обмениваются отдельными особями, но в основной своей части сохраняют преемственность из поколения в поколение. Например, многочисленное поколение, достигшее возраста $5+$, ко времени $t=42$ (табл. 3.3) становится родительским поколением по отношению к многочисленной группе особей при $t=47$, а эта группа в свою очередь — родительской для поколения, достигающего половозрелости при $t=52$ и т. д.

Динамика численности облавливаемой популяции при $F=0.75$

t	N_3	N_4	N_5	N_6	N_7	S	R_1
40	0	557	0	166	0	673	1346
41	430	0	227	0	5	232	465
42	0	21	2220	11	0	2252	4502
43	0	0	1	111	0	112	224
44	465	246	4709	0	5	4960	9400
45	0	23	1112	235	0	1270	1240
46	224	0	1	55	11	67	134
47	0	11	4502	0	2	4515	3600
48	0	0	0	225	0	225	450
49	134	0	9400	0	11	9411	941
50	0	6	2540	470	0	3016	6024
51	450	0	0	127	23	150	300
52	190	22	8600	0	6	8628	863
53	0	9	561	430	0	1000	2000
54	300	0	190	28	21	239	478
55	120	15	6024	9	1	6049	3700

Аналогичную цепочку можно проследить и для другой обособленной части популяции ($t=44$, $t=49$, $t=55$).

Разобранные модели популяций рыб свидетельствуют о том, что, используя предложенный метод моделирования, можно получить результаты, достигнутые ранее на моделях других типов. Это создает уверенность в правильности выбранного пути и обеспечивает преимущество в развитии теории динамики популяций. С другой стороны, даже очень простые модели популяций способны к выдаче эвристического результата (выявление механизма биологической изоляции при исследовании модели популяции с переменной структурой пополнения). Мнение Н. Д. Ньюберга (1968) о том, что правильно построенная модель не может дать эвристического результата, представляется нам ошибочным.

3.2. МОДЕЛИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ ПРОМЫСЛОВОЙ РЫБЫ С УЧЕТОМ ПЕРЕМЕННОГО ТЕМПА РОСТА

Модели популяций рыб, рассмотренные в разделе 3.1, построены в предположении зависимости среднего веса особи только от возраста. Такое упрощение вполне оправдано при создании моделей, предназначенных для изучения самых общих закономерностей динамики численности рыб. Однако для выяснения таких вопросов, как взаимодействие с кормовой базой, процессов качественного изменения нерестового стада, взаимного влияния смежных поколений становится необходимым рассмотрение популяции с энергетической точки зрения, как преобразователя

и передатчика органического вещества с одного трофического уровня на другой (Меншуткин, Кисляков, 1967а, 1968а).

Блок-схема связей одной (i -й) возрастной группы популяции промысловой рыбы приведена на рис. 3.6. Для конкретности принято, что популяция состоит из восьми таких групп. Это не снижает общности методов построения модели для популяции с любым числом возрастных групп.

Все зависимости, использованные при построении модели, разобраны в главе 2, поэтому сразу приведем моделирующий алгоритм (табл. 3.4).

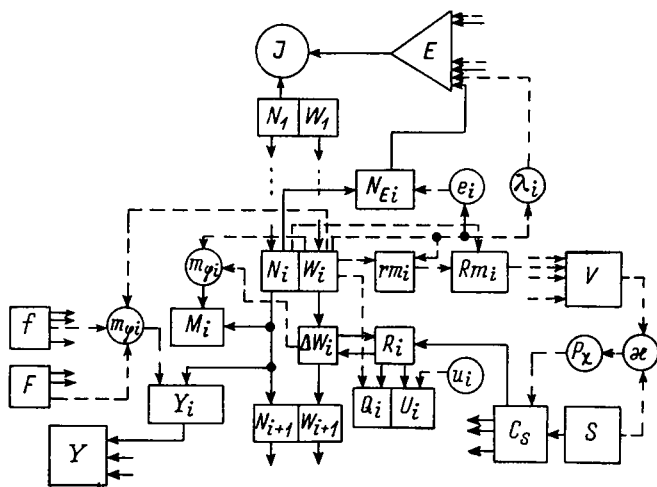


Рис. 3.6. Блок-схема связей i -й возрастной группы популяции промысловой рыбы.

Особенность моделирующего алгоритма предлагаемой модели — в выделении в виде отдельных функций максимального прироста (ΔW_{\max}), затрат на обмен (Q), естественной смертности ($p\psi$), степени половозрелости (e), плодовитости (λ), смертности от хищников ($p\chi$), предельного уменьшения веса при голодании (W_{\min}) и промысловой смертности ($p\phi$). Входами системы являются величина кормовой базы (S), интенсивность промысла (F) и размер ячеи орудий лова (f). В число параметров модели включена величина смертности при голодании ($\psi\phi$).

Следует отметить, что принятые в модели численные значения коэффициентов и параметров призваны лишь отразить самые общие тенденции рассматриваемых функциональных зависимостей и совершенно не претендуют на точное отражение каких-либо закономерностей для конкретного вида или популяции.

**Моделирующий алгоритм популяции рыб с учетом
переменного темпа роста**

```

1 begin real array N, No, W, Wo [1:8];
2 real S, F, Y, V, J, u, Ek, Nk, f,  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\delta$ ,  $\kappa$ ,  $\psi\psi$ ,  $\gamma$ ;
3 integer t, i, tm;
4 real procedure  $\Delta W$  max (W);  $\Delta W$  max :=  $20 \times (1 - \exp(-0.1 \times W))$ ;
5 real procedure Q (W); Q :=  $\gamma \times W \uparrow 0.8$ ;
6 real procedure p $\psi$  (W); if  $W < 6$  then p $\psi$  :=  $0.85 - 0.075 \times W$ 
7 else if  $W < 40$  then p $\psi$  := 0.40
8 else if  $W < 70$  then p $\psi$  :=  $0.02 \times W - 0.40$ 
9 else p $\psi$  := 1;
10 real procedure e (W); if  $W < 20$  then e := 0 else
11 if  $W < 40$  then e :=  $0.05 \times W - 1$  else
12 e := 1;
13 real procedure  $\lambda$  (W);  $\lambda$  :=  $3.75 \times W + 125$ ;
14 real procedure p $\chi$  (W); p $\chi$  :=  $1 - \exp(-1.0 \times \kappa)$ ;
15 real procedure W min (i); W min :=  $2 + 2 \times \exp(i \times 4)$ ;
16 real procedure p $\varphi$  (f, W, F); if  $W < f - 20$  then
17 p $\varphi$  := 0 else if  $W < f + 20$  then
18 p $\varphi$  :=  $(1 - ((f - W)/20) \uparrow 2 \times F)$  else
19 p $\varphi$  := 1;
20 read (No, Wo, S, f, F, Jk, Nk, u, tm,  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\psi\psi$ ,  $\gamma$ );
21 for i := 1 step 1 until 8 do
22 begin N [i] := No [i]; W [i] := Wo [i] end;
23 for t := 1 step 1 until tm do
24 begin V := Y := J := 0;
25 for i := 1 step 1 until 8 do
26 V :=  $V + ((\Delta W$  max (W [i]) + Q (W [i]))/u)  $\times$  N [i];
27  $\kappa$  := V/S;  $\delta$  := p $\chi$  ( $\kappa$ )/ $\kappa$ ;
28 for i := 7 step -1 until 1 do
29 begin N [i + 1] :=  $N$  [i]  $\times$   $(1 - p\psi$  (W [i]))  $\times$   $(1 - p\varphi$  (f, W [i], F));
30 Y :=  $Y + N$  [i]  $\times$   $(1 - p\psi$  (W [i]))  $\times$  p $\varphi$  (f, W [i], F)  $\times$  W [i];
31 J :=  $J + N$  [i]  $\times$  e (W [i])  $\times$   $\lambda$  (W [i]);
32 W [i + 1] :=  $W$  [i] +  $\delta \times \Delta W$  max (W [i]) -
33  $(1 - \delta) \times Q$  (W [i]);
34 if  $W$  [i + 1] < W min (i) then
35 N [i + 1] :=  $\psi\psi \times N$  [i + 1];
36 end;
37 if  $J < Jk$  then N [1] :=  $\alpha \times J \times \exp(-\beta \times J)$  else
38 N [1] := Nk;
39 print (t, Y, N, W);
40 end
41 end
42 end

```

Исследование модели, проведенное на ЭВМ, показало, что в естественном состоянии ($F=0$) при неизменной кормовой базе ($S=\text{const}$) популяция имеет одно устойчивое состояние, не зависящее от начальных условий (N_0, W_0). При введении промысла сначала наблюдаются весьма большие выловы, иногда в несколько раз превосходящие средние. Переход к устойчивому облавливаемому состоянию сопровождается при значительных интенсивностях рыболовства колебаниями во времени выловов, численностей и средних весов. Устойчивое состояние достигается в боль-

шинстве случаев через 10—15 лет после начала промысла.

При небольшом отлове только самых крупных особей ($f=70$, $F=0.2 \div 0.8$) происходит некоторый, правда, очень небольшой по величине рост численности популяции за счет разрежения на нерестилищах. Одновременно в очень слабой степени снижается темп роста рыбы (рис. 3.7). Абсолютные величины выловов при таких режимах невелики.

При существенном облове крупных половозрелых рыб ($f=50$, $F=0.4 \div 0.8$) численность популяции сокращается, особенно за счет старших возрастных групп. Темп роста увеличивается и половое созревание достигается в более раннем возрасте, чем это имело место при естественном, необлавливаемом, состоянии популяции. Весовые уловы при таких режимах эксплуатации достигают максимума.

Облов неполовозрелых и впервые нерестующих рыб ($f=30$) при низких интенсивностях рыболовства ($F=0.2 \div 0.4$) обеспечивает получение даже несколько больших весовых выловов, чем при средней величине орудий лова ($f=50$) и тех же интенсивностях рыболовства. Это связано с увеличением темпа роста и ускоренным половым созреванием.

Однако более интенсивный облов ($F=0.8$) при применении мелкоячеистых орудий лова ($f=30$) приводит к подрыву рыбных запасов популяции. Уловы в этом случае резко сокращаются, рыбы старших возрастных групп исчезают вовсе и динамика популяции становится неустойчивой. Такое положение явного «перелова» можно несколько выправить, если производить облов только через год (режимы $f=30$, $F=0.6-0$ и $F=0.8-0$). При этом средние уловы (в расчете на 1 год) увеличиваются и начинают приближаться к максимальным (табл. 3.5).

Используем данную модель популяции промысловой рыбы для выяснения влияния на динамику популяции и на выловы изменения кормовой базы. Как убедительно показано Е. В. Боруцким (1960), взаимодействие популяции рыбы с популяциями кормовых организмов — процесс весьма сложный и многообразный. Именно поэтому его количественное изучение аналитическими методами малоперспективно и вполне закономерно обращение к методам модельного эксперимента.

Математическое моделирование процесса питания рыб разрабатывалось в основном применительно к отдельным особям

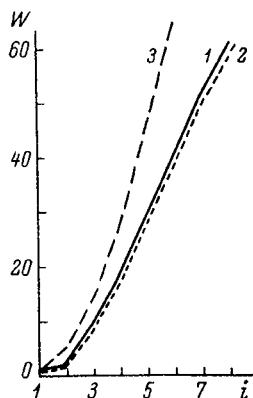


Рис. 3.7. Зависимость темпа роста рыбы от режима рыболовства.

1 — $F=0$; 2 — $F=0.6$, $f=70$; 3 — $F=0.8$, $f=30$.

Таблица 3.5

Численность и средние веса возрастных групп, а также суммарные выловы
при различных режимах рыболовства (в условных единицах)

<i>f</i>		0	30						50			70
<i>F</i>	<i>i</i>	0	0.2	0.4	0.6	0.8	0.6+0	0.8+0	0.4	0.8	0.9	0.8
<i>N</i>	1	7490	6023	4403	2449	588	4329	2726	6980	5971	5736	7696
	2	1127	805	667	365	94	813	639	1047	901	859	1153
	3	572	463	355	205	60	343	222	523	462	443	571
	4	352	272	201	107	28	259	207	314	278	268	343
	5	211	137	77	28	3	115	70	188	166	161	205
	6	122	66	30	10	1	45	20	107	73	63	124
	7	66	29	11	2	0	12	4	36	8	3	70
	8	23	6	1	0	0	2	0	7	1	0	21
<i>W</i>	1	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0
	2	4.5	4.8	5.0	5.2	5.5	4.9	5.1	4.6	4.8	4.8	4.5
	3	9.8	10.7	11.6	12.7	13.8	11.3	12.1	10.2	10.7	10.9	9.7
	4	18.7	20.8	23.0	25.6	28.3	22.3	24.1	19.0	20.8	21.2	18.6
	5	30.0	33.7	37.3	41.8	46.4	36.2	39.4	31.5	32.6	34.2	29.9
	6	41.5	46.7	51.9	58.5	65.2	50.3	54.8	43.7	46.7	47.5	41.4
	7	52.3	58.9	65.8	74.7	—	63.7	69.9	55.0	58.9	59.5	52.1
	8	61.9	70.1	78.9	—	—	76.2	—	65.2	70.1	—	61.7
<i>Y</i>		0	1204	1704	1469	544	1288	1758	1326	2194	2352	215

(Ивлев, 1955; Винберг, 1956; Тен, 1967; Ursin, 1967). В настоящем исследовании, опираясь на закономерности, полученные для отдельных особей или групп однородных особей, ставится задача изучения влияния кормовой базы на популяцию как на единый целостный объект, обладающий сложной структурой.

При моделировании популяции рыб входная величина кормовой базы изменялась по различным законам и наблюдались получаемые величины вылова при постоянных $f=70$ и $F=0.4$.

Популяция устанавливалась в определенное начальное состояние, т. е. для каждой из возрастных групп задавались свои численность (N_0) и средний вес особей (W_0). На вход системы подавалась изменяющаяся по времени величина кормовой базы и прослеживался вылов в течение 50 лет.

Рассмотрим случай, когда величина кормовой базы изменяется по синусоидальному закону:

$$S = \bar{S} + \frac{\alpha_S}{2} \sin \omega t;$$

$$\omega = \frac{2\pi}{T}, \quad (3.2.1)$$

где \bar{S} — среднее значение, α_S — амплитуда колебаний кормовой базы, T — период колебаний, принимается равным 4, 6, 8, 10, 16 годам. Выбор синусоидального закона изменения кормовой

базы основан на том, что в естественных условиях весьма распространены периодические процессы, например, связанные с циклами солнечной активности и т. п. Кроме того, синусоидальный закон — простейшая периодическая функция, и многие сложные периодические функции могут быть представлены совокупностью синусоид. На рис. 3.8 приведены результаты моделирования для $T=4$ и $T=8$ лет. Переходный процесс, который зависит от начального состояния, во всех случаях длится 9—15 лет. После этого устанавливаются сложные колебания с периодом T лет. На рис. 3.8 видно, что при $T=4$ годам максимумы величины кормовой базы и вылова часто совпадают ($t=22, 26, 34$), однако имеются и такие периоды колебания ($T=8$ лет), когда максимумы вылова и величины S

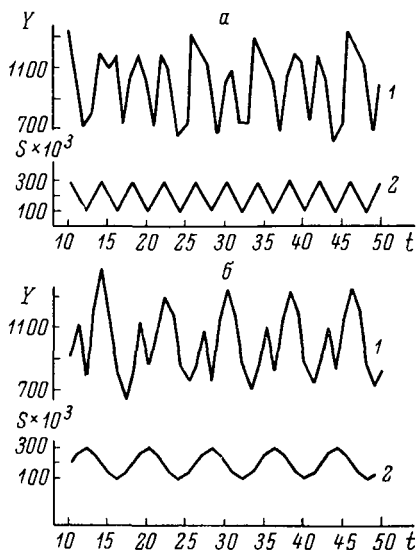


Рис. 3.8. Зависимость колебаний вылова (1) от колебаний во времени величины кормовой базы (2).

По оси абсцисс — время в годах; по оси ординат — вылов (Y) и величина кормовой базы (S); а — период колебаний кормовой базы 4 года; б — 8 лет.

не совпадают. При $T=8$ лет максимум вылова отстает от максимума корма на 2 года и всегда на максимум корма приходится минимум вылова ($t=12, 20, 28, 36$). Кроме указанных смещений по времени, на кривой вылова появляются локальные максимумы, хотя на кривой питания их нет, так как она представляет собой чистую синусоидальную функцию. Это можно объяснить тем, что величина кормовой базы не однозначно определяет вылов. На него свое влияние оказывают внутренние процессы и связи в самой системе, т. е. популяция является системой с памятью, по терминологии теории конечных автоматов.

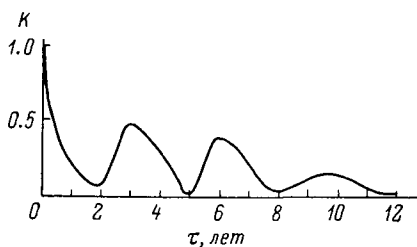


Рис. 3.9. Нормированная автокорреляционная функция выловов (K) при случайных некоррелированных колебаниях кормовой базы.

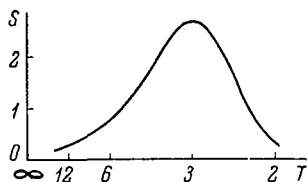


Рис. 3.10. Спектральная функция выловов (S) при случайных некоррелированных колебаниях кормовой базы.

На основании результатов моделирования можно сделать заключение, что далеко не всякое колебание кормовой базы будет повторяться в изменении биомассы популяции промысловой рыбы — это показано даже на весьма упрощенной модели; в реальных условиях эта зависимость еще сложнее. Чем больше период колебаний кормовой базы, тем более сложна структура колебаний вылова промысловой рыбы.

Рассмотрим другой крайний случай. Если в первом примере мы исследовали колебания кормовой базы как детерминированный периодический процесс, то теперь представим ее в виде случайной некоррелированной функции времени с нормальным распределением. Иными словами, здесь мы считаем, что на кормовую базу действует множество случайных факторов и состояние ее в данный год не зависит от состояния в предыдущие годы. В реальных условиях процессы изменения кормовой базы находятся где-то между этими двумя крайностями.

При подаче на вход модели величины кормовой базы в виде случайной некоррелированной функции на выходе получается случайная функция вылова. Для данной выходной последовательности была вычислена автокорреляционная функция, приведенная на рис. 3.9. Видно, что между уловами рыбы в различные моменты времени существует определенная вероятностная связь. В вылове

сильна периодическая составляющая, равная трем годам, хотя никаких регулярных изменений величины кормовой базы нет.

Для выходной последовательности была вычислена спектральная плотность — $S_p(\omega)$, которая характеризует степень влияния каждой из гармоник частоты ω в случайном процессе:

$$S_p(\omega) = \frac{1}{\pi} \int_0^{\infty} K(\tau) \cos \omega\tau d\tau, \quad (3.2.2)$$

где $K(\tau)$ — автокорреляционная функция.

Более подробно вопросы вероятностного исследования популяций и сообществ будут разобраны в разделе 7.3.

Результаты расчета представлены на рис. 3.10. Видно, что максимум спектральной плотности приходится на частоту $\omega = \frac{2}{3}\pi$, что соответствует периоду колебаний $T = 3$ года.

Приведенный результат показывает, что не всякое периодическое колебание выловов промысловой рыбы следует связывать с периодическими колебаниями кормовой базы. Характерно, что такое заключение получено на основе модельного эксперимента, в котором внешние связи популяции — естественная смертность, выживание икры и т. п., полагались неизменными во времени. На возможность существования автоколебаний численности популяции рыб указывали Риккер (Ricker, 1954) и Г. В. Никольский (1965), однако их результаты получены в предположении о постоянстве кормовой базы. В рассматриваемом же случае при $S = \text{const}$ вылов также не меняется во времени, и лишь случайные колебания величины кормовой базы приводят к появлению периодической составляющей в функции вылова.

Материал настоящего раздела показывает возможность и плодотворность приложения энергетического принципа к моделированию популяций рыб. Особенно ценным является этот метод при переходе к моделированию сообществ (раздел 7.3). Требование выполнения закона сохранения вещества и энергии существенно облегчает достижение сходства между моделью и оригиналом и позволяет избежать многих досадных ошибок.

МОДЕЛИ КОНКРЕТНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ

4.1. МОДЕЛЬ ПОПУЛЯЦИИ ОКУНЯ В ОЗ. ТЮЛЕНЬЕМ

Абстрактные модели популяций рыб, разобранные в предыдущей главе, явились необходимой теоретической подготовкой для перехода к моделированию конкретных объектов. Объектом моделирования в рассматриваемом примере явилась популяция окуня в оз. Тюленьем (Карельский перешеек). Основной причиной такого выбора послужило наличие данных о численности и возрастной структуре этой популяции, полученных прямым методом. Дело в том, что на многих озерах проводилось уничтожение малоценной рыбы при помощи яда — полихлорпинена (Бурмакин, 1961). Отравленная рыба полностью удалялась из озера и подвергалась учету и исследованию на половой и возрастной состав. Таким образом, в распоряжении исследователей оказались очень редкие в ихтиологии данные о численности и структуре популяции, полученные не косвенными, а прямыми методами, правда, ценой гибели самой популяции. Для создания математической модели популяции рыб, особенно для первой попытки такого рода применительно к конкретным условиям, подобные сведения очень важны в качестве практического критерия истинности модели. Иными словами, требовалось создать модель, которая могла бы прийти в такое же или почти такое же состояние, в котором находилась исследуемая популяция в момент отравления озера.

Исследуя состояние популяций окуня в озерах, обрабатываемых полихлорпиненом, Е. В. Бурмакин (1961) столкнулся с непонятным на первый взгляд явлением. В двух озерах Псковской области, населенных только окунем, был обнаружен своеобразный возрастной состав популяции этого вида — почти полное отсутствие годовиков и вместе с тем огромное численное преобладание

рыб в возрасте 3+, которые, например, в оз. Плавушем составляли 81% общей численности. Аналогичная картина распределения численности по возрастам в популяции окуня наблюдалась Е. В. Бурмакиным и Л. А. Жаковым (1961) в оз. Тюленьем, а также Г. П. Руденко (1963) на озерах Мочило и Чернышок.

Е. В. Бурмакин и Л. А. Жаков (1961) высказали предположение, что в тех озерах, где, кроме окуня, нет других рыб, возрастной состав популяции окуня приобретает описанный выше необычный вид под влиянием каннибализма. Старшие особи поедают младших, формируя тем самым одно или несколько поколений с сильно уменьшенной численностью. Когда эти малочисленные поколения достигают возраста, при котором каннибализм является единственным способом добывания пищи, пресс хищников на младшие возрастные группы существенно уменьшается и снова появляются условия для существования многочисленного поколения. Таким образом возникает циклическая смена многочисленных и малочисленных поколений с периодом порядка продолжительности жизни окуня. Именно проверка этой гипотезы и послужила первоначальным поводом к построению модели популяции окуня в виде кибернетической системы.

Однако, как отмечает Л. А. Жаков (1968а), не во всех окупных озерах наблюдалась структура популяции, подобная описанной. Например, в оз. Жемчужина распределение численности по возрастам было классически экспоненциальным. Наблюдались и промежуточные распределения между этими двумя крайними типами (озера Латва-Лямпи и Берестяное).

Л. А. Жаков (1968б) связывает тип структуры популяции окуня с обеспеченностью пищей отдельных возрастных групп. Из результатов многочисленных исследований по питанию окуня, обобщенных в работе А. Я. Базикаловой и И. К. Вилисовой (1959), следует, что окуни длиной до 10 см питаются преимущественно планктоном, при размерах 11—16 см потребляют в основном бентос, а при длине, превышающей 19—20 см, почти без исключения переходят на хищный способ питания. В тех озерах, где велико преобладание биомассы планктона над биомассой бентоса, окуням приходится раньше переходить к каннибализму, что, как будет показано ниже, ведет к флуктуации численности популяции, появлению возрастных структур, аналогичных обнаруженным в оз. Тюленьем.

Непосредственным прототипом для моделирования послужила популяция оз. Тюленьего, по которой имелся наиболее полный ихтиологический материал, собранный и обработанный Л. А. Жаковым (Жаков, 1960, 1964; Бурмакин, Жаков, 1961; Меншуткин, Жаков, 1964а). Это небольшое озеро (площадь 1.8 га) было населено исключительно окунем, никаких других представителей ихтиофауны в нем не найдено.

Анализ содержания желудков окуней, проведенный Л. А. Жаковым (Меншуткин, Жаков, 1964б), позволил, с какой-то степенью приближения, построить матрицы элективности питания окуня, которые приводятся в табл. 4. 1.

Таблица 4.1

Элективности питания окуня v_{ij}

	Индекс возрастной группы хищников								
	0	1	2	3	4	5	6	7	8
0	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.85}{1.00}$	$\frac{0.25}{1.00}$	$\frac{0.20}{0.80}$	$\frac{0.06}{0.70}$	$\frac{0.04}{0.60}$	$\frac{0.01}{0.50}$	$\frac{0.01}{0.30}$
1	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.15}{0}$	$\frac{0.75}{0}$	$\frac{0.80}{0.20}$	$\frac{0.32}{0.30}$	$\frac{0.11}{0.40}$	$\frac{0.05}{0.40}$	$\frac{0.02}{0.50}$
2	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.62}{0}$	$\frac{0.56}{0}$	$\frac{0.17}{0.10}$	$\frac{0.05}{0.20}$
3	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.29}{0}$	$\frac{0.52}{0}$	$\frac{0.13}{0}$
4	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.25}{0}$	$\frac{0.41}{0}$
5	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.38}{0}$

П р и м е ч а н и е. Числитель — первый вариант; знаменатель — второй.

Изучение темпа роста и других характеристик окуней в оз. Тюленьем, а также и в некоторых соседних водоемах Карельского перешейка, проведенное Л. А. Жаковым (1968а), позволило оценить рационы питания особей окуня различных возрастных групп. Им же были проведены подсчеты плодовитости самок окуня. Все эти характеристики, необходимые при построении модели, приведены в табл. 4.2.

Блок-схема модели популяции окуня представлена на рис. 4.1. Состояние системы определяется численностью рыб в 9 возрастных группах. Изменение численности рыб происходит в результате каннибализма, гибели от недостатка корма (этот фактор имеет существенное значение только для личинок и молоди в возрасте 0+), гибели от старости (для особей трех старших возрастных групп) и промысловой смертности. Ограниченность и колебания кормовой базы (планктон озера) учитывались в виде изменений вероятности гибели личинок и мальков от голодания. В моделировании процесса воспроизводства принималось во внимание изменение плодовитости с возрастом и смертность икры.

При построении модели популяции окуня наиболее сложной частью было моделирование процесса каннибализма, который

является частным случаем более общего экологического процесса взаимодействия типа «хищник—жертва». Здесь были применены представления и соотношения, выдвинутые в работах А. А. Шорыгина (1952) и В. С. Ивлева (1955) и изложенные в главе 2.

Модель популяции окуня (табл. 4.3) после обычных очисток ячеек суммирования (строки 7—9) включает в себя вычисление выражения, находящегося в знаменателе формулы (2.5.3) — это вспомогательная переменная SS (строки 11—12).

Цикл, расположенный в строчках от 14 до 23, имеет своим параметром индекс возрастной группы жертв (i). Внутренний оператор этого цикла включает цикл по возрастным группам хищников (j), в котором происходит вычисление реального распределения рациона по формуле (2.5.4). Там же определяется суммарное воздействие всех хищников на жертвы данного возраста i .

Вычисление трофоэкологического коэффициента для каждой группы жертв производит оператор, помещенный в строчке 21.

Вычисление вероятности гибели особи в результате каннибализма (строка 22) производится по формуле, несколько отличной от (2.5.8). Однако эта эмпирическая зависимость довольно близка по своему характеру к теоретическому соотношению, разобранным в главе 2.

Переход популяции из состояния в момент времени t в состояние, соответствующее моменту времени $t+1$, осуществляется оператором цикла (строки 24—30) аналогично тому, как это делалось в уже разобранных примерах.

Смертность икры (m_j) и молоди окуня ($p\phi_1$) вычисляется по эмпирическим соотношениям, в которые входит параметр N_k , описывающий продукционные возможности планктона в оз. Тюленьем (строки 33—35).

Исследование свойств модели необлавливаемой популяции окуня было начато с установления общего характера динамики численности моделируемой популяции.

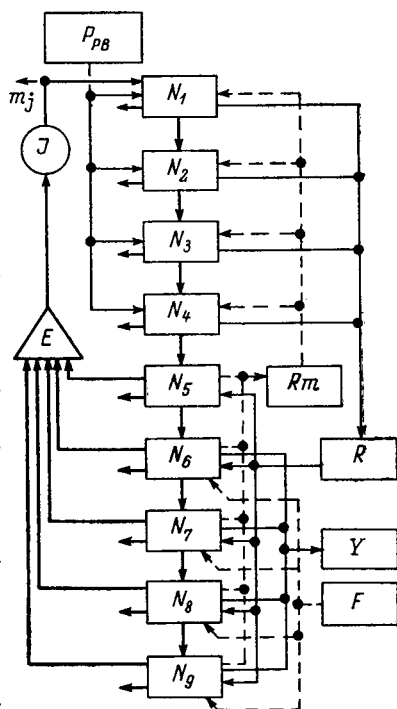


Рис. 4.1. Блок-схема модели популяции окуня в оз. Тюленьем.

Таблица 4.2

Характеристика популяции окуня оз. Тюленьего

Возрастная группа	Численность	Средний вес, г	Годовой максимальный рацион, г	Плодовитость самки, шт. икринок
0+	78	1.2	0	0
1+	264	11.2	0	0
2+	467	16.9	30	0
3+	1494	24.4	80	0
4+	528	30.4	120	2000
5+	194	47.0	332	3000
6+	133	65.0	360	4000
7+	19	87.0	440	5000
8+	4	140.0	1060	6000

Примечание. В годовом рационе учитывается только та часть пищи, которая получена путем каннибализма.

При первом варианте матрицы элективности питания система во всех случаях выходила на устойчивый замкнутый цикл, который на фазовой диаграмме изображается в виде замкнутого контура (рис. 4.2). Характерным свойством системы являлось то, что из любого начального состояния, кроме, конечно, случая нулевой численности всех возрастных групп, система неизменно приходила к одному и тому же циклу. Задавались самые различные начальные состояния, от нарочито пирамидальной структуры до структуры, включающей особей только возраста 0+, — результат был одним и тем же. Следовательно, свойства, характер поведения исследуемой системы не зависят от начального ее состояния и всецело определяются внешними воздействиями на популяцию и ее внутренними параметрами. Этот вывод был проверен на гораздо большем числе примеров, чем показано на рис. 4.2, во всех случаях примерно через 20—25 лет после начального состояния популяция выходила на устойчивый цикл. Переходный процесс от начального состояния к устойчивому циклу может иметь весьма причудливую траекторию на фазовой диаграмме.

Рассмотрим циклические изменения структуры необлавливаемой популяции (рис. 4.2) (Меншуткин, 1964а, 1964г). В состоянии минимальной численности (*a*) популяция складывается в основном из неполовозрелых особей, причем количество сеголеток относительно мало. Структура популяции имеет пирамидальный характер. В последующие годы (*b*, *в*) происходит увеличение численности особей младших возрастов за счет увеличения количества производителей. Одновременно намечается сокращение численности в возрастных группах 2+ и 3+, которое объясняется каннибализмом более старших особей. Этот провал наиболее характерен

для состояний максимальной численности популяции (z , ∂), где он приходится уже на возрастные группы 4+ и 5+. Достижение половозрелости в малочисленных возрастных группах обуславливает уменьшение количества сеголеток (e , $ж$). После гибели от

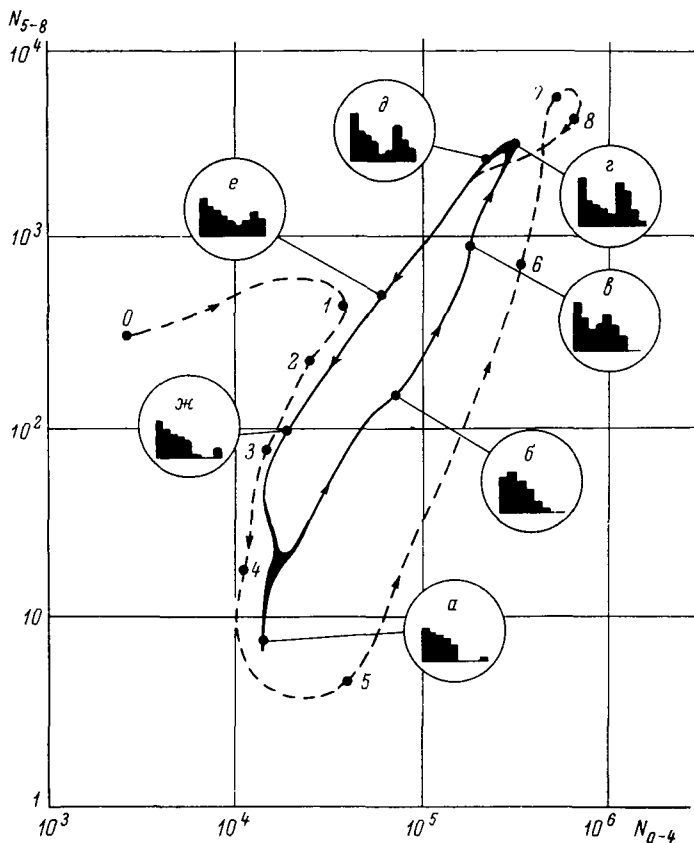


Рис. 4. 2. Фазовая диаграмма динамики популяции окуня.

По оси абсцисс — численность неполовозрелых особей; по оси ординат — половозрелых; сплошная линия — установившийся цикл; прерывистая линия — переходной процесс; а—ж — гистограммы возрастного состава популяции.

старости большого числа особей этих возрастных групп наступает состояние, близкое к состоянию (a), с которого началось рассмотрение цикла. Периодичность подобных колебаний структуры и численности популяции окуня составляет 6—8 лет.

От цикла к циклу характер колебаний численности несколько меняется. Иногда подавленной оказывается одна возрастная группа, иногда две соседние.

Моделирующий алгоритм популяции окуня в оз. Тюленьем

```

1 begin real array v, r [1:9, 1:9],
2   f, N, W, rm, SS, V, pX, pψ, σ, λ, e [1:9];
3   real Y, F, Nk, mj, J, z, ξ;
4   integer i, j, t, tm;
5   read (N, W, rm, F, f, pψ, Nk, mj, ξ, λ, σ, e, v, tm);
6   for t := 1 step 1 until tm do
7     begin J := Y := 0;
8       for i := 1 step 1 until 9 do
9         SS [i] := V [i] := 0;
10        for j := 1 step 1 until 9 do
11          for i := 1 step 1 until 9 do
12            SS [j] := SS [j] + v [j, i] × W [i] × N [i];
13          for i := 1 step 1 until 9 do
14            begin
15              for j := 1 step 1 until 9 do
16                begin if SS [j] = 0 then r [j, i] := 0
17                  else
18                    r [j, i] := rm [j] × N [j] × v [j, i] × W [i] × N [i] / SS [j];
19                    V [i] := V [i] + r [j, i]
20                  end;
21                z [i] := V [i] / (N [i] × W [i]);
22                pX [i] := z [i] × (1 - exp (-ξ/z [i]));
23              end;
24              for i := 9 step -1 until 2 do
25                begin
26                  Y := Y + N [i] × (1 - pX [i]) × (1 - pψ [i]) × f [i] × F;
27                  J := J + N [i] × e [i] × λ [i] × σ [i];
28                  N [i] := N [i - 1] × (1 - pX [i - 1]) × (1 - pψ [i - 1]) ×
29                    (1 - f [i] × F);
30                end;
31                N [1] := J × (1 - mj);
32                if N [1] ≤ Nk then pψ [1] := 0 else
33                  pψ [1] := 1 - Nk / N [1] + exp (-0.23110 - 3 × (N [1] - Nk))
34                    - exp (-0.13210 - 3 × (N [1] - Nk));
35                N [1] := N [1] × (1 - pψ [1]);
36                print (N, Y)
37              end
38            end

```

Теперь перейдем к исследованию влияния отдельных параметров популяции на характер ее поведения.

Увеличение максимальных рационов приводит к более сильной обратной связи в системе, следствием чего является резкое колебание численности и в отдельных случаях полное уничтожение подавленных поколений. Наоборот, при уменьшении рационов популяция испытывает все меньшие колебания численности и в пределе ее структура стремится к устойчивой пирамидальной форме.

Напомним, что под рационами мы понимаем только рационы, относящиеся к хищному способу питания. На основании этого результата, полученного первоначально на модели, Л. А. Жаков (1968а) выделил различные типы структур популяций окуня,

о которых говорилось выше. С увеличением обеспеченности кормом (планктоном и бентосом) интенсивность каннибализма падает, флуктуации численности уменьшаются и возрастная структура приближается к экспоненциальной, как это наблюдалось в оз. Жемчужина.

Изменение обеспеченности пищей младших возрастных групп популяции окуня (параметр Nk) влияет главным образом на абсолютный уровень численности популяции. Характер колебания возрастной структуры популяции почти не меняется.

При $Nk=10^5$ средняя численность составляла $1.37 \cdot 10^6$, при $Nk=10^4$ — уже $0.14 \cdot 10^6$, а при $Nk=10^3$ — только $0.027 \cdot 10^6$. Это показывает, что в рассматриваемой популяции «узким местом» является выживание сеголеток, которое определяется кормовыми возможностями водоема.

Выявленное свойство модели популяции окуня в известной мере подтверждает соображения и выводы Т. Ф. Дементьевой (1953) о «значении решающего фактора в свете годовых и многолетних колебаний численности популяции». Действительно, если задать изменение Nk во времени по какому-то определенному закону, то численность популяции повторит эти изменения с известными искажениями.

Изменение вероятности гибели икры m_j сдвигает фазовую диаграмму вдоль оси младших возрастных групп, но почти не влияет на численность половозрелой части популяции. Увеличение вероятности гибели икры уменьшает численность неполовозрелой части популяции и усиливает контраст между подавленными и неподавленными поколениями.

Этот результат хорошо согласуется с экспериментальными данными, полученными Л. А. Жаковым (1968а) на оз. Латва-Лямпи. Из этого озера в течение трех лет искусственным способом изымались почти все кладки икры окуня, иными словами, резко увеличивалась смертность икры. Однако, как показал последующий учет окуня в этом озере, численность половозрелой части популяции почти не изменилась по сравнению с состоянием до искусственного удаления кладок.

Все сказанное выше относится к модели с матрицей элективности питания первого варианта. Если перейти к матрице элективности второго варианта (табл. 4.2), т. е. сместить спектр питания в сторону уменьшения хищности, то циклические колебания системы вырождаются в точку и популяция приобретает устойчивую возрастную структуру. Иными словами, питание особей старших возрастных групп в основном за счет сеголеток и в меньшей степени за счет годовиков и двухлеток ведет к прекращению флуктуаций численности и появлению пирамидальных возрастных структур. Распределение численности по возрастам, сходное с полученным на модели при этом варианте матрицы элективности

питания, было получено Л. А. Жаковым (1968а) в озерах Херя-Ярви и Берестяном.

Интересно отметить, что при матрице элективности питания, занимающей промежуточное положение между первым и вторым вариантом, характер динамики численности зависит от вероятности гибели икры. Так, при m_j выше 0.995 появляются колебания структуры и численности популяции окуня, а при смертности икры более низкой, чем $m_j=0.995$, система приходит к единственному состоянию.

Перейдем к соотношению свойств модели и популяции окуня в оз. Тюленьем. Как видно из приведенного выше материала (рис. 4.2), хотя состояния системы качественно и напоминают структуру популяции окуня в момент отравления озера, но все же достаточно далеки от нее. Необходимо уточнить параметры модели. Для этого применялась вспомогательная программа, которая осуществляла изменение параметров системы методом сплошного перебора таким образом, чтобы свести к минимуму величину функционала:

$$\Delta = \sum_{i=1}^9 (N_i^{\text{действ}} - N_i^{\text{мод}})^2, \quad (4.1.1)$$

где $N_i^{\text{действ}}$ — численность i -й возрастной группы по наблюдениям в оз. Тюленьем, $N_i^{\text{мод}}$ — численность i -й возрастной группы, полученная в результате исследования модели.

Изменению подвергались те параметры модели, которые были определены с наименьшей точностью: максимальный рацион (rm), смертность икры (m_j) и коэффициент Nk . Результат такого подбора параметров приведен ниже:

i	1	2	3	4	5	6	7	8	9
$N_i^{\text{действ}}$	78	264	497	1494	528	194	133	19	4
$N_i^{\text{мод}}$	50	101	452	1781	803	242	91	10	23

Разумеется, полного совпадения между состоянием модели и реальной популяции не получилось, для этого шаг изменения параметров был слишком груб, да и в самой модели, возможно, был целый ряд неточностей. Однако важно подчеркнуть принципиальную возможность уточнения таких параметров модели, которые или очень трудно, или даже вовсе невозможно измерить на реальной популяции рыбы, например смертность икры и мальков, максимальные рационы и т. п.

Перейдем к исследованию влияния рыболовства на динамику численности рассматриваемой популяции. В этом случае начальное состояние принималось не произвольным, а таким, каким оно устанавливается в результате естественного развития популяции без воздействия рыболовства в течение достаточного периода времени (принималось 100 лет, что можно считать даже излишне

продолжительным). Улов рыбы осреднялся за 32 года с одинаковой интенсивностью (F).

Всего было установлено 9 градаций интенсивности рыболовства при 7 размерах ячеек сетей. Сплошным перебором подсчитывались уловы при всех возможных комбинациях F и размера ячейки. Условимся размер ячейки выражать через возраст окуня, для которого сеть с данной ячейкой является наиболее уловистой. Естественно, что подобное соотношение имеет смысл при постоянстве зависимости линейных размеров рыбы от возраста.

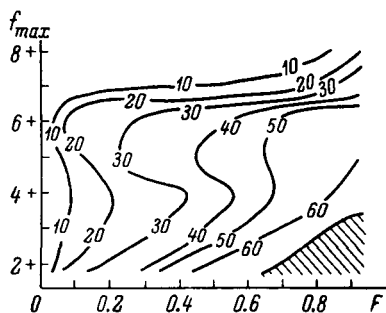


Рис. 4.3. Изоплетная диаграмма выловов окуня при интенсивном каннибализме.

По оси абсцисс — интенсивность промысла; по оси ординат — селективность орудий лова, выраженная в виде символа наиболее облавливаемой возрастной группы популяции; штриховкой отмечена область, в которой невозможно существование популяции.

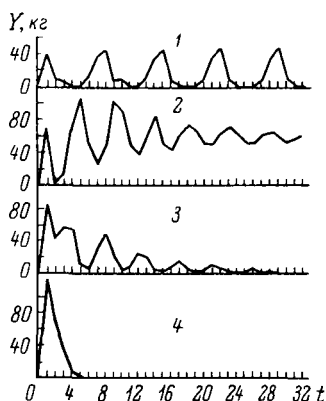


Рис. 4.4. Изменение выловов окуня во времени.

По оси абсцисс — время в годах; по оси ординат — вылов в кг. Соответствие ячеек сети размеру окуня: 1 — в возрасте 7+, 2 — в возрасте 5+, 3 — в возрасте 2+ при $F=0.7$, 4 — в возрасте 2+ при $F=0.9$.

Результаты расчета среднегодовых выловов приведены на диаграмме (рис. 4.3). В правом нижнем углу диаграммы штриховкой отмечены такие режимы эксплуатации популяции, при которых последняя становится неустойчивой и происходит полное уничтожение рыбных запасов. Например, в крайнем исследованном случае ($F=0.9$, сеть 2+) вылов становится равным нулю через 5 лет после начала рыболовства (рис. 4.4). При меньшей интенсивности вылова процесс уничтожения популяции растягивается до 25 лет ($F=0.7$, сеть 2+). Такие режимы воздействия на популяцию можно с полным основанием считать запретными.

Максимальные выловы отмечаются при использовании сетей (4+) и $F=0.9$. Это соответствует преимущественному вылову особей, отнерестовавших один раз. Близок к рассмотренному режиму вылов при применении ячеек (3+) и $F=0.8$, т. е. при существенном облове неполовозрелой части популяции. Объясняется

такое положение тем, что сильный каннибализм делает невыгодным присутствие в популяции крупных особей старших возрастов, которые наносят больше вреда своим хищничеством, чем пользы в смысле увеличения весового вылова.

Характерно, что уловы претерпевают периодические колебания от года к году (рис. 4. 4). Период этих колебаний при применении сетей (2+), (3+) и (4+) составляет 4 года, при сетях (5+) — 5 лет, (6+) — 6 лет и т. д. Объясняется это тем, что интенсивный вылов подрывает доминирующее поколение и дает возможность на следующий год зародиться новому доминирующему поколению. Периодичности менее 4 лет

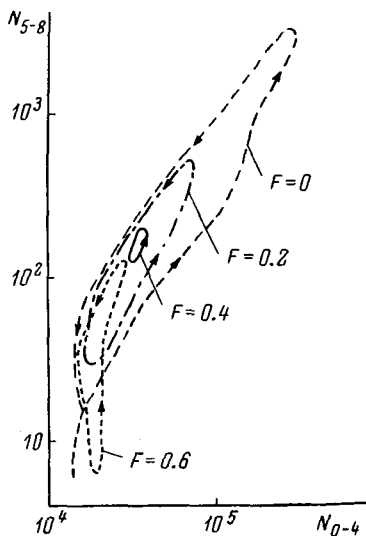


Рис. 4.5. Фазовая диаграмма динамики популяции окуня при различных интенсивностях промысла (F) и ячее сети, соответствующей размеру рыбы в возрасте 2+.

Обозначение осей координат такое же, что на рис. 4.2.

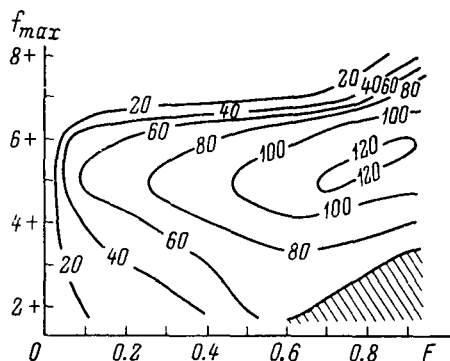


Рис. 4.6. Изоплетная диаграмма выловов окуня при ослабленном каннибализме (второй вариант матрицы элективности питания).

Обозначения те же, что на рис. 4.3.

быть не может, так как по условиям задачи окунь достигает половой зрелости именно к 4 годам. Иными словами, задержка в линии обратной связи системы бывает не менее 4 лет.

При больших интенсивностях рыболовства, связанных со значительными выловами, их колебания во времени довольно быстро затухают, например при сети (5+), $F=0.9$ (рис. 4. 4). Уменьшение колебаний уловов обусловлено уменьшением колебаний численности популяции, что видно на фазовой диаграмме (рис. 4. 5). Для сети (5+) процесс уменьшения колебаний численности продолжается до самых больших интенсивностей рыболовства, для сети же (2+) аналогичный процесс имеет место лишь до $F=0.4$.

При дальнейшем возрастании интенсивности лова появляются предвестники подрыва рыбных запасов — вытягивание изображения цикла в сторону малой численности половозрелых особей на фазовой диаграмме. Этот процесс продолжается до режимов, ведущих к полному уничтожению популяции при $F=0.7$ и выше.

Несколько иначе реагирует на рыболовство популяция окуня при уменьшенной хищности особей старших возрастных групп (второй вариант матрицы элективности, табл. 4. 1). Как уже указывалось выше, для необлавливаемой популяции система в этом случае имеет одно устойчивое состояние. При введении промысловой смертности характер поведения популяции не меняется. Изоплетная диаграмма выловов (рис. 4. 6) показывает, что абсолютная величина выловов существенно повысилась по сравнению с первым вариантом (рис. 4. 3). Это вполне понятно, так как часть рыбы, которая раньше становилась жертвой особей старших возрастных групп, теперь может войти в состав улова.

Как и в первом варианте, в рассматриваемом примере имеются запретные режимы рыболовства, ведущие к полному прекращению существования популяции.

Максимальные уловы приходятся на сеть (6+) при интенсивности вылова $F=0.9$. Отметим, что для флуктуирующей популяции на эту же величину ячеи сети получались относительные максимумы уловов.

Диаграмма на рис. 4. 6 похожа в общих чертах на аналогичную диаграмму для камбалы, приведенную в работе Бивертон и Холта (Beverton, Holt, 1957). Это не удивительно, так как Бивертон и Холт исследовали только популяции, стационарные во времени. В отличие от разбираемого примера они моделировали воздействие отцеживающих орудий лова и принимали коэффициент естественной смертности постоянным для всех возрастных групп, но, очевидно, эти факторы мало влияют на принципиальную картину диаграммы уловов.

Аналогичные результаты, полученные при моделировании приблизительно сходных популяций, но при совершенно различных методах моделирования, говорят лишь о том, что в обоих случаях удалось отобразить в модели одинаковые существенные черты популяции. Однако схема Бивертон и Холта бессильна при анализе флуктуирующих во времени популяций, а, как было показано выше, в этом случае характер зависимости между размером ячеи, интенсивностью рыболовства и средним выловом может быть совсем иной, чем для стационарной во времени популяции.

Временной ход уловов в случае нефлуктуирующей популяции характерен тем, что после начала рыболовства они испытывают некоторые колебания (улов в отдельные годы может вдвое превосходить средний), но по прошествии примерно 10 лет с начала

рыболовства численность популяции и величины уловов выходят к равновесному состоянию.

Характерно, что при применении сетей, вылавливающих особей старших возрастов (например, 6+), общая численность популяции не уменьшается, а увеличивается по сравнению с необлавливаемым состоянием. Это объясняется ослаблением каннибализма при вылове старших особей. При использовании сетей, вылавливающих в основном особей младших возрастных групп, происходит сокращение общей численности популяции.

Напомним, что при построении диаграмм, изображенных на рис. 4.3 и рис. 4.6, использовалось предположение о постоянстве интенсивности рыболовства и ячеи сети в течение всех лет, за которые брался осредненный улов. Однако из этого не следует, что эксплуатация флуктуирующей популяции при таком воздействии на нее будет наилучшей с точки зрения получения максимальных уловов в течение длительного времени. Построение оптимального плана рыболовства, изменяющегося от года к году, в наибольшей мере интересует рыбопромысловую практику. Нахождение оптимума при измененном воздействии на популяцию представляет, таким образом, лишь частный случай более общей и практически более важной задачи об оптимальном процессе рыболовства.

4.2. МОДЕЛЬ ПОПУЛЯЦИИ КРАСНОЙ, НЕРЕСТУЮЩЕЙ В ОЗ. КУРИЛЬСКОМ

Перейдем к разбору модели популяции красной или нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb.) р. Озерной, которая является наиболее крупным стадом красной западного побережья Камчатского полуострова. Нерест красной этого стада происходит в оз. Курильском, там же обитает молодь красной в первые годы жизни до ската в море.

Биология и динамика численности стада озерновской красной достаточно подробно описаны в литературе (Крохин, Крогиус, 1937; Крохин, 1959; Крогиус, 1961а, 1965, 1967; Семко, 1961; Егорова и др., 1961; Егорова, 1964).

Поскольку в общей численности всех стад лососей советского Дальнего Востока популяция озерновской красной составляет значительную часть, изучение динамики численности, прогнозирование и выбор оптимальных режимов эксплуатации этой популяции является актуальным вопросом, особенно в связи с работой Советско-Японской комиссии по рыболовству в северо-западной части Тихого океана (Моисеев, 1964). С другой стороны, стадо озерновской красной — удобный объект для моделирования (Меншуткин, 1967а; Меншуткин, Кисляков, 1968б), поскольку для него имеется достаточно длинный ряд количественных измерений

прохода на нерест и одновременно с этим данные о размерах и составе не только берегового, но и морского вылова рыб этого стада.

Блок-схема модели популяции озерной красной приведена на рис. 4. 7. Количество рыбы будем измерять в миллионах штук. Вес рыбы предполагается зависящим только от возраста и от числа лет, проведенных красной в озере.

Нерестующая в оз. Курильском красная (E) откладывает икру. Во время нереста в результате перекапывания гнезд при ограниченной площади нерестилищ, а также из-за выедания икры хищниками и от других причин часть икры гибнет. Эмпирическое соотношение между численностью нерестового стада и выживаемостью икры ($mj1$) может быть установлено по материалам упомянутых выше исследований. При перезимовке также выживает не вся икра ($mj2$), а часть ее гибнет из-за промерзания и от иных причин.

Озерный, или пресноводный, период жизни красной представлен в данном случае тремя возрастными группами (N_0 , N_1 и N_{23}). Первая цифра индекса обозначает полное число лет жизни особей (в дальнейшем i), начиная с момента выклева из икринки, а вторая цифра индекса (в дальнейшем j) — число лет, которое проведено или будет проведено особями данной возрастной группы в озере.

Во время жизни в озере молодь красной подвергается воздействию хищников, а также может гибнуть и от других причин, что описывается коэффициентами естественной смертности (m_0 , m_1 и m_{23}). Скот в море молоди красной происходит как в возрасте $2+$, так и в возрасте $3+$. Соотношение числа скатившихся особей в возрасте $2+$ и числа оставшихся в озере определяется коэффициентом g .

В морской период жизни популяция озерной красной разделяется на две ветви — особей, проведенных в озере два и три года. Переход из каждой возрастной группы морского периода жизни красной в следующую возрастную группу сопровождается естественной смертностью (коэффициент $p\psi_{i,j}$), воздействием морского промысла (коэффициент $r\psi_{i,j}$) и уходом части рыб на нерест (коэффициент $e_{i,j}$). Из выловов по отдельным возрастным группам

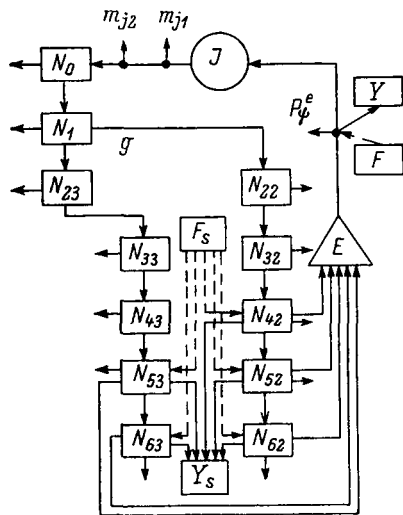


Рис. 4. 7. Блок-схема модели озерной красной.

(Y_{mij}) складывается общий морской вылов (Y_m) данного года. Суммарная численность красной, идущей на нерест (E), также складывается из отдельных величин (E_{ij}) по соответствующим возрастным группам.

Во время захода в р. Озерную красная облавливается береговым промыслом, который считается неселективным (коэффициент $p\varphi_s$ одинаков для всех групп рыбы, идущей на нерест). Кроме того, идущая на нерест красная гибнет от воздействия нерпы и других хищников (коэффициент $p\psi_s$).

Программа, реализующая модель озерновской красной на ЭВМ, приведена в виде алгоритма, записанного на языке АЛГОЛ-60 (табл. 4. 4).

Таблица 4.4

Моделирующий алгоритм популяции красной оз. Курильского

```

1 begin real array N, E, Y, W, pψ, pφ, e [2:6, 2:3];
2   real N0, N1, Ym, Ys, Es, J, m0, m1, pφs,
3     g, λ, σ, mj1, mj2, pψs;
4   integer i, j, t, tm;
5   read (N0, N1, N, pψ, pφ, e, m0, m1, pψs, g, λ, σ, pφs, tm, W);
6   for t := 1 step 1 until tm do
7     begin Es := Ym := Ys := 0;
8     for i := 6 step -1 until 3 do
9       for j := 2 step 1 until 3 do
10        begin
11          Y[i, j] := N[i, j] × (1 - pψ[i, j]) × pφ[i, j];
12          E[i, j] := N[i, j] × e[i, j] ×
13            (1 - pψ[i, j]) × (1 - pφ[i, j]);
14          N[i, j] := N[i - 1, j] × (1 - pψ[i - 1, j]) ×
15            (1 - pφ[i - 1, j]) × (1 - e[i - 1, j]);
16          Ym := Ym + Y[i, j] × W[i, j];
17          Ys := Ys + E[i, j] × pφs × W[i, j] × (1 - pψs);
18          Es := Es + E[i, j] × (1 - pφs) × (1 - pψs)
19        end;
20      N[2, 2] := N1 × (1 - m1) × g;
21      N[2, 3] := N1 × (1 - m1) × (1 - g);
22      N1 := N0 × (1 - m0);
23      if Es < 1.75 then
24        mj1 := exp(-0.447 - 0.78210 - 6 × Es) else
25        mj1 := exp(-1.61 - 0.12410 - 6 × Es);
26      J := Es × λ × σ × mj1;
27      if J < 200 then mj2 := 0.95 else
28      if J < 600 then
29        mj2 := exp(0.177 - 1.0410 - 9 × J) else
30        mj2 := 0.64;
31      N0 := J × mj2;
32      print (N0, N1, N, E, Y, Ym, Ys);
33    end
34 end

```

Модель озерновской красной использовалась для приведения методики промыслового прогнозирования в вид, допускающий использование вычислительной техники (Крогиус, 1967; Меншуткин, 1969б).

Первый этап прогноза заключается в определении параметров модели по имеющимся количественным данным о выловах и проходах на нерест озерновской красной. Наиболее неопределенными параметрами модели являются коэффициенты естественной смертности в море и в озере. Для смертности в море имеются сведения о пределах изменения этой величины (Parker, 1962), и поэтому расчет велся для нескольких величин, лежащих в этом диапазоне.

Смертность красной в озере существенно менялась от года к году и определялась непосредственно для каждого момента времени функционирования модели. При этом модель работала как бы в режиме обращенного времени — причины следовали за следствиями, жизненный цикл рыбы начинался с полного исчезновения самой старшей возрастной группы (6_2+ и 6_3+) и завершался выходом мальков из икры.

При заданной величине коэффициента естественной смертности в море и известных значениях выловов (Y) и проходов на нерест (E) восстанавливаются численности всех морских возрастных групп красной для всех лет, за которые имеются сведения о выловах.

С другой стороны, для тех же поколений, для которых оказались определенными численности особей в возрастных группах, находится количество выживших личинок (NO) по известному числу производителей (E).

Сопоставляя величины численности скатившейся молодежи и выживших икринок, можно оценить коэффициенты смертности красной в пресноводный период ее жизни (m_0, m_1). Именно в этот период жизни красной предполагается наиболее существенное воздействие на численность популяции переменных внешних условий, поэтому величина естественной смертности в озере рассматривается в дальнейшем как случайная функция времени (Пугачев; 1957; Левин, 1960).

Попутно с определением численности рыб в отдельных возрастных группах производится вычисление интенсивности и селективности промысла ($p\varphi$) и доли рыб, идущих на нерест (e), относительно общего числа оставшихся после воздействия морского промысла для каждой возрастной группы. Устанавливается величина интенсивности прибрежного промысла ($p\varphi s$), которая понимается как отношение числа выловленных рыб к общему числу особей озерновской красной, подошедших к берегам Камчатки. Определению подлежит также коэффициент ската (g).

Второй этап — это прогноз состояния популяции на следующий год. Он базируется на довольно произвольных предположениях. Численность возрастной группы 6_2+ (N_{62}) в следующем году полагается равной среднему многолетнему значению за весь период интенсивного морского промысла. Интенсивность и селективность промысла считаются не изменившимися с прошлого года. Коэффициент ската (g) принимается постоянным и сохраняю-

щим свое среднее значение, определенное по данным начиная с 1941 г.

На третьем этапе — долгосрочном прогнозе — модель работает в режиме нормального течения времени, так как все параметры уже определены на предыдущих этапах.

Третий этап начинается с линейной экстраполяции случайного процесса (Алехин, 1963) зависимости естественной смертности красной в озере от времени. Сущность расчета, в основе которого лежит метод наименьших квадратов, сводится к нахождению коэффициентов (x) в эмпирической зависимости:

$$m_t = x_1 m_{t-1} + x_2 m_{t-2} + \dots + x_n m_{t-n}. \quad (4.2.1)$$

Коэффициенты x_i определяются через значения корреляционной функции случайного процесса и в нашем случае могут быть найдены в результате решения системы линейных уравнений:

$$\left. \begin{aligned} a_{11}x_1 + a_{12}x_2 + \dots + a_{1n}x_n &= a_{1(n+1)} \\ a_{21}x_1 + a_{22}x_2 + \dots + a_{2n}x_n &= a_{2(n+1)} \\ \dots & \\ a_{n1}x_1 + a_{n2}x_2 + \dots + a_{nn}x_n &= a_{n(n+1)} \end{aligned} \right\} \quad (4.2.2)$$

Коэффициенты и свободные члены этой системы определяются по соотношению

$$a_{ij} = \sum_{k=0}^{l-n} m_{i-k} m_{j-k}, \quad (4.2.3)$$

где l — число членов ряда значений случайной функции, которые имеются в распоряжении. В примере озерновской красной $l=20$, что довольно мало для надежного прогнозирования.

После построения формулы (4.2.1) все исходные данные для работы модели подготовлены. Прогнозирование по описанному методу дает более или менее удовлетворительные результаты только на первые два-три года, дальнейшее же прогнозирование становится бессмысленным из-за грубости многочисленных допущений. Но вся привлекательность применения моделей, реализованных на ЭВМ, заключается в том, что появляется возможность объективной оценки влияния тех или иных параметров на точность прогноза, а следовательно, и возможность непрерывного улучшения и совершенствования модели и уточнения ее параметров и связей с внешней средой. Предлагаемый подход к прогнозированию динамики численности озерновской красной является по существу не более чем приложением к идеям Г. Н. Монастырского (1952) и Т. Ф. Дементьевой (1953) современного аппарата кибернетики и вычислительной техники на основе фактического материала и исследований, проведенных сотрудниками Камчатского отделения ТИПРО.

Модель исследовалась в установившемся режиме, т. е. в таких условиях, когда начальное состояние уже не влияет на функционирование системы. Прежде чем изучать непосредственно влияние промысла на состояние стада красной, целесообразно было выяснить степень воздействия отдельных параметров модели на положение ее устойчивого состояния, а также на выходные величины системы — выловы красной морским (Y_m) и прибрежным (Y_s) промыслами. Подобное исследование можно интерпретировать как решение вопроса о том, насколько ошибка в определении какого-либо параметра искажает правильное установление наиболее интересной для практики величины — вылова озерновской красной.

Результаты исследования осреднялись за период работы модели в течение 64 лет. Оказалось, например, что для того, чтобы сделать прогноз вылова красной прибрежным промыслом с точностью $\pm 10\%$, необходимо располагать сведениями о смертности красной в море с точностью $\pm 2\%$. Изменения величины оценки вылова при изменении некоторых параметров модели приведены в табл. 4.5.

Таблица 4.5

Влияние точности определения параметров модели озерновской красной на величину оценки вылова прибрежным промыслом

Величина, изменяемая на $\pm 10\%$	Изменение величины вылова, %
Коэффициент естественной смертности в море ($p\psi$)	± 53
Коэффициент естественной смертности в озере (mO)	± 45
Средняя плодовитость самок красной (λ)	± 27
Степень половозрелости (e)	± 13
Коэффициент ската (g)	± 8

Полученные результаты говорят о том, что при такой невысокой, а во многих случаях и неопределенной степени точности исходных данных, которая имеет место в случае озерновской красной, сведения, получаемые при прогнозировании и исследовании модели, могут иметь лишь ориентировочный характер.

В табл. 4.5 приведены лишь средние значения отклонений для определенного состояния популяции. При более детальном рассмотрении характеристик отдельных параметров можно выявить существенную нелинейность их влияния на величину суммарного вылова. Например, увеличение плодовитости самок красной вызывает рост вылова на меньшую величину, чем соответствующее падение числа выловленных рыб при таком же по величине уменьшении плодовитости и прочих равных условиях.

Модель озерновской красной позволяет подойти с количественной стороны к практически важному вопросу о соотношении мор-

ского и прибрежного промыслов. Подобный вопрос уже разбирался Дои (Doi, 1962a) на примере популяции горбуши. При этом Дои воспользовался моделью Бивертон и Холта (Beverton, Holt, 1957), рассмотренной в главе 1, а также элементами модели Риккера (Ricker, 1954). Ввиду простой структуры популяции горбуши удалось получить расчетные формулы и численное решение при различных параметрах популяции. Для озерновской красной подобный подход весьма неудобен из-за сложной структуры популяции, поэтому весьма эффективным и целесообразным становится использование модели, реализованной на ЭВМ.

Рассмотрим влияние интенсивностей прибрежного ($p\psi$) и морского ($r\phi$) промыслов на состоянии популяции озерновской красной и на вылов этой рыбы. На рис. 4. 8 изображена изоплетная диаграмма выловов для установившихся режимов рыболовства. Оптимальная интенсивность прибрежного промысла при полном отсутствии морского промысла приходится на значения около $r\phi=0.7$, причем вылов составляет примерно 1.8 млн. экз. красной в год при пропуске на нерест около 1 млн производителей (рис. 4. 9). Если предположить, что осуществляется только морской промысел красной и вся идущая на нерест рыба пропускается в озеро, то оптимальная интенсивность промысла относительно особей возраста 6_3+ , 5_2+ составит $r\phi=0.75$ при среднем суммарном вылове в 1.9 млн экз. и при пропуске на нерест около 1 млн. экз.

Совместное воздействие морского и прибрежного промыслов с интенсивностями $r\psi = 0.7$ и $r\phi = 0.75$ приведет к существенному подрыву запасов озерновской красной. При этом проход на нерест составит только около 10 тыс. экз., такого же порядка будут и выловы морским и прибрежным промыслом. Оптимальные режимы, соответствующие такому условию, будут $r\psi = 0.55$ и $r\psi = 0.35$. При этом выловы красной морским и прибрежным промыслами должны составлять по 1 млн. экз., а пропуск на нерест также близок к величине в 1 млн производителей. Характерно, что во всех случаях эксплуатации стада озерновской красной оптимальным условиям промысла соответствует пропуск на нерест около 1 млн производителей.

Указанные соотношения получены при величине естественной смертности красной в море $r\psi = 0.32$ за год (Parke, 1963). По данным Риккера (Ricker, 1962), естественная смертность красной в море несколько выше ($r\psi = 0.46$ за год), при таком значении этого параметра оптимальные режимы морского и прибрежного промыслов при условии соблюдения равенства выловов снижаются до $r\psi = 0.25$ и $r\psi = 0.4$. Этому случаю соответствуют величины выловов по 300 тыс. экз. красной и пропуск на нерест несколько более чем 450 тыс. производителей. Однако величину естественной смертности красной в море, полученную Риккером, следует считать для условий озерновской красной завышенной или во всяком случае несогласованной с данными по выживанию

икры и смертностью в озере, принятыми в модели, так как в противном случае невозможно объяснить высокие проходы на нерест, наблюдавшиеся в 1945 и 1949 гг.

Если договориться считать оптимальным режимом эксплуатации стада озерной красной такое соотношение интенсивностей

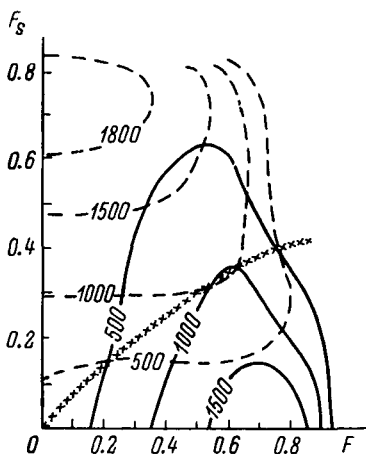


Рис. 4.8. Изоплетная диаграмма выловов озерной красной.

По оси абсцисс — интенсивность прибрежного промысла; по оси ординат — интенсивность морского промысла; сплошные линии — выловы прибрежным промыслом; прерывистые линии — морским в тыс. экз.; крестики — состоянии равных выловов морским и прибрежным промыслами.

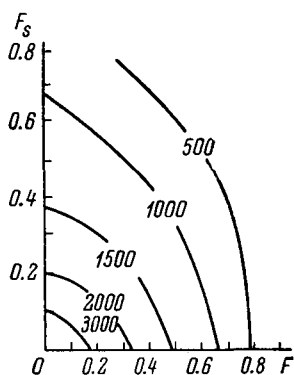


Рис. 4.9. Зависимость пропуска на нерест производителей озерной красной (в тыс. экз.) от интенсивности прибрежного и морского промыслов.

Обозначение осей координат то же, что на рис. 4.8.

морского и прибрежного промыслов, которое обеспечивает получение максимального суммарного вылова без различия того, каким способом поймана рыба, то картина существенно изменяется. Так, при естественной смертности в море $r\psi=0.32$ сочетание морского промысла с интенсивностью $r\psi=0.7$ и прибрежного с интенсивностью $r\psi_s=0.2$ дает возможность получить суммарный вылов в 2.2 млн экз. красной в год, причем на долю прибрежного промысла приходится только 15% выловленной рыбы. В случае более высокой естественной смертности красной в море становится выгодным полностью отказаться от прибрежного промысла, а при пониженной естественной смертности доля вылова красной прибрежным промыслом должна возрастать. Естественно, что при этих расчетах не принимались во внимание экономические факторы, которые существенным образом могут повлиять на решение задачи об оптимальных режимах рыболовства.

Оценивая числовые данные, полученные при исследовании модели стада озерновской красной, необходимо учитывать приближенность и упрощенность ее структуры. Например, в модели совершенно не учитываются возможные изменения темпа роста у особей различных поколений, а коэффициенты смертности, ската и половозрелости приняты постоянными во времени. Поэтому можно использовать данную модель только для выявления тенденций или для оценки средних величин, что и сделано в настоящей работе. Численные значения параметров, применяемые в модели, должны быть определены с достаточной степенью достоверности, так как без этого невозможно использование модели для получения практических выводов и рекомендаций, включающих в себя числовые величины. К сожалению, точность определения многих экологических характеристик озерновской красной (как и других промысловых рыб) или неопределенна, или недостаточна для перехода от выяснения на модели качественных закономерностей к разработке конкретных практических рекомендаций.

Тем не менее построение и исследование хотя бы даже очень приближенных моделей позволяет объективно оценить роль отдельных факторов, влияющих на состояние популяции промысловой рыбы и размеры выловов, а также проследить характерные зависимости в изменении этих величин для конкретного стада.

МОДЕЛИ ПОПУЛЯЦИЙ ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

5.1. МОДЕЛЬ ПОПУЛЯЦИИ С КОРОТКИМ ПЕРИОДОМ
РАЗМНОЖЕНИЯ

В предыдущих главах разбирались модели популяций рыб, кормовая база которых фигурировала как входная величина. Для перехода к моделированию сообществ водных животных, содержащих в себе популяции зоопланктона или бентоса, необходимо рассмотреть особенности этих популяций с точки зрения построения их математических моделей.

При моделировании сообществ промысловых рыб надо учитывать продуктивность популяций зоопланктона и бентоса, которые рассматриваются как кормовая база (Боруцкий, 1960, 1961). Иными словами, популяции зоопланктона или бентоса — своеобразные передатчики, трансформаторы энергии от низших трофических уровней к высшим.

Для случая дискретного представления времени выражения для продукции приведены в главе 2 (2. 4. 1—2. 4. 4). Для случая непрерывного времени эти соотношения принимают вид

$$P = N_0 w_0 + \int_0^T N \frac{dw}{dt} dt, \quad (5.1.1)$$

$$P' = - \int_0^T w \frac{dN}{dt} dt. \quad (5.1.2)$$

Если рассматривать подынтегральные функции в выражениях (5. 1. 1) и (5. 1. 2) как мгновенные величины продукции, то соответствующие им коэффициенты P/B будут равны относитель-

ной скорости роста (v') и мгновенному коэффициенту смертности (μ), согласно выражению (2. 3. 22):

$$N \cdot \frac{dw}{dt} \cdot \frac{1}{Nw} = \frac{1}{w} \frac{dW}{dt} = v', \quad (5. 1. 3)$$

$$w \frac{dN}{dt} \cdot \frac{1}{Nw} = \frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = \mu. \quad (5. 1. 4)$$

Выясним величину продукции поколения в зависимости от формы кривых роста $W(t)$ и численности $N(t)$. Предположим, что эти функции имеют вид степенных функций времени:

$$N = N_0(1-t)^n, \quad w = w_T t^m, \quad (5. 1. 5)$$

где n и m — некоторые положительные числа.

При этом считается, что вес яйца равен нулю, а по достижении предельного возраста T особи прекращают рост. Для упрощения формул и без ущерба для общности результата можно принять начальную численность N_0 , конечный вес особи w_T , а также продолжительность жизни T равными единице. В этом случае имеем:

$$P = \int_0^1 N \frac{dw}{dt} dt = m \int_0^1 (1-t)^n t^{m-1} dt = \frac{m\Gamma(n+1)\Gamma(m)}{\Gamma(m+n+1)}, \quad (5. 1. 6)$$

$$P' = - \int_0^1 w \frac{dN}{dt} dt = -n \int_0^1 t^m (1-t)^{n-1} dt = \frac{n\Gamma(n)\Gamma(m+1)}{\Gamma(m+n+1)}. \quad (5. 1. 7)$$

По свойству гамма-функции $\Gamma(n+1) = n\Gamma(n)$ получаем $P = P'$. Средняя биомасса вычислится как

$$B = \int_0^1 (1-t)^n t^m dt = \frac{\Gamma(n+1)\Gamma(m+1)}{\Gamma(m+n+2)}. \quad (5. 1. 8)$$

Отнеся продукцию к средней биомассе, получим

$$\frac{P}{B} = m + n + 1. \quad (5. 1. 9)$$

Аналогичный подход применялся в работе М. Ю. Бекман и В. В. Меншуткина (1964), однако там продукция относилась не к средней, а к начальной биомассе. Полученное выражение (5. 1. 9) для коэффициента P/B показывает, что его величина зависит только от формы кривых численности и среднего веса. В случае линейных функций $w(t)$ и $N(t)$ ($m=n=1$) имеем $P/B=3$.

Приведенный выше подход является в значительной мере формальным, так как показатели m и n не имеют четкой биологической интерпретации. Попытаемся связать коэффициент P/B с пара-

метрами процесса размножения. Обозначим: λ — плодовитость, рассчитанная относительно каждого половозрелого члена популяции; τ_E — возраст достижения половой зрелости в долях от общей продолжительности жизни, w_E — начальный вес половозрелых особей в долях дефинитивного веса.

Тогда для достижения стационарности процесса в предположении однократного размножения нужно, чтобы к возрасту τ_E осталась $1/\lambda$ часть начальной численности популяции. Из формулы (5.1.5) следует:

$$\frac{1}{\lambda} = (1 - \tau_E)^n; \quad w_E = \tau_E^n,$$

откуда

$$n = -\frac{\ln \lambda}{\ln(1 - \tau_E)}; \quad m = \frac{\ln w_E}{\ln \tau_E}.$$

Подставив n и m в (5.1.9), получаем

$$\frac{P}{B} = \frac{\ln w_E}{\ln \tau_E} - \frac{\ln \lambda}{\ln(1 - \tau_E)} + 1. \quad (5.1.10)$$

При $w_E = \tau_E = 0.8$ имеет место следующая зависимость коэффициента P/B от плодовитости λ :

λ	2	20	1000	10000
P/B	2.4	3.9	6.3	7.7

Представим функцию $N(t)$ численности поколения в более естественном виде, чем (5.1.5), а именно по формуле (1.2.5)

$$N = N_0 e^{-\mu t}.$$

Функцию роста выразим так же, как это принято в работе Г. Г. Винберга (1966):

$$w = w_\infty (1 - e^{-\gamma t})^n. \quad (5.1.11)$$

Здесь

$$\gamma = \left(1 - \frac{a}{b}\right) q \frac{K_2^{\max}}{1 - K_2^{\max}} w_\infty^n, \quad n = \frac{b}{b - a},$$

где w_∞ — дефинитивный (предельный) вес особи; q — единичные траты на обмен; K_2^{\max} — коэффициент использования пищи на рост второго порядка (максимальное начальное значение); a и b — константы ($0 < a < b$).

В отличие от рассмотренных ранее случаев для вычисления продукции надо интегрировать от нуля до бесконечности, так как, согласно формуле (5.1.11), дефинитивный вес особи достигается только при $t = \infty$, тогда же и гибнут все особи популяции:

$$P = - \int_0^{\infty} w \frac{dN}{dt} dt = N_0 w_\infty \mu \int_0^{\infty} e^{-\mu t} (1 - e^{-\gamma t})^n dt.$$

В случае целых положительных n получим

$$P = \frac{n! \gamma^n w_\infty N_0}{\prod_{i=1}^n (\mu + i\gamma)}. \quad (5.1.12)$$

Например, при $a/b=0.8$, т. е. $n=5$, формула (5.1.12) принимает вид

$$P = \frac{120 w_\infty N_0 \gamma^5}{(\mu + \gamma)(\mu + 2\gamma)(\mu + 3\gamma)(\mu + 4\gamma)(\mu + 5\gamma)}. \quad (5.1.13)$$

Выражение (5.1.12) показывает, что увеличение продукционной способности популяции повышается с возрастанием K_2^{\max} — коэффициента использования пищи на рост. Существенно влияние на продукцию коэффициента элиминации μ . Так, при $\mu=0$, т. е. тогда, когда все особи гибнут, достигнув дефинитивного веса, достигается максимально возможная величина продукции. Влияние μ на P тем сильнее, чем больше величина a/b .

Во всех предыдущих случаях формы кривых численности и роста так или иначе задавались. Однако в природных условиях даже для популяций одного и того же вида животных эти кривые существенно различаются в зависимости от условий обитания и положения в экологической системе водоема. Поэтому целесообразно рассмотреть влияние на продукционный процесс таких показателей, как количество пищи и воздействие хищников. Ставится задача выяснения характеристик популяции как передатчика энергии в трофической сети в зависимости от параметров этой сети, имеющих непосредственное отношение к данной популяции (Меншуткин, Приходько, 1968).

Решение поставленной задачи даже для простейшего случая одновозрастной группы особей аналитическими методами затруднительно, поэтому обратимся к построению модели популяции на ЭВМ (табл. 5.1).

Функционирование модели начинается с засылки начальной численности пополнения (NO) и начального веса особи (WO). После вычисления биомассы (строка 9) по эмпирической формуле определяется популяционный коэффициент пищевых потребностей (строка 10). Трофологический коэффициент ($\times 1$) отношений между моделируемой популяцией и кормовой базой (S) вычисляется в строке 11, а такой же коэффициент отношений между хищниками и моделируемой популяцией ($\times 2$) — в строке 16.

В случае отрицательных приростов смертность ($m2$) особей увеличивается на величину $\phi\phi$ (строка 18). По формулам (2.4.2) и (2.4.3) вычисляется продукция как по приростам ($P1$), так и по убыли биомассы ($P2$). Величины коэффициента P/B ($PB1$ и $PB2$) определяются по средней биомассе за период времени T (строки 27 и 28).

**Моделирующий алгоритм поколения или популяции особей
с однократным размножением**

```

1 begin real array N, W [0:100];
2   real B, V, S, Q, u, r, m1, m2, x1, x2,
3     ψ, γ, ΔN, ΔW, BB, P1, P2, PB1, PB2, ρ, N0, W0;
4   integer t, T;
5   read (V, S, u, ψ, γ, N0, W0);
6   N [0] := N0; W [0] := W0;
7   BB := P1 := P2 := 0;
8   for t := 0, t + 1 while N [t] > 0 ∧ W [t] > 0 ∧ t < 100 do
9     begin B := N [t] × W [t];
10      ρ := (0.0391 + 0.05 × exp (-0.2 × ln (W [t])))/u;
11      x1 := ρ × B/S;
12      m1 := 1 - exp (-x1);
13      r := S × m1/N [t];
14      Q := γ × W [t] ↑ 0.8;
15      ΔW := u × r - Q;
16      x2 := V/B;
17      m2 := 1 - exp (-x2);
18      ΔN := if ΔW > 0 then N [t] × m2 else
19            N [t] × (m2 + ψ);
20      N [t + 1] := N [t] - ΔN; W [t + 1] := W [t] + ΔW;
21      BB := BB + B;
22      P1 := P1 + N [t] × ΔW;
23      P2 := P2 + W [t] × ΔN; t := t + 1;
24    end;
25    P1 := P1 + N [0] × W [0];
26    P2 := P2 + N [T] × W [T];
27    PB1 := P1/(BB/T);
28    PB2 := P2/(BB/T);
29    print (T, P1, P2, BB, PB1, PB2)
30 end

```

Вес особи мог изменяться от 1 до 50 мг, а продолжительность жизни достигать 100 суток.

Исследование модели показало, что результаты вычисления продукции популяции по приростам ($P1$) отличаются от результатов вычисления продукции по биомассе гибнущих особей ($P2$) не более чем на 3—5%, причем это расхождение связано исключительно с ошибкой интегрирования по методу прямоугольников и при надлежащем выборе формулы численного интегрирования может быть сведено к несущественной с практической точки зрения величине.

На рис. 5.1 представлена изоплетная диаграмма зависимости средней биомассы популяции от количества корма и интенсивности воздействия хищников. С ростом кормовой базы при неизменном давлении хищников биомасса популяции при малом S быстро возрастает, а затем стабилизируется и уже слабо реагирует на изменение величины S . Изменение пресса хищников существенно сказывается на биомассе популяции лишь при плохой обеспеченности пищей.

Зависимость продукции от количества корма и от давления хищников (рис. 5.2) также представлена в виде изоплетной диаграммы. Характерной особенностью этой зависимости является то,

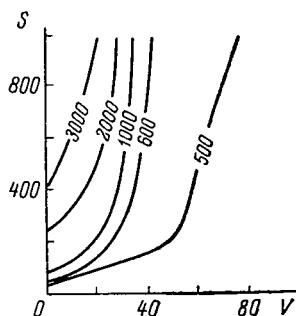


Рис. 5.1. Зависимость средней биомассы поколения от величины кормовой базы (S) и воздействия хищников (V).

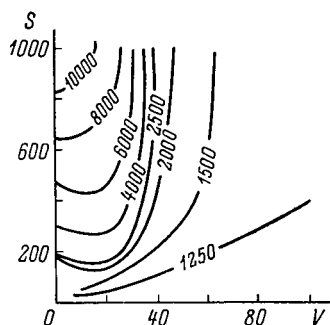


Рис. 5.2. Зависимость суммарной продукции поколения от величины кормовой базы (S) и воздействия хищников (V).

что с ростом пресса хищников продукция популяции при малых V немного возрастает, затем достигает максимума и лишь после этого

начинает сильно убывать. Это связано с сокращением численности популяции в результате воздействия хищников; скорость роста увеличивается и продукция возрастает. При дальнейшем же сокращении популяции ускорение темпа роста уже не может компенсировать потерь, связанных с уменьшением биомассы, и продукция снижается. При высоких значениях S , когда скорость роста близка к максимально возможной, с ростом V продукция сокращается.

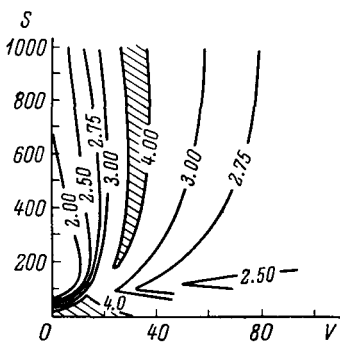


Рис. 5.3. Зависимость коэффициента P/V для поколения от величины кормовой базы (S) и воздействия хищников (V).

Штриховка — область $P/V > 4$.

Обратимся теперь к рассмотрению зависимости коэффициента P/V (удельной скорости продуцирования биомассы) от кормовых условий и пресса хищников (рис. 5.3). Характерно малое относительное изменение

P/V при существенных вариациях биомассы и продукции. Так, при изменении V от 0 до 100 и S от 100 до 1000 биомасса меняется от 400 до 5000, т. е. более чем в 10 раз, а коэффициент

P/V — только от 1.5 до 4. Это свидетельствует о малой относительной изменчивости коэффициента в зависимости от рассматриваемых параметров внешней среды. Область максимальных значений коэффициента P/V приходится на довольно узкий диапазон изменения интенсивности воздействия хищников и мало зависит от обеспеченности пищей, особенно при больших значениях S . Максимум коэффициента P/V приходится как раз на такие соотношения величин V и S , при которых в популяции, с одной стороны, еще не наступает гибель особей от старости, но, с другой стороны, максимально возможное количество особей доживает до предельного возраста.

5.2. МОДЕЛЬ ПОПУЛЯЦИИ С РАСТЯНУТЫМ ПЕРИОДОМ РАЗМНОЖЕНИЯ

В отличие от модели, разобранный в предыдущем разделе, которая соответствует в основном бентосным организмам, большинство популяций пресноводного зоопланктона характеризуется растянутым периодом размножения. У этих популяций имеет место взаимодействие двух одновременно идущих процессов: увеличения численности популяции за счет отрождения молодежи и уменьшения ее за счет гибели животных.

Основные идеи, положенные в основу построения математической модели популяции зоопланктона с растянутым периодом размножения, можно найти в работах Эльстера (Elster, 1954), Айхорн (Eichorn, 1957), П. Г. Петровича, Э. А. Шушкиной, Г. А. Печень (1961), Холла (Hall, 1964), Г. А. Печень (1965), Райта (Wright, 1965), Э. А. Шушкиной (1966), Г. Г. Винберга (1967) и др.

Одно из принципиальных отличий моделей популяций зоопланктонных организмов от моделей популяций рыб заключается в том, что элементом популяции зоопланктона являются особи, находящиеся в определенной стадии развития, в то время как в популяциях рыб элемент составляют рыбы одного возраста (возрастная группа). Если переход из одной возрастной группы в следующую жестко связан со временем, то продолжительность развития планктонного ракообразного в данной стадии — величина переменная, существенно зависящая от температуры среды, условий питания и других внешних воздействий.

Развитие планктонных ракообразных происходит гораздо быстрее, чем развитие рыб. Поэтому, если для моделей популяций рыб во многих случаях вполне приемлемым был временный шаг, равный одному году, то для популяций планктонных ракообразных он должен составлять всего несколько суток.

Чтобы не затенять действие трофических факторов внешней среды, в разбираемых в настоящем разделе примерах предполагается постоянство температуры воды, в которой обитают живот-

Можно показать, что для стационарного случая $P=P'$, при этом достаточно в выражение (5. 2. 3) подставить значение λ по формуле (5. 2. 2) и учесть соотношения (5. 2. 1).

Найдем продукцию поколения, или когорты, под которой будем понимать всех особей данной популяции, родившихся в единичный промежуток времени.

Введем величину b_i — относительное количество особей, остающихся в единичный промежуток времени в i -й стадии. Ясно, что

$$a_i + b_i + m_i = 1. \quad (5. 2. 5)$$

В начальный момент времени t_0 в первой стадии было некоторое количество особей (равное количеству яиц), которое примем за единицу. В каждый момент времени b_i часть особей i -й стадии остается в i -й стадии, a_i часть переходит в $(i+1)$ -ую стадию, m_i часть гибнет. Таким образом, число особей, находящихся в i -й стадии в момент t , равно сумме особей, оставшихся в этой стадии от предыдущего момента времени, и особей, перешедших из $(i-1)$ -й стадии. Продукция поколения будет равна сумме общих численностей всех стадий, умноженных на соответствующие приращения веса при переходе из одной стадии в следующую:

$$P = N_k \lambda \{ w_1 + a_1 (w_2 - w_1) (1 + b_1 + b_1^2 + \dots) + a_1 a_2 (w_3 - w_2) (1 + b_1 + b_2 + b_1^2 + b_1 b_2 + b_2^2 + \dots) + \dots + a_1 a_2 \dots a_{k-1} (w_k - w_{k-1}) (1 + b_1 + b_2 + \dots + b_k + b_1^2 + b_2^2 + \dots) \}. \quad (5. 2. 6)$$

Последовательно применяя к выражению (5. 2. 6) формулу суммы членов бесконечно убывающей геометрической прогрессии, получим:

$$P = \lambda N_k \left\{ w_1 + \frac{a_1 (w_2 - w_1)}{1 - b_1} + \frac{a_1 a_2 (w_3 - w_2)}{(1 - b_1) (1 - b_2)} + \dots + \frac{a_1 a_2 \dots a_{k-1} (w_k - w_{k-1})}{(1 - b_1) (1 - b_2) \dots (1 - b_{k-1})} \right\}. \quad (5. 2. 7)$$

Подставляя в выражение (5. 2. 7) соотношения (5. 2. 1) и (5. 2. 5), нетрудно показать, что

$$P = \lambda N_k w_1 + a_1 N_1 (w_2 - w_1) + \dots + a_{k-1} N_{k-1} (w_k - w_{k-1}). \quad (5. 2. 8)$$

Следовательно, продукция поколения стационарной популяции равна продукции всей популяции за единицу времени.

Среднее время жизни $\bar{\tau}$ особи в популяции определяется следующим образом:

$$\bar{\tau} = \frac{1}{N_0} \int_0^T N(t) dt, \quad (5. 2. 9)$$

где N_0 — начальная численность популяции, T — время ее существования.

В нашем случае $\bar{\tau}$ будет равно сумме всех возможных численностей во всех стадиях для одного поколения, деленной на начальную численность поколения:

$$\bar{\tau} = \frac{1}{1-b_1} + \frac{a_1}{(1-b_1)(1-b_2)} + \dots + \frac{a_1 a_2 \dots a_{k-1}}{(1-b_1)(1-b_2) \dots (1-b_k)}. \quad (5.2.10)$$

Среднее время существования особи можно интерпретировать как время, за которое популяция полностью обновляется, или как период, за который суммарное число родившихся особей равно средней численности популяции («turnover time» по: Stross, Nees, Hasler, 1961). Действительно, учитывая соотношения (5.2.1), (5.2.5) и (5.2.10), можно получить:

$$\lambda N_k \bar{\tau} = N_1 + N_2 + \dots + N_k. \quad (5.2.11)$$

Среднюю биомассу поколения можно определить, умножая начальную численность поколения λN_k на средний вес особи \bar{w} . Средний вес особи найдем, распределяя веса особей в отдельных стадиях по средним временам жизни особи в этих стадиях:

$$\bar{B} = \lambda N_k \bar{w} = \frac{\lambda N_k}{\bar{\tau}} \left\{ \frac{w_1}{a_1 + m_1} + \frac{a_1 w_2}{(a_1 + m_1)(a_2 + m_2)} + \dots + \frac{a_1 a_2 \dots a_{k-1} w_k}{(a_1 + m_1) \dots (a_k + m_k)} \right\} = \frac{1}{\bar{\tau}} (N_1 w_1 + N_2 w_2 + \dots + N_k w_k) = \frac{B}{\bar{\tau}}. \quad (5.2.12)$$

Таким образом, средняя биомасса поколения равна биомассе всей стационарной популяции, деленной на среднее время жизни особи.

Безразмерный коэффициент P/B , который можно рассматривать как критерий энергетического подобия популяций, определится по соотношению (2.4.8):

$$\left(\frac{P}{B}\right)' = \frac{P \cdot \bar{\tau}}{B}.$$

В такой интерпретации коэффициент P/B представляется более удобным для сравнения продукционных свойств различных популяций, чем в более распространенной интерпретации, когда P/B относится к некоторому производному отрезку времени (суткам, месяцу, году), не связанному непосредственно с биологическими особенностями рассматриваемого вида животных в данных условиях. Величина $\bar{\tau}$ играет роль биологического масштаба времени для данной популяции.

Поясним сказанное простым абстрактным численным примером (табл. 5.2).

По формуле (5.2.2) найдем среднюю плодовитость:

$$\lambda = \frac{(0.3 + 0.2)(0.3 + 0.3)(0.4 + 0.35)(0.5 + 0.3) \cdot 1}{0.3 \times 0.3 \times 0.4 \times 0.5} = 10 \text{ сут.}^{-1}.$$

Биомасса и продукция стационарной популяции

i	N_i	w_i	a_i	m_i	D_i	$N_i w_i$	$N_i m_i w_i$	$\frac{N_{i-1} a_{i-1}}{w_i - w_{i-1}}$
1	1000	1	0.30	0.20	3.3	1000	200	500 *
2	500	2	0.30	0.30	3.3	1000	300	300
3	200	3	0.40	0.35	2.5	600	210	150
4	100	4	0.50	0.30	2.0	400	120	80
5	50	5	0	1.00	1.0	250	250	50
Σ	1850	—	—	—	12.1	3250	1080	1080

Биомасса популяции вычислена в столбце 7 табл. 5. 2, а продукции P и P' — соответственно в столбцах 9 и 8. Среднее время жизни особи $\bar{\tau}$ можно вычислить по формуле (5. 2. 10):

$$\bar{\tau} = \frac{1}{0.2 + 0.3} + \dots + \frac{0.3 \times 0.3 \times 0.4 \times 0.5}{(0.3 + 0.2)(0.3 + 0.3)(0.4 + 0.35)(0.5 + 0.3)} = 3.7 \text{ сут.}$$

Правильность получения $\bar{\tau}$ можно проверить по соотношению (5. 2. 11)

$$\bar{\tau} = \sum_{i=1}^5 N_i (N_5 \cdot \lambda)^{-1} = \frac{1850}{50 \times 10} = 3.7 \text{ сут.}$$

Средний вес особи в популяции и среднюю биомассу поколения определим по формуле (5. 2. 12):

$$\bar{w} = 1.76, \quad B_{\text{пок.}} = 50 \times 10 \times 1.76 = 880.$$

Коэффициент P/B в приведенной выше интерпретации будет равен

$$\left(\frac{P}{B}\right)' = \frac{1080}{880} = \frac{1080 \times 3.7}{3250} = 1.23.$$

Заметим, что коэффициент P/B , рассчитанный для всей популяции на единицу времени, составляет 0.33.

Перейдем теперь к изучению влияния на продукционные свойства популяции внешних биотических условий и в первую очередь обеспеченности пищей и воздействия хищников (Меншуткин, Приходько, 1969а). Рассмотрим несколько более сложную и более близкую к реальности модель популяции, в которой выделены восемь стадий развития.

В табл. 5.3 приведены средние веса особей в стадиях w_i , продолжительности развития D_i при стандартных температурных условиях и при наилучших условиях питания, т. е. тогда, когда реальный рацион r_i особи равен максимальному рациону r_{m_i} .

* Биомасса яиц.

Параметры модели популяции зоопланктонных ракообразных с растянутым периодом размножения

i	D_i , сут.	w_i , 10^{-3} , г	v_i	λ_i	i	D_i , сут.	w_i , 10^{-3} , г	v_i	λ_i
1	1	0.1	0	0	5	4	1.5	1	0
2	1	0.2	0.4	0	6	8.6	2.5	1	5.2
3	3	0.3	0.3	0	7	16.8	5.0	1	24.5
4	3.5	0.8	0.8	0	8	9.2	11.0	1	45.4

Кроме этого, указаны элективности воздействия хищников (v_i) и плодовитости (λ_i).

Модель популяции (табл. 5.4) включает в себя операторы определения трат на обмен (строка 11), суммарного максимального рациона (строка 12), биомассы той части популяции (BV), которая

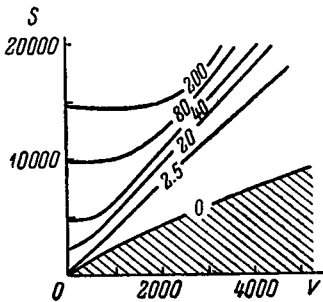


Рис. 5.4. Зависимость биомассы популяции от величины кормовой базы (S) и воздействия хищников (V).

Штриховка — область, в которой невозможно существование популяции.

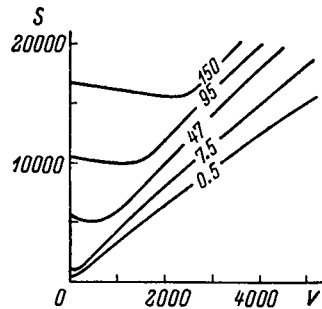


Рис 5.5. Зависимость продукции популяции от величины кормовой базы (S) и воздействия хищников (V).

подвергается воздействию хищников (строка 15). Вспомогательная величина C (строка 20—21) является знаменателем в формуле (2. 3. 37) для определения продолжительности развития в данной стадии. Эта же величина используется для определения условий голодания (строка 22—24). Операторы, размещенные в строках 25 и 26, служат защитой от возможности получения абсурдных результатов.

При работе модели вычисляется и выводится на печать как текущая величина продукции за временной шаг ($P1, P2$), так и суммарная продукция ($PP1, PP2$) и средняя биомасса.

Моделирующий алгоритм популяции планктонных ракообразных
с растянутым периодом размножения

```

1 begin real array W [1:9],
2   Q, N, Nt, D, v, λ, a, m [1:8];
3   real Rm, B, BV, u, γ, S, V, C, J, BB,
4     P1, P2, PP1, PP2, δ, pχ;
5   integer t, i, tm;
6   read (W, N, D, u, γ, S, V, v, λ, tm);
7   BB := PP1 := PP2 := 0;
8   for t := 1 step 1 until tm do
9     begin Rm := B := BV := J := P1 := P2 := 0;
10    for i := 1 step 1 until 8 do
11      begin Q [i] := γ × W [i] ↑ 0.8;
12        Rm := Rm + N [i] ×
13          (Q [i] + ((W [i + 1] - W [i])/D [i])/u);
14        B := B + N [i] × W [i];
15        BV := BV + v [i] × N [i] × W [i]
16      end;
17      δ := (1 - exp (-Rm/S))/(Rm/S);
18      pχ := 1 - exp (-V/BV);
19      for i := 1 step 1 until 8 do
20        begin C := δ - ((Q [i] × D [i])/
21          (W [i + 1] - W [i])) × (1 - δ);
22          a [i] := (if C ≤ 0.2 then 0.2 else C)/D [i];
23          m [i] := pχ × v [i] + if δ ≤ 0.2 then 1 - 5 × δ
24            else 0;
25          if m [i] > 1 then m [i] := 1;
26          if a [i] + m [i] > 1 then a [i] := 1 - m [i];
27          if i = 1 then go to L;
28          Nt [i] := N [i] × (1 - a [i] - m [i]) + N [i - 1] × a [i - 1];
29          P1 := P1 + N [i - 1] × (W [i] - W [i - 1]) × a [i - 1];
30          P2 := P2 + N [i - 1] × W [i - 1] × m [i - 1];
31          J := J + N [i] × λ [i] × a [i];
32        L: end;
33        P1 := P1 + N [1] × W [1];
34        P2 := P2 + N [8] × W [8] × (a [8] + m [8]);
35        N [1] := N [1] × (1 - a [1] - m [1]) + J;
36        for i := 2 step 1 until 8 do N [i] := Nt [i];
37        BB := BB + B;
38        PP1 := PP1 + P1;
39        PP2 := PP2 + P2;
40        print (N, B, P1, P2, δ, pχ)
41      end;
42      print (BB/tm, PP1, PP2)
43 end

```

Не при всех сочетаниях величины кормовой базы S и давления хищников V популяция могла существовать как устойчивая самовоспроизводящаяся система. На рис. 5.4 штриховкой отмечена такая область, в которой существование популяции невозможно. Биомасса популяции, находящейся в стационарном состоянии, возрастает с увеличением кормовой базы и с уменьшением давления хищников.

Продукция популяции при увеличении давления хищников и при постоянстве количества доступного корма сначала (от $V=0$) несколько увеличивается за счет улучшения условий питания каждой отдельной особи при общем сокращении численности популяции (рис. 5.5). Дальнейшее усиление пресса хищников приводит к сокращению продукции популяции и в конечном итоге к полному ее уничтожению. Увеличение кормовой базы во всех случаях связано с увеличением продукции.

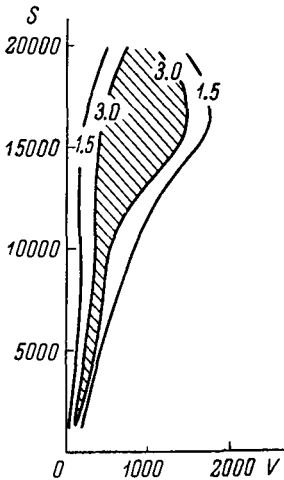


Рис. 5.6. Зависимость коэффициента P/B для популяции от величины кормовой базы (S) и воздействия хищников (V).

Штриховка — область $P/B > 3$.

Степень удовлетворения максимального рациона для особей моделируемой популяции минимальна при $V=0$ и поддерживается на грани начала гибели особей от недостатка пищи. При усилении воздействия хищников степень удовлетворения максимального рациона увеличивается, и при таком состоянии популяции, когда близка ее гибель, реальный рацион равен максимальному.

Коэффициент P/B , отнесенный к среднему времени жизни организма в популяции, во всем, достаточно широком, исследованном диапазоне величин S и V нигде не превышает величины 3.5 при условии стационарности популяции (рис. 5.6). Этот коэффициент имеет область максимальных значений (заштрихована) при таких сочетаниях величин кормовой базы и воздействия хищников, когда продукция еще продолжает возрастать, и биомасса уже начинает убывать с ростом V .

Рассмотренный материал показывает, что зависимость продукционных свойств популяции с растянутым периодом размножения от величины кормовой базы и воздействия хищников сходна по своему характеру с такой же зависимостью, полученной для популяции с коротким периодом размножения (раздел 5.1).

5.3. ВЕРОЯТНОСТНАЯ МОДЕЛЬ ПОПУЛЯЦИИ ПЛАНКТОННЫХ РАКООБРАЗНЫХ

В настоящем разделе делается попытка построения математической модели популяции планктонных ракообразных, в которой рассматривается жизненный цикл каждой особи в отдельности (Меншуткин, Приходько, 19696). При этом рост и смертность каждой особи считаются случайными процессами. Аналитический подход к подобному моделированию возможен только в простейших

случаях (Bartlett, 1960), поэтому целесообразно применить основные идеи метода Монте-Карло (Бусленко, Шрейдер, 1961; Ткаченко и др., 1969) и реализовать модель на ЭВМ.

Прототипом для разработки модели послужили пресноводные веслоногие рачки (*Sopropoda*), однако никакой конкретный вид не имелся в виду, поскольку задача заключалась в разработке самого принципа моделирования, а не в построении модели некоторой конкретной популяции, обитающей в определенном водоеме. Ориентировочный характер принятых исходных числовых данных также связан с чисто поисковым характером модели.

При построении модели каждая особь представлялась в виде вероятностного автомата с конечным числом состояний (Айзер-

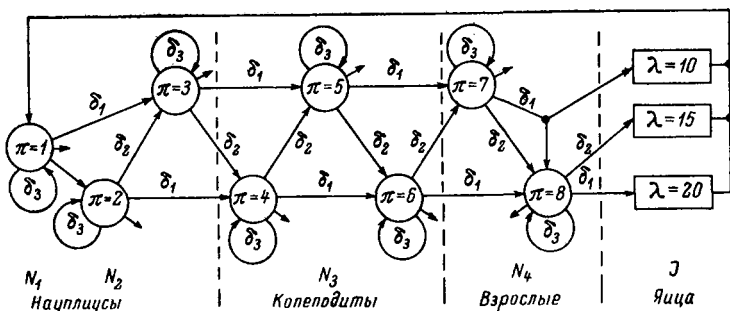


Рис. 5.7. Граф переходов автомата, моделирующего особь планктонного ракообразного.

ман и др., 1963). Граф переходов этого автомата показан на рис. 5.7. Развитие особи начинается с появлением яйца $\pi=1$. Состояния $\pi=2$ и $\pi=3$ соответствуют науплиальным стадиям развития, а $\pi=4$, $\pi=5$ и $\pi=6$ — копеподитным. Откладывать яйца могут только взрослые половозрелые особи ($\pi=7$ и $\pi=8$). В целях упрощения модели не делалось разделения особей по полам, а считалось, что соотношение полов всегда одинаково и можно пользоваться приведенной плодовитостью. Температура среды полагалась постоянной. Темп роста и продолжительность развития считались зависящими от кормовых условий.

При благоприятных кормовых условиях (а) особь за один временной шаг переходит через одно состояние, например, науплиус $\pi=3$ переходит в копеподита $\pi=5$. Взрослая особь при благоприятных кормовых условиях имеет максимальную плодовитость ($\lambda=10$ для $\pi=7$ и $\lambda=20$ для $\pi=8$).

Средние кормовые условия (b) соответствуют переходу особи в следующее состояние сниженной плодовитости взрослых особей ($\lambda=15$) и невозможности повторной откладки яиц.

Плохие кормовые условия сказываются в виде задержки роста (с), а практическое отсутствие пищи — голодание (d) — может привести к гибели особи.

Критерием кормовых условий считался коэффициент удовлетворения пищевых потребностей (δ), равный отношению реального рациона к максимальному. Если $\delta=1$, т. е. реальный рацион равен максимальному, то все особи популяции находятся в благоприятных кормовых условиях (a). Если же $\delta=0$, то все особи голодают (d). При промежуточных значениях δ распределение кормовых условий носит случайный характер, зависящий, однако, от степени удовлетворения пищевых потребностей всей популяции.

Моделирование процесса роста отдельной особи при $0 < \delta < 1$ производилось путем выработки случайной величины z , имеющей равномерное распределение плотности вероятности от 0 до 1, и сравнения этой величины с граничными значениями коэффициента удовлетворения пищевых потребностей ($\delta_1, \delta_2, \delta_3$). Операторы 14, 16 и 18 моделирующего алгоритма (рис. 5.8) осуществляют разветвление вычислительного процесса для различных условий питания особей.

Граничные значения коэффициента удовлетворения пищевых потребностей приняты крайне приближенно, без какого-либо экспериментального обоснования. При принятых функциях $\delta_1, \delta_2, \delta_3$ величине $\delta=0.5$ соответствует равная вероятность нахождения особи в средних и плохих кормовых условиях, а при $\delta=0.75$ эти вероятности падают до 0.25, но вероятность благоприятных кормовых условий возрастает от 0 до 0.5.

Предполагалось, что моделируемая популяция зоопланктонных ракообразных обитает в некотором замкнутом объеме воды, причем животные могут располагаться только в определенных точках этого объема (число этих точек конечно и лимитируется в основном объемом оперативной памяти вычислительной машины). Иными словами, устанавливалась предельная концентрация планктонных животных, превышение которой ведет к гибели особей.

Кормовые объекты считались равномерно распределенными в пространстве обитания популяции. Количество корма пополнялось в размере S за один временной шаг модели, а несъеденный корм, оставшийся от предыдущего состояния, считался погибшим и негодным к дальнейшему употреблению планктонными ракообразными в качестве пищи. Таким образом, величина S играет роль продукции кормовых объектов.

Воздействие хищников на популяцию планктонных ракообразных интерпретировалось в виде задания вероятности появления хищника в точке пространства обитания популяции (p_x). Эта вероятность считалась одинаковой во всех точках пространства и не зависящей от наличия или отсутствия жертвы в данной

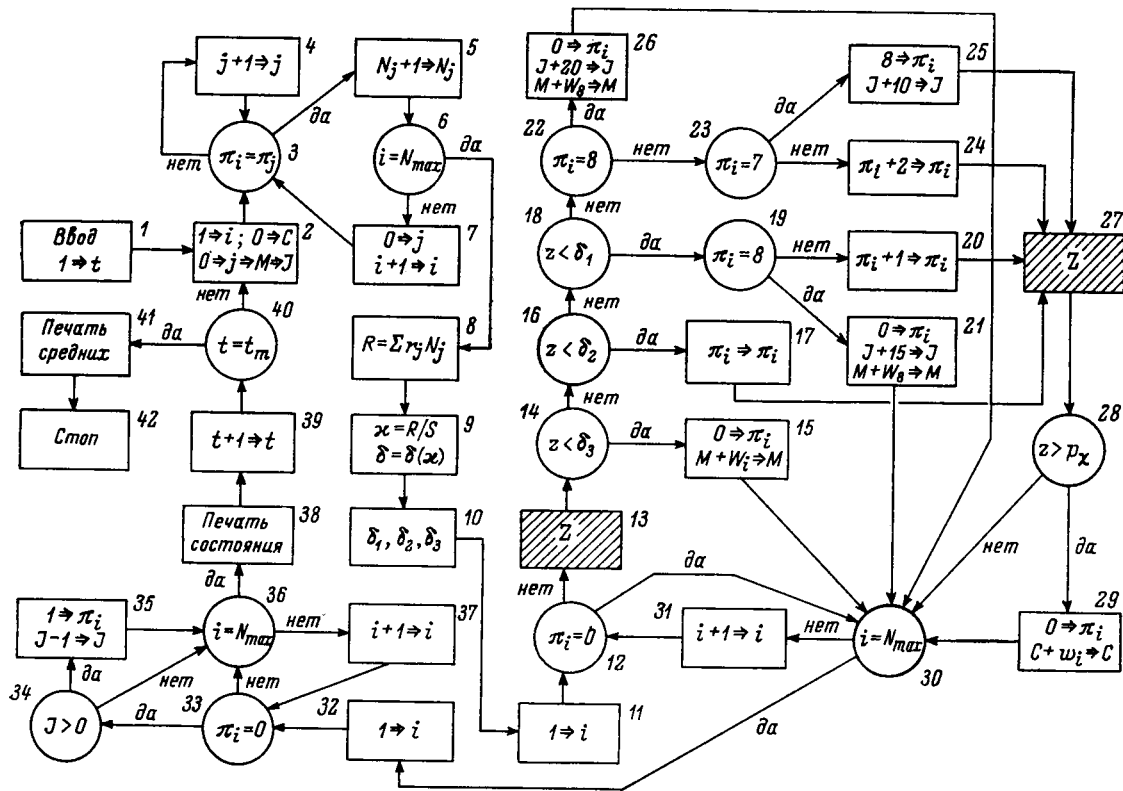


Рис. 5. . Блок-схема моделирующего алгоритма вероятностной модели популяции планктонных ракообразных.

точке, а также от эффективности действия хищников в других точках пространства.

Программная реализация процесса гибели планктонных ракообразных от воздействия хищников заключалась в выработке равномерно распределенного случайного числа z и фиксации факта поедания особи хищником при $z < p_x$ или факта выживания особи при $z \geq p_x$. Воздействие хищника считалось неселективным, т. е. хищник мог поедать особь моделируемой популяции в любой стадии развития, за исключением яиц.

При исследовании популяции начальное состояние принималось в виде равномерного распределения в пространстве некоторого количества яиц — все остальные стадии в начальном состоянии отсутствовали. Модель довольно быстро (через 20—30 шагов по времени) достигала стационарного состояния, в котором средние по времени численности животных в отдельных стадиях оставались неизменными.

Из всех возможных многочисленных вариантов исследования разработанной модели остановимся лишь на рассмотрении влияния интенсивности воздействия хищников на структуру и динамику популяции планктонных ракообразных.

Данные, приведенные ниже, показывают, что величины суточного коэффициента P/B , т. е. отношения продукции популяции за одни сутки к средней биомассе популяции, полученные при исследовании модели, не выходят за границы известных величин для реальных популяций. Так, в модели коэффициент P/B меняется в пределах 0.072—0.118, а для *Acartia clausi* в Черном море он составляет 0.12, для *Cyclops* sp. в оз. Дривяты — 0.119 (Винберг 1968). Это означает, что в модели отражены определенные существенные черты популяций планктонных ракообразных. Сведения по безразмерному коэффициенту P/B , т. е. отнесенному к среднему времени жизни особи в популяции, также не противоречат известным данным.

Вероятность появления хищника в точке пространства (p_x)	0.3	0.6	0.9
Средняя численность популяции	200	191	93
Средняя биомасса популяции (B)	3321	1732	667
Продукция за сутки (P)	238.4	204.5	63.0
Суточное значение коэффициента P/B	0.072	0.118	0.094
Средняя продолжительность жизни особи (в сутках) \bar{t}	26.5	17.0	12.6
Коэффициент P/B , отнесенный к средней продолжительности жизни ($P/B\bar{t}$)	1.90	2.00	1.21

С увеличением интенсивности воздействия хищников биомасса и продукция популяции падают, причем сокращение продукции происходит несколько медленнее, чем сокращение биомассы. Это проявляется в том, что максимальные значения коэффициента P/B приходится на некоторое промежуточное значение величины

p_x , а при слабом ($p_x=0.3$) или сильном ($p_x=0.9$) воздействии хищников коэффициент P/B ниже, чем при $p_x=0.6$.

Структура популяции (осредненная по времени) претерпевает изменения в зависимости от интенсивности воздействия хищников (рис. 5.9). При слабом воздействии хищников ($p_x=0.3$), когда численность популяции лимитируется в основном предельной плотностью, а не давлением хищников, структура популяции по стадиям далека от экспоненциальной. По мере усиления воздей-

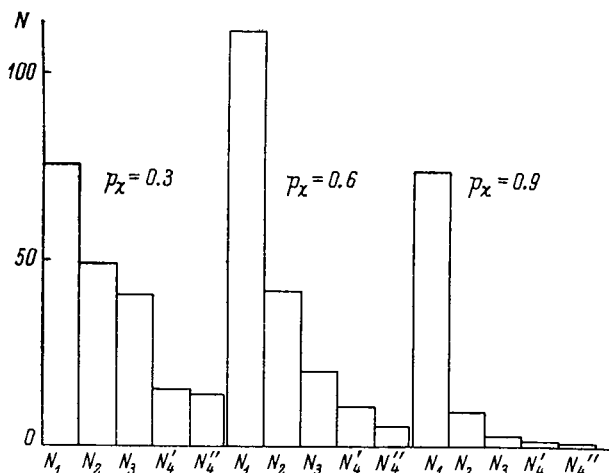


Рис 5.9. Равновесная структура популяции планктонных ракообразных в зависимости от вероятности гибели от хищников.

N_1 — численность яиц; N_2 — науплиусов; N_3 — копеподитов; N_4' — взрослых в состоянии $\pi=7$; N_4'' — взрослых в состоянии $\pi=8$.

ствия хищников ($p_x=0.6$) численность особей в стадиях перераспределяется таким образом, что структура популяции начинает приближаться к экспоненциальной. В этом случае фактором, определяющим численность популяции, является давление хищников. При высокой интенсивности воздействия хищников ($p_x=0.9$) численность копеподитов и взрослых особей резко сокращается, а численность яиц становится примерно такой же, как в случае слабого воздействия хищников.

Изменения во времени структуры популяции при слабом воздействии хищников (рис. 5.10) имеют случайный характер. Структура популяции никогда не нарушается, т. е. всегда присутствуют все стадийные группы особей.

При усилении воздействия хищников (рис. 5.11) в структуре популяции планктонных ракообразных начинают появляться

периодические колебания. Особенно существенно проявление этих колебаний на численности взрослых особей и копеподитов. Так, число взрослых особей колеблется от 32 при $t=20$ до 6 при $t=40$. Колебания численности копеподитов относительно ниже.

Сильное воздействие хищников ($p_{\chi}=0.9$) приводит уже к качественным изменениям в структуре популяции (рис. 5.12). Появляется хорошо выраженная периодичность численности и биомассы популяции. В некоторые моменты времени из состава популяции выпадают отдельные структурные единицы. Так,

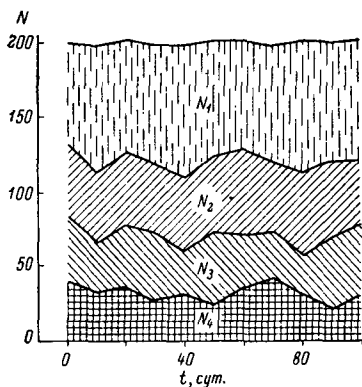


Рис. 5.10. Динамика структуры популяции планктонных ракообразных при слабом воздействии хищников ($P_{\chi}=0.3$).

По оси абсцисс — время в сутках; по оси ординат — численность особей; N_1 — яйца; N_2 — науплиусы; N_3 — копеподиты; N_4 — взрослые.

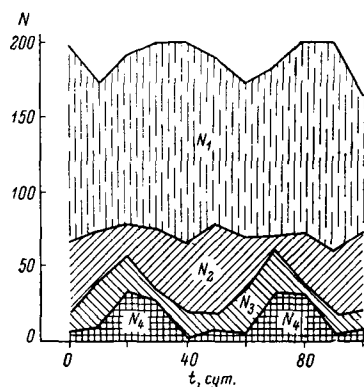


Рис. 5.11. Динамика структуры популяции планктонных ракообразных при среднем воздействии хищников ($p_{\chi}=0.6$).

Обозначения те же, что на рис. 5.10.

при $t=20$ популяция состоит только из взрослых особей и яиц; к моменту $t=40$ половозрелые особи исчезают, но появляются науплиусы. Ко времени $t=50$ популяция состоит только из науплиусов и копеподитов. С периодичностью в 50 суток структура популяции повторяется.

Отмеченные колебания численности и структуры популяции планктонных ракообразных характерны тем, что они не связаны ни с какими внешними колебательными процессами, так как по условиям проведенного кибернетического эксперимента и кормовая база, и давление хищников, и температура среды не изменялись во времени. Возникновение автоколебаний популяции связано исключительно с ухудшением условий существования популяции. Это, очевидно, как раз те колебания численности популяции, которые связаны с ускорением процесса эволюции (Молчанов, 1966; Шмальгаузен, 1968).

Перейдем к исследованию влияния количества пищи (S) на характеристики моделируемой популяции. С ростом S при фиксированном давлении хищников численность популяции растет, как это показано на рис. 5.13. Эта зависимость напоминает логистическую кривую (1.3.16), что понятно, так как при больших значениях величины S численность популяции ограничивается уже не пищевым фактором, а пространственным или зависящим от плотности популяции. Характерно

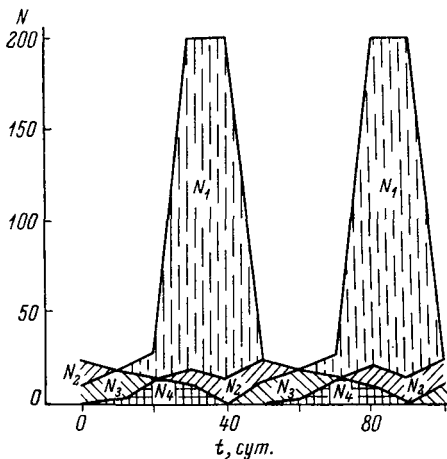


Рис. 5.12. Динамика структуры популяции планктонных ракообразных при сильном воздействии хищников ($p_x=0.9$).

Обозначения те же, что на рис. 5.10.

наличие разрыва кривой численности при $S=400$ — популяция в таких условиях перестает существовать, хотя несколько поколений животных и наблюдалось в эксперименте, но к устойчивому самовоспроизведению они оказались неспособны.

Ход зависимостей биомассы и продукции от величины кормовой базы в общих чертах повторяет ход кривой численности. В модели учтено два пути реализации продукции популяции — поедание хищниками (C) и естественная гибель от старости и голодания (M). При большом количестве кормовых объектов основная часть продукции популяции (свыше 70%) потребляется хищниками. С ухудшением кормовых условий все большая часть продукции уходит из популяции с отмирающими особями, и к мо-

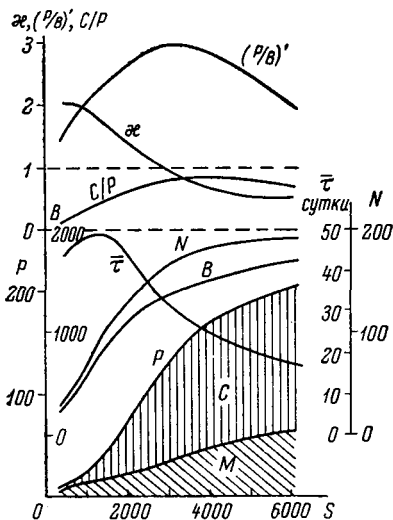


Рис. 5.13. Зависимость численности (N), биомассы (B), продукции (P), среднего времени жизни (τ), трофологического коэффициента (x), безразмерного коэффициента P/B и отношения биомассы особей, съеденных хищниками, к продукции популяции (C/P) от величины кормовой базы (S).

менту гибели популяции только 30% продукции потребляется хищниками. Продукция, связанная с образованием яиц, во всех случаях не превышает 10% от общей продукции популяции.

Средняя продолжительность жизни особи (\bar{x}) имеет максимальное значение при концентрациях корма, близких к минимальным ($S=1000-1500$), и сокращается с увеличением количества корма от 48 до 17 суток. Это связано с повышением вероятности гибели ракообразного от хищников при высокой плотности популяции. Некоторое сокращение средней продолжительности жизни при малых значениях количества пищи ($S=500$) объясняется появлением смертности от голодания.

Безразмерный коэффициент P/B (2.4.8) имеет ясно выраженный максимум. Характерно, что положение этого максимума соответствует значению трофэкологического коэффициента (x), близкому к единице. Это означает, что наиболее эффективное создание органического вещества в популяции происходит при соответствии продукции кормовых организмов пищевым потребностям продуцирующей популяции. Избыток корма ($x < 1$) или его недостаток ($x > 1$) приводят к снижению эффективности работы популяции как передатчика энергии от одного трофического уровня экосистемы к другому.

Отношение биомассы особей, съеденных хищниками в единицу времени, к суммарной продукции за тот же период времени имеет максимум ($C/P=0.75$) при x , близком к единице.

АБСТРАКТНЫЕ МОДЕЛИ СООБЩЕСТВ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

6.1. ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДОВ ТЕОРИИ ГРАФОВ ПРИ ИССЛЕДОВАНИИ СВОЙСТВ СООБЩЕСТВ

Изучение свойств сообществ водных организмов при помощи построения моделей, использующих аппарат дифференциальных уравнений, как это было показано в главе 1, приводит к получению наглядных аналитических решений лишь в простейших случаях, а для ситуаций, хоть сколько-нибудь отвечающих практическим задачам экологии, приходится прибегать к моделированию на ЭВМ.

Ни в коей мере не умаляя значения и широчайших возможностей модельного исследования сообществ с применением вычислительной техники, заметим, что для решения многих частных задач вовсе не нужно полное знание всех динамических свойств изучаемой системы. Соотношение переменных, описывающих состояние сообщества в непосредственной близости от положения равновесия, влияние отдельных факторов и параметров на изменение некоторых, наиболее интересующих исследователя величин в системе — эти и подобные им вопросы могут быть решены без составления громоздких систем уравнений и выполнения большого объема вычислительной работы. Для этого целесообразно обратиться к простым и наглядным методам теории графов (Берж, 1962; Абрахамс, Кеверли, 1967).

Рассмотрим взаимодействие между двумя популяциями типа «хищник—жертва» в терминах теории графов (Меншуткин, 1969а). Для упрощения формулировок условимся обозначать популяции, входящие в сообщество, символами их биомасс, например, популяция B_1 и т. п. Разбирается только стационарное во времени

состояние системы. Рацион популяции B_2 за счет поедания особей популяции B_1 определяется по соотношению:

$$R_{12} = \alpha_{12} R_{m_{12}} - \beta_{12} B_{12}^V, \quad (6.1.1)$$

которое является линейным приближением к формуле (1.5.6). Здесь B_{12}^V — разность между доступным количеством пищи (B_{12}^V) и пищевыми потребностями популяции ($R_{m_{12}}$). Доступное количество пищи определяется через коэффициент доступности (ξ_{12}):

$$B_{12}^V = \xi_{12} B_1. \quad (6.1.2)$$

Траты на обмен (Q) определяются по соотношению (2.4.12), а пищевые потребности — по (2.4.13). Количество непереваренных

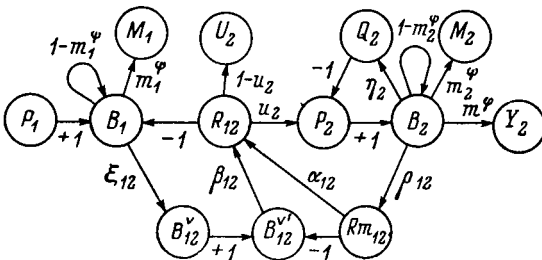


Рис. 6.1. Граф трофического взаимодействия двух популяций.

ной и неувоенной пищи (U) находится согласно формуле (2.3.13), причем калорийности особей всех членов сообщества считаются равными.

В принятой схеме передачи энергии от одного трофического звена к другому выполняется следующее балансовое равенство:

$$P_1 - M_1 = M_2 + U_2 + Y_2 + Q_2, \quad (6.1.3)$$

где P_1 — продукция популяции жертв. Узлам графа (рис. 6.1) соответствуют переменные системы — величины, имеющие размерность энергии (B_1 и B_2) или энергии в единицу времени (P_1 , B_{12}^V , M_1 , U_2 , Q_2 , M_2 , Y_2 , $R_{m_{12}}$, B_{12}^V). Ветви графа помечены безразмерными коэффициентами. Все задачи, которые будут разбираться в настоящем разделе, сводятся к нахождению соотношения любых двух переменных системы только через коэффициенты без использования значений других переменных.

Вернемся к рассмотрению графа на рис. 6.1. Проводя простейшие преобразования, упрощающие граф, и воспользовавшись правилом непересекающихся контуров («правилом Мэсона»), можно сразу получить выражение для соотношения входящей,

«первичной» по отношению к данной системе, энергии (P_1) и используемой энергии (Y_2):

$$\frac{Y_2}{P_1} = \frac{m_2^{\varphi} u_2 \xi_{12} \beta_{12}}{(m_1^{\psi} + \xi_{12} \beta_{12})(m_2^{\psi} + m_2^{\varphi} + \eta_2) - m_1^{\psi} u_2 \rho_{12} (\alpha_{12} - \beta_{12})}. \quad (6.1.4)$$

Отношение биомассы популяции хищника (B_2) к биомассе популяции жертвы будет иметь вид

$$\frac{B_2}{B_1} = \frac{u_2 \xi_{12} \beta_{12}}{m_2^{\psi} + m_2^{\varphi} + \eta_2 - u_2 \rho_{12} (\alpha_{12} - \beta_{12})}. \quad (6.1.5)$$

Если принять некоторые ориентировочные значения коэффициентов: $\eta_2=0.3$, $\rho_{12}=0.72$, $\alpha_{12}=0.7$, $\beta_{12}=0.23$, $u_2=0.7$, $\xi_{12}=0.5$, $m_2^{\psi}=0.1$, $m_2^{\varphi}=0.24$, $m_1^{\psi}=0.05$, то получим величины $Y_2/P_1=0.23$ и $B_2/B_1=0.20$. Эти цифровые значения лежат в допустимых пределах.

Формулы (6.1.4) и (6.1.5) показывают, что эффективность передачи энергии в трофической цепи и соотношение биомасс популяций сообщества зависят от многих параметров. Наиболее существенно на увеличение Y_2/P_1 сказывается рост коэффициента усвоения пищи (u_2), однако в природных условиях эта величина довольно стабильна. Доступность кормовых объектов (ξ_{12}) и степень напряженности пищевых отношений (α_{12} и β_{12}) также влияют на энергетическую эффективность популяции в сторону ее увеличения. Что касается интенсивности промысла (m_2^{φ}), то с увеличением этого параметра степень его влияния на рост вылова (Y_2) непрерывно падает — это связано с уменьшением биомассы B_2 или сокращением промысловых запасов.

Рост естественной смертности и трат на обмен уменьшает эффективность передачи энергии и отношение биомасс потребителя корма и кормового объекта.

В случае, когда трофические отношения популяций B_1 и B_2 находятся в таком состоянии, что поедается вся доступная пища и рационы питания далеки от максимальных ($\alpha_{12}=\beta_{12}$), формула (6.1.4) принимает вид

$$\frac{Y_2}{P_1} = \frac{m_2^{\varphi} u_2 \xi_{12} \beta_{12}}{(m_1^{\psi} + \xi_{12} \beta_{12})(m_2^{\psi} + m_2^{\varphi} + \eta_2)}. \quad (6.1.6)$$

Если же, в другом крайнем случае, пищевые потребности популяции B_2 полностью удовлетворяются (т. е. $\beta_{12}=0$), то соотношение между Y_2 и P_1 становится неопределенным, иными словами, при этом кормовые соотношения перестают быть лимитирующим фактором для увеличения биомассы популяции B_2 , а взаимодействие потребителя и корма (или хищника и жертвы) сводится к одностороннему воздействию.

Переход к рассмотрению более сложных по структуре сообществ начнем с трехзвенной трофической цепи, упрощенный граф которой представлен на рис. 6.2. Эффективность использования первичной продукции P_1 при облове популяции B_3 выразится в этом случае формулой

$$\frac{Y_3}{P_1} = m_3^{\varphi} u_2 u_3 \xi_{12} \xi_{23} \beta_{12} \beta_{23} / \Delta, \quad (6.1.7)$$

где

$$\begin{aligned} \Delta = & (m_1^{\psi} + \xi_{12} \beta_{12}) [m_2^{\psi} + \eta_2 + \xi_{23} \beta_{23} - u_2 \rho_{12} (\alpha_{12} - \beta_{12})] [m_3^{\psi} + \eta_3 + \\ & + m_3^{\varphi} - u_3 \rho_{23} (\alpha_{23} - \beta_{23})] - [1 - (m_1^{\psi} + \xi_{12} \beta_{12})] \rho_{12} (\alpha_{23} - \beta_{23}) u_3 \xi_{23} \beta_{23} - \\ & - [1 - (m_3^{\psi} + \eta_3 + m_3^{\varphi}) + u_3 \rho_{23} \xi_{23} (\alpha_{23} - \beta_{23})] \rho_{12} (\alpha_{12} - \beta_{12}) u_2 \xi_{12} \beta_{12}. \end{aligned}$$

В том случае, когда рационы питания популяций B_2 и B_3 далеки от максимальных, выражение (6.1.7) упрощается до

$$\frac{Y_3}{P_1} = \frac{m_3^{\varphi} u_2 u_3 \xi_{12} \xi_{23} \beta_{12} \beta_{23}}{(m_1^{\psi} + \xi_{12} \beta_{12}) (m_2^{\psi} + \eta_2 + \xi_{23} \beta_{23}) (m_3^{\psi} + \eta_3 + m_3^{\varphi})}. \quad (6.1.8)$$

Подстановка в формулу (6.1.7) числовых значений коэффициентов, как это уже делалось для двухзвенной трофической цепи

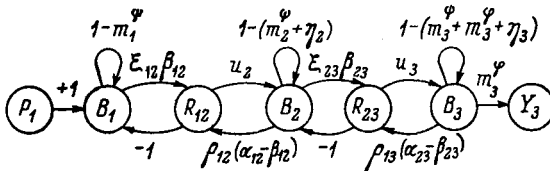


Рис. 6.2. Граф трофической цепи, состоящей из трех популяций.

(6.1.4), приводит к значениям эффективности использования первичной продукции в 1.5—2%, что находится не очень далеко от величин, полученных экспериментальными методами для сходных систем (Винберг, 1962).

Рассмотрим далее случай, когда две популяции (B_2 и B_3) используют в качестве корма особей одной и той же популяции B_1 , причем промысловому вылову подвергается лишь популяция B_2 (рис. 6.3). Из правила несоприкасающихся контуров следует:

$$\frac{Y_2}{P_1} = \frac{\Pi_1 (1 - \Sigma_1 L)}{1 - \Sigma_2 L + \Sigma_3 LL}, \quad (6.1.9)$$

где $\Pi_1 = m_3^{\varphi} u_2 \xi_{12} \beta_{12}$ — прямой путь от P_1 к Y_2 ; $\Sigma_1 L = L_6 + L_7$ — сумма контуров, не касающихся пути Π_1 ; $\Sigma_2 L$ — сумма всех контуров; $\Sigma_3 LL$ — сумма всех попарных произведений несоприкасающихся контуров.

После преобразований формулы (6. 1. 9) получаем

$$\frac{Y_2}{P_1} = \frac{\Pi_1 (1 - L_6 - L_7)}{(1 - L_6 - L_7) [(1 - L_1) (1 - L_3 - L_4) - L_2 (1 - L_4) + L_5 (L_1 + L_2 - 1) (1 - L_7)]} \cdot \quad (6. 1. 10)$$

Для случая, когда рационы питания существенно отличаются от максимальных, формула (6. 1. 10) принимает вид

$$\frac{Y_2}{P_1} = \frac{m_2^\psi u_2 \xi_{12} \beta_{12}}{(m_1^\psi + \xi_{12} \beta_{12} + \xi_{13} \beta_{13}) (m_2^\psi + m_2^\varphi + \eta_2)} \cdot \quad (6. 1. 11)$$

Выражения (6. 1. 10) и (6. 1. 11) показывают, что увеличение эффективности использования продукции P_1 связано с увеличением

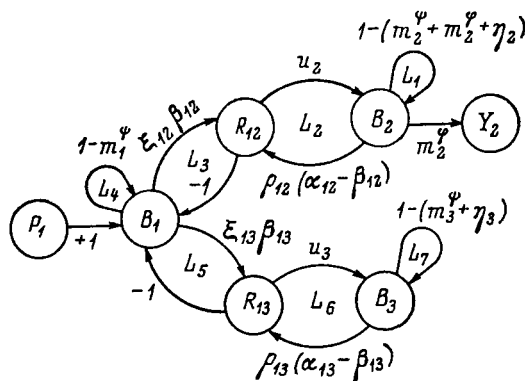


Рис 6.3. Граф сообщества, в котором две популяции B_2 и B_3 находятся в конкурентных пищевых отношениях.

смертности (m_3^ψ) и трат на обмен (η_3) у особей конкурирующей популяции. В простейшем случае (6. 1. 11) влияние конкурента проявляется через доступность (ξ_{13}) и степень близости реального рациона к максимальному (β_{13}) у популяции B_3 , причем важную роль играет не столько абсолютная величина этих коэффициентов, сколько их соотношение у популяций B_2 и B_3 .

Перейдем к рассмотрению несколько более сложного примера, когда популяция B_3 , питающаяся тем же кормом, что и популяция B_2 , служит кормовым объектом для B_2 (рис. 6.4). Подобная ситуация может возникнуть, например, при наличии в водоеме хищного зоопланктона, поедающего фильтраторов, когда и те и другие в свою очередь являются кормом для рыб. При изучении такой системы совершенно естественно встает вопрос о роли промежуточного трофического звена (B_3), о том, полезна или вредна эта популяция с точки зрения эффективности использования энергии для всей системы с входом P_1 и выходом Y_2 .

Чтобы не выписывать простых по структуре, но излишне громоздких формул, разберем некоторые частные случаи. Предположим, что прямое взаимодействие популяций B_2 и B_1 находится в состоянии, далеко от удовлетворения максимального рациона, а кормовые отношения между B_3 и B_1 и между B_2 и B_3 обеспечивают полное удовлетворение пищевых потребностей ($\alpha_{12} = \beta_{12}$, $\beta_{13} = 0$, $\beta_{32} = 0$). Такую ситуацию можно интерпретировать как высокую степень избирательности питания особей популяции B_2 по отношению к B_1 и легкую доступность и относительное обилие особей популяции B_3 для особей B_2 , являющихся по отношению к ним хищниками. При таких предположениях имеем

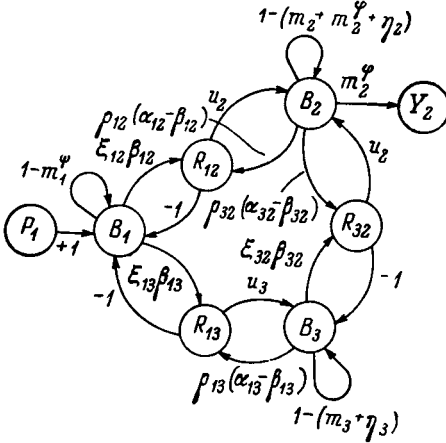


Рис. 6. 4. Граф сообщества, в котором популяция B_3 играет роль промежуточного трофического звена.

Из формулы (6. 1. 12) следует, что повышение смертности особей промежуточного трофического звена (m_3^ψ) ведет к сокращению полезного выхода системы (Y_2). Это означает, что при указанных выше предположениях уничтожение или подрыв популяции B_3 вреден, если поставлена задача получения максимального вылова особей популяции B_2 .

$$\frac{Y_2}{P_1} = \frac{m_2^\varphi u_2 \epsilon_{12} \beta_{12}}{(m_1^\psi + \epsilon_{12} \beta_{12})(m_2^\psi + m_2^\varphi + \eta_2 - u_2 \rho_{32} \alpha_{32}) + \frac{u_2 \epsilon_{12} \beta_{12} \rho_{32} \rho_{31} \alpha_{32} \alpha_{31}}{u_3 \rho_{13} (\alpha_{13} - \beta_{13}) - (m_3^\psi + \eta_3)}} \quad (6. 1. 12)$$

Положение существенно изменяется при принятии допущения о том, что популяция B_2 удовлетворяет свои пищевые потребности в особях популяции B_1 почти полностью, а в популяции B_3 поедаются все доступные экземпляры. Между популяциями B_3 и B_1 также предполагается состояние пищевых отношений, при котором величины максимальных рационов далеки от реальных ($\alpha_{13} = \beta_{13}$, $\alpha_{32} = \beta_{32}$, $\beta_{12} = 0$). В этой ситуации эффективность использования энергии в системе определится как:

$$\frac{Y_2}{P_1} = \frac{m_2^\varphi}{\frac{(m_1^\psi + \epsilon_{13} \beta_{13})(m_2^\psi + m_2^\varphi + \eta_2 - u_2 \rho_{12} \alpha_{12})(m_3^\psi + \eta_3 + \epsilon_{32} \beta_{32})}{u_2 u_3 \epsilon_{13} \beta_{13} \epsilon_{32} \beta_{32}} - \rho_{12} \alpha_{12}} \quad (6. 1. 13)$$

В данном случае для повышения энергетической эффективности системы целесообразно подавление популяции B_3 . В промежуточных случаях, когда пищевые отношения находятся не в столь крайних и резко отличных друг от друга степенях напряженности, решение о полезности или вредности промежуточного трофического звена с энергетической точки зрения легко может быть принято при знании конкретных численных значений коэффициентов.

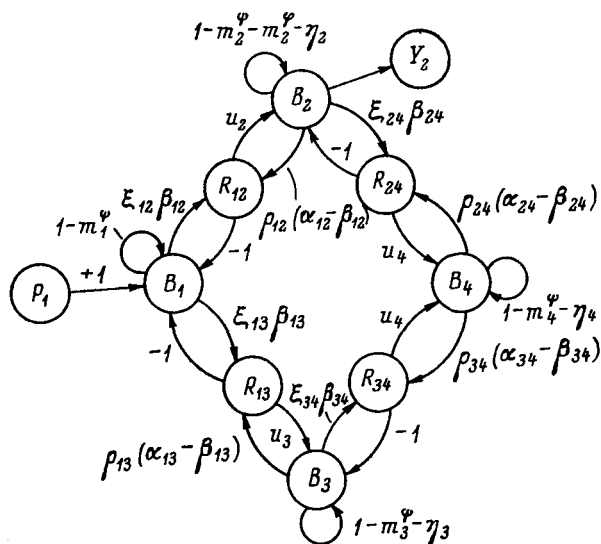


Рис. 6.5. Граф сообщества, состоящего из кормовой базы (B_1), двух конкурирующих популяций (B_2 и B_3) и популяции хищников (B_4).

Рассмотрим пример трофической сети (рис. 6.5), состоящей из четырех популяций. Особи популяций B_2 и B_3 являются потребителями по отношению к кормовому объекту B_1 , а особи популяции B_4 — хищниками, поедающими животных, относящихся к популяциям B_2 и B_3 . Выходом системы будем считать биомассу выловленных особей популяции B_2 . Реальным прототипом такой системы послужило сообщество рыб в оз. Дальнем (раздел 7.2), где молодь красной (B_2) и колюшка (B_3) являются единственными представителями планктонофагов, а голец (B_4) поедает как молодь красной, так и колюшку.

Для такой системы существен вопрос о роли хищника (B_4): с одной стороны, его влияние вредно, так как он уничтожает особи промысловой популяции (B_2), с другой стороны, хищник подавляет пищевого конкурента (B_3) промысловой популяции, улучшая тем самым условия ее питания.

Как и в предыдущем примере, ограничимся для сохранения наглядности получаемых формул рассмотрением только крайних частных случаев. Предположим, что $\alpha_{12}=\beta_{12}$, $\alpha_{13}=\beta_{13}$, $\alpha_{34}=\beta_{34}$ и $\beta_{34}=0$, т. е. питание хищника (B_4) за счет промысловой популяции происходит при удовлетворении максимальных рационов, а все остальные кормовые отношения складываются таким образом, что реальные рационы далеки от максимальных. В этом случае

$$\frac{Y_2}{P_1} = \frac{m_3^{\varphi} \left[u_2 \xi_{12} \beta_{12} - \frac{u_3 u_4 \xi_{13} \xi_{34} \beta_{13} \beta_{34} \alpha_{34}}{(m_3^{\psi} + \eta_3 + \xi_{34} \beta_{34}) (m_4^{\psi} + \eta_4 - u_4 \rho_{24} \alpha_{24})} \right]}{(m_1^{\psi} + \xi_{12} \beta_{12} + \xi_{13} \beta_{13}) (m_2^{\psi} + m_2^{\varphi} + \eta_2)}. \quad (6.1.14)$$

При принятых предположениях всякое увеличение смертности хищника (m_4^{φ}) ведет к увеличению вылова (Y_2) и уменьшению биомассы популяции B_4 повышает эффективность полезного использования энергии в рассматриваемой системе.

К такому же заключению можно прийти, если предположить, что отношения между B_3 и B_1 и между B_4 и B_3 находятся в такой стадии, когда поедается весь доступный корм, а в остальных пищевых взаимоотношениях системы потребители могут удовлетворить свои максимальные рационы ($\beta_{12}=0$, $\beta_{24}=0$, $\alpha_{13}=\beta_{13}$, $\alpha_{34}=\beta_{34}$). Для этого случая имеет место соотношение

$$\frac{Y_2}{P_1} = m_2^{\varphi} \cdot \left[\frac{(m_1^{\psi} + \xi_{13} \beta_{13}) (u_2 \rho_{12} \alpha_{12} - m_2^{\psi} - m_2^{\varphi} - \eta_2) \times}{u_3 u_4 \xi_{13} \xi_{34} \beta_{13} \beta_{34} \rho_{24} \alpha_{24}} \frac{(m_3^{\psi} + \eta_3 + \xi_{34} \beta_{34}) (m_4^{\psi} + \eta_4 - u_4 \rho_{24} \alpha_{24})}{u_3 u_4 \xi_{13} \xi_{34} \beta_{13} \beta_{34} \rho_{24} \alpha_{24}} - \rho_{12} \alpha_{12} \right]^{-1}. \quad (6.1.15)$$

Заметим, что в формуле (6.1.15) член $(u_2 \rho_{12} \alpha_{12} - m_2^{\psi} - m_2^{\varphi} - \eta_2)$ положителен, так как он представляет собой относительное количество энергии, потребляемой хищником за счет популяции B_2 . Аналогично и член $(m_4^{\psi} + \eta_4 - u_4 \rho_{24} \alpha_{24})$ не может быть отрицательным, поскольку в рационе хищника всегда какую-то долю составляют особи популяции B_3 .

Рассмотрим случай, который в некотором отношении противоположен только что описанному. Пусть $\alpha_{12}=\beta_{12}$, $\alpha_{24}=\beta_{24}$, $\beta_{13}=0$ и $\beta_{34}=0$, т. е. пищевые отношения, связанные с популяцией B_2 , отличаются прямым соотношением между количеством доступной и съеденной пищи, а в трофических отношениях, связанных с B_3 , существенно только изъятие поедаемых особей для популяций жертв, кормовые же потребности полностью удовлетворяются. В такой ситуации энергетическая эффективность системы выражается следующей формулой:

$$\frac{Y_2}{P_1} = \frac{m_3^{\varphi} u_2 \xi_{12} \beta_{12}}{(m_1^{\psi} + \xi_2 \beta_2) (m_2^{\psi} + m_2^{\varphi} + \eta_2 + \xi_{24} \beta_{24}) + \frac{u_2 u_4 \xi_{12} \xi_{24} \beta_{12} \beta_{24} \alpha_{13} \alpha_{34} \rho_{13} \rho_{34}}{(m_4^{\psi} + \eta_4 - u_4 \rho_{34} \alpha_{34}) (u_4 \rho_{13} \alpha_{13} - m_3^{\psi} - \eta_3)}}. \quad (6.1.16)$$

Из соотношения (6. 1. 16) явствует, что при принятых предположениях увеличение биомассы хищника влечет за собой увеличение вылова промысловой популяции (Y_2). Это и есть тот случай, когда уничтожение хищника нецелесообразно с точки зрения наилучшего промыслового использования жертв (B_2).

Заканчивая рассмотрение свойств системы из четырех популяций, отметим, что при одинаковом крайнем состоянии всех пищевых взаимодействий ($\beta_{12}=\beta_{13}=\beta_{24}=\beta_{34}=0$ или $\alpha_{12}=\beta_{12}$, $\alpha_{13}=\beta_{13}$, $\alpha_{24}=\beta_{24}$, $\alpha_{34}=\beta_{34}$) величина биомассы хищника безразлична по отношению к вылову Y_2 . То же можно сказать и о случае, когда $\alpha_{12}=\beta_{12}$, $\alpha_{13}=\beta_{13}$, $\alpha_{24}=\beta_{24}$, $\beta_{34}=0$. При промежуточных состояниях пищевых отношений в рассматриваемом сообществе влияние хищника на энергетическую эффективность системы удобнее определять, исходя из конкретных числовых значений коэффициентов, а не выводя громоздкие аналитические зависимости.

Ряд примеров можно было бы продолжить, однако задача не в том, чтобы получить расчетные формулы для всех возможных ситуаций (что явно невозможно), а в том, чтобы показать, как, основываясь на элементарных положениях теории графов, можно исследовать свойства достаточно сложных сообществ без решения систем дифференциальных или конечноразностных уравнений. Однако не следует переоценивать возможностей предложенного метода — с его помощью нельзя, например, изучить переходные режимы сообщества как реакции на резкое изменение условий внешней среды. Кроме этого, надо учитывать, что полученные соотношения отражают лишь равновесное, установившееся состояние системы. Широкое варьирование параметрами сообщества также в некоторых случаях может привести к заведомо неверным результатам, так как предположение о линейности зависимостей между элементами системы будет при значительном отклонении от положения равновесия излишне грубым.

Основное достоинство предлагаемой методики оценки свойств сообществ — наглядность, простота математического аппарата и малая трудоемкость вычислительных работ. Эти качества особенно ценны при изучении сложных трофических сетей и сообществ, состоящих из значительного числа популяций.

6.2. МОДЕЛИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ НА ЦИФРОВОЙ ВЫЧИСЛИТЕЛЬНОЙ МАШИНЕ

Рассмотренные в главе 1 примеры моделирования сообществ на ЭВМ далеки от совершенства и оставляют достаточное поле деятельности для дальнейших поисков в этом направлении. Необходимо отказаться от слишком грубой аналогии между пищевым взаимодействием животных и химическим законом действующих масс (Герфинкель, 1964). Ограничения, налагаемые на модель сообщества или биоценоза при представлении ее в виде системы ли-

нейных дифференциальных уравнений (Полетаев, 1966), также слишком сильно искажают биологическую сущность происходящих явлений, особенно при больших отклонениях от стационарного состояния биоценоза. Нелинейный характер связей в биоценозе или экосистеме удачно отражен в модели Г. Г. Винберга и С. И. Анисимова (1966), однако наличие жестких ограничений величин биомасс популяций лишает динамику этой системы многих черт, характерных для природных экосистем, например, высокой чувствительности и приспособляемости к изменению внешних условий.

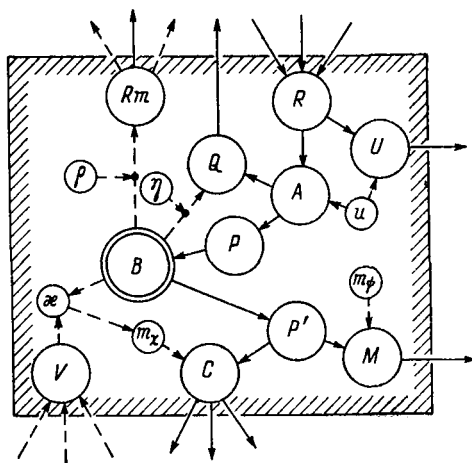


Рис. 6.6. Обобщенная блок-схема популяции как элемента сообщества.

*Сплошные линии — энергетические связи;
прерывистые линии — информационные.*

В настоящем разделе делается попытка создания универсальной модели, пригодной для моделирования сообществ с любым числом популяций. Блок-схема популяции, входящей в сообщество, приведена на рис. 6.6. Состояние популяции определяется биомассой (B). Все основные соотношения приведены в главе 2 (разделы 2.4 и 2.5).

В сообществе информационные связи от пищевых потребностей (Rm) одной популяции идут к давлению хищников по отношению к другим популяциям (V), если же эта связь замыкается на ту же самую популяцию, откуда она вышла, то имеет место каннибализм. Каждой информационной связи соответствует энергетическая связь, направленная в обратную сторону. На рис. 6.7 приведены примеры структур сообществ, начиная с самого элементарного, состоящего всего из одной популяции. На этих схемах символами

B_1, B_2 и т. д. обозначены популяции, входящие в сообщество, S — внешний источник питания (например, фитопланктон), F — интенсивность промыслового воздействия, а Y — вылов.

Структура сообщества задается в виде матрицы трофических отношений ν , нумерация строк которой соответствует нумерации потребителей пищи, а нумерация столбцов — нумерации источников питания. Следовательно, для сообщества, состоящего из n популяций и s внешних источников питания, размерность матрицы трофических связей будет $n \times (n+s)$. Элемент матрицы ν_{ij} пред-

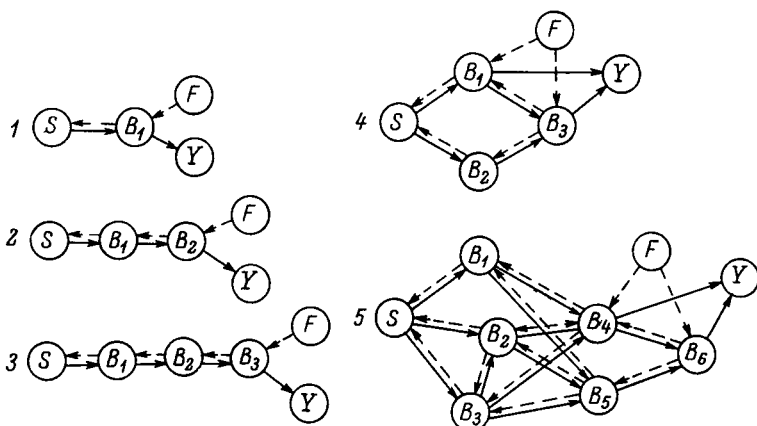


Рис. 6. 7. Блок-схемы элементарных сообществ (варианты 1—5).

Обозначения те же, что на рис. 6.6.

ставляет собой ту долю, которую составляет биомасса особей j -й популяции сообщества в питании i -й популяции. Например, для сообщества 5-го варианта (рис. 6. 7) матрица трофических связей имеет вид:

$$\nu = \begin{vmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0.4 & 0 & 0 & 0 & 0.6 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0.3 & 0.4 & 0.3 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.1 & 0.3 & 0.6 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.4 & 0.6 & 0 & 0 \end{vmatrix} \quad (6. 2. 1)$$

Заметим, что матрица трофических связей является аналогом матрицы элективности питания, рассмотренной в разделе 4.2 при описании отношений каннибализма в изолированной популяции окуня.

В табл. 6.1 приведен алгоритм функционирования модели сообщества, записанный на языке АЛГОЛ-60. Работа программы начинается с ввода числа n — количества популяций в сообществе,

Моделирующий алгоритм сообщества водных животных

```

1 begin integer n;
2 read (n);
3 begin real array v, Rm, R [1:n, 1:n+1],
4   ξ, δ, pχ [1:n+1],
5   B, η, U, M, α, β, pψ, u, f, Y [1:n];
6   real S, Ys, F, VS;
7   integer t, tm, j, i;
8   procedure SPEKT (x);
9     integer x;
10    begin real ΔBm;
11    ΔBm := α [x] × exp (-β [x] × B [x]);
12    for i := 1 step 1 until n+1 do
13      Rm [x, i] := v [x, i] × B [x] ×
14      (ΔBm + η [x])/u [x]
15    end;
16  procedure ACT (x);
17  integer x;
18  begin real V; V := 0;
19  for i := 1 step 1 until n do
20    V := V + Rm [i, x];
21  V := V + f [x] × F;
22  if (V = 0) ∨ (B [x] = 0) then
23    begin pχ [x] := 0; δ [x] := 0 end else
24    begin pχ [x] := ξ [x] × (1 - exp (-ξ [x] × V/B [x]));
25      δ [x] := pχ [x]/(V/B [x])
26    end
27  end;
28  procedure POPUL (x);
29  integer x;
30  begin real P, RR; RR := 0;
31  for i := 1 step 1 until n+1 do
32    begin R [x, i] := Rm [x, i] × δ [i];
33    RR := RR + R [x, i]
34  end;
35  P := RR × u [x] - η [x] × B [x];
36  U [x] := RR × (1 - u [x]);
37  Y [x] := f [x] × F × δ [x];
38  M [x] := B [x] × pψ [x];
39  B [x] := B [x] × (1 - pψ [x]) × (1 - pχ [x]) + P - Y [x]
40  end;
41  read (B, η, α, β, ξ, pψ, u, v, S, f, F, tm);
42  for t := 1 step 1 until tm do
43  begin
44    Ys := 0; VS := 0;
45    for j := 1 step 1 until n do
46      SPEKT (j);
47    for j := 1 step 1 until n do
48      begin ACT (j);
49        VS := VS + Rm [j, n+1]
50      end;
51    if (VS = 0) ∨ (S = 0) then
52      pχ [n+1] := δ [n+1] := 0 else
53      begin pχ [n+1] := ξ [n+1] ×
54        (1 - exp (-VS × ξ [n+1]/S));
55        δ [n+1] := pχ [n+1]/(VS/S)

```

```

56      end;
57      for j: = 1 step 1 until n do
58          begin POPUL (j);
59              Ys: = Ys + Y [j]
60          end;
61          print (t, B, R, Ys)
62      end
63  end
64 end

```

эта информация необходима для распределения оперативной памяти машины.

В программе выделено три процедуры СРЕКТ, АСТ и POPUL. Процедура СРЕКТ производит определение максимального относительного прироста биомассы популяции (ΔBm), который принят зависящим от биомассы популяции и от коэффициентов α и β . По величине ΔBm и по удельным тратам на обмен (γ) нетрудно с учетом коэффициента переваривания и усвоения пищи (u) определить максимальный рацион (Rm) и распределить его по источникам получения пищи, согласно матрице трофических отношений (v).

Процедура АСТ собирает и суммирует все пищевые потребности в особях данной популяции со стороны других популяций сообщества. Для популяции с индексом, который является параметром этой процедуры, вычисляется давление хищников (V), причем действие промысла с интенсивностью F и селективностью f приравнивается к действию хищников. Из-за такого рассмотрения величина F приобретает смысл, аналогичный смыслу максимального рациона, и ее можно рассматривать как предельные технические возможности рыбодобывающей промышленности. Сопоставляя величину внешнего давления на популяцию с наличной биомассой популяции, можно по соотношению (2. 5. 8) найти коэффициент смертности от воздействия хищников и промысла ($p\chi$), а также коэффициент удовлетворения пищевых потребностей (δ). При этом коэффициент ξ отражает свойство доступности особей данной популяции для хищников или промысла.

Процедура POPUL служит для перехода популяции из одного состояния в следующее. Процедура осуществляет определение и суммирование всех компонентов спектра питания (R_{ij}) для вычисления общего количества потребленной пищи (RR). Далее устанавливается продукция популяции (P). Вычисляются все компоненты энергетического баланса популяции — неувоенная и непереваренная пища (U), траты на обмен (Q), биомасса особей, погибших от старости и иных причин, не связанных с промыслом и воздействием хищников (M), биомасса выловленных особей (Y) и биомасса особей, съеденных хищниками. Затем по балансовому соотношению (2. 4. 9) находится изменение биомассы популяции.

Это изменение, естественно, может быть положительным или отрицательным.

Собственно работа моделирующего алгоритма заключается в применении ко всем популяциям сообщества сначала процедуры СПЕКТ. Этим устанавливается распределение максимальных рационов. Затем снова ко всем популяциям применяется процедура АСТ для выяснения суммарного давления всех хищников и промысла на каждую популяцию сообщества. Одновременно вычисляется и давление на внешние источники питания (VS).

Применение процедуры POPUL ко всем популяциям позволяет

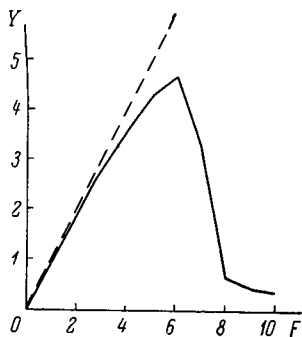


Рис. 6.8. Зависимость вылова (Y) особей популяции B_2 (2-й вариант) от интенсивности промысла (F).

Прерывистая линия — предельные технические возможности промысла, служащие мерой его интенсивности.

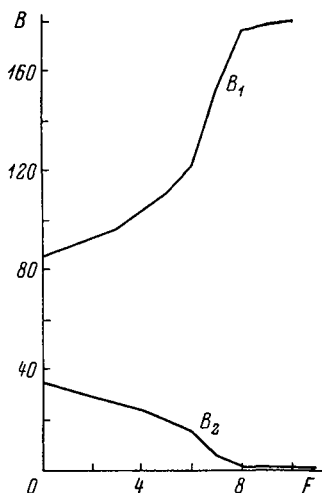


Рис. 6.9. Зависимость биомасс популяций B_1 и B_2 от интенсивности промысла (F) (2-й вариант).

определить изменения биомасс популяций, а также подготовить данные для определения суммарного вылова (Y_s).

Сообщество из одной популяции использовалось для отладки программы, поэтому сразу перейдем к результатам исследования сообщества 2 (рис. 6.7), которое представляет собой элементарную пару популяций с взаимодействием типа «хищник—жертва». При небольших интенсивностях рыболовства (рис. 6.8) вылов почти полностью соответствует техническим возможностям промысла. Однако с ростом промыслового воздействия разрыв между этими величинами все возрастает, пока не достигается некоторая критическая точка ($F=6$ на рис. 6.8), после которой увеличению интенсивности промысла соответствует уже не увеличение, а уменьшение вылова. Характерно, что при очень высоких интенсивностях

промысла вылов стремится стабилизироваться на очень низком уровне. Этот эффект объясняется недоступностью части особей популяции для промыслового воздействия.

Биомасса популяции, подвергающейся промысловому воздействию (рис. 6. 9), сокращается с ростом интенсивности рыболовства. Биомасса же популяции, которая служит кормовой базой для популяции промысловой рыбы, возрастает по мере усиления промысла, причем наиболее быстрый рост биомассы наблюдается при переходе от режима «недолова» к режиму «перелова» промысловой популяции.

Третий вариант схемы сообщества (рис. 6. 7) характерен тем, что при усилении промыслового воздействия на популяцию B_3 ее биомасса постепенно снижается. Вместе с этим биомасса популяции B_2 , которая является кормовым объектом для особей популяции B_3 , неуклонно возрастает с уменьшением давления хищников. В свою очередь популяция B_1 отвечает на усиление промыслового воздействия на популяцию B_3 сокращением своей биомассы. При этом существенно, что и абсолютное и относительное сокращение биомассы популяции B_1 из-за возрастающего воздействия со стороны популяции B_2 значительно больше, чем такие же изменения биомассы популяции B_3 , находящейся под непосредственным влиянием промысла. Иными словами, трофическая цепь при воздействии на последнее звено действует как усилитель.

Рассмотрим 4-й вариант структуры сообщества (рис. 6. 7), в котором промысловое воздействие оказывается в отличие от предыдущих вариантов не на одну, а на две популяции (B_1 и B_3), причем B_3 — хищник по отношению к B_1 . Необлавливаемая популяция (B_2) находится в конкурентных отношениях с популяцией B_1 и ее особи служат кормом для особей популяции B_3 .

Зависимость вылова (Y) от интенсивности (F) и селективности (f) промысла является в этом случае более сложной, чем в предыдущих примерах (рис. 6. 10). При облове главным образом особей популяции хищников ($f=0.2$) кривая вылова достигает локального максимума при $F=5$; более высокие интенсивности промысла соответствуют режиму «перелова» в отношении популяции B_3 и режиму «недолова» в отношении популяции B_1 . При большем

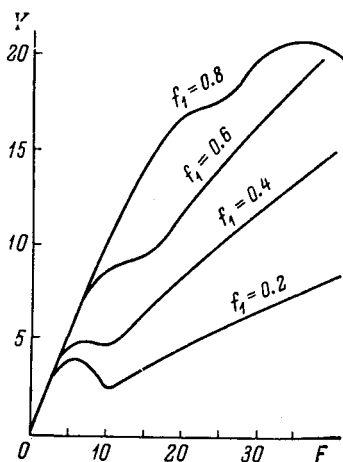


Рис. 6.10. Зависимость суммарного вылова (Y) особей популяций B_1 и B_3 от избирательности вылова особей популяции B_1 (f) и интенсивности промысла (F) (4-й вариант).

содержании в вылове особей популяции B_1 описанный локальный максимум вырождается в перегиб кривой вылова, соответствующий такой интенсивности промысла F , при которой практически исчерпываются промысловые возможности популяции B_3 .

Биомасса популяции хищников B_3 различно реагирует на изменение селективности промысла в зависимости от его интенсивности. При малых F перенос основной тяжести промысла на популяцию B_1 приводит к увеличению биомассы популяции хищников (B_3). Однако при высокой интенсивности промысла такое же изменение селективности приводит к обратному результату — биомасса хищника сокращается, это связано с тем, что ухудшаются условия питания особей популяции B_3 .

Необлавливаемая популяция B_2 существенно увеличивает свою биомассу при всяком усилении промысла. При малых F имеет значение промысловое изъятие хищника, а при больших F существенную роль начинает играть подавление конкурирующей популяции (B_2).

Популяция B_1 может увеличивать свою биомассу с усилением промысла в тех случаях, когда основной вылов происходит за счет хищника ($f=0.2$). В противном случае наблюдается сокращение биомассы популяции B_1 с усилением промыслового воздействия.

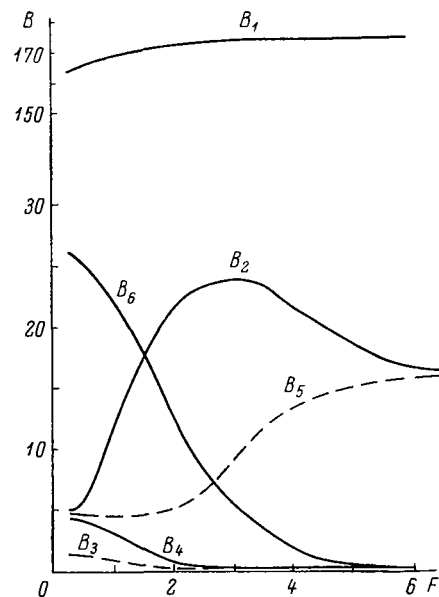


Рис. 6.11. Зависимость биомасс (B) популяций в сообществе (5-й вариант) от интенсивности промысла (F).

Перейдем к рассмотрению несколько более сложного сообщества из шести популяций (рис. 6. 7, вариант 5). За счет продуцентов (S) питаются особи популяций B_1 — B_3 (прототипами их послужили популяции зоопланктонных организмов). Кроме этого, особи популяции B_2 являются хищниками по отношению к популяции B_3 .

Рыбы-планктонофаги представлены в гипотетическом моделируемом сообществе двумя популяциями: B_4 — промысловая рыба и B_5 — непромысловая рыба. Хищные рыбы (B_6) также являются объектом промысла.

Параметры популяций, принятые весьма ориентировочно, даны ниже:

i	...	1	2	3	4	5	6
η	...	0.30	0.30	0.30	0.25	0.25	0.20
ξ	...	0.7	0.8	0.7	0.8	0.7	0.8
α	...	1.0	2.0	1.5	1.0	2.0	1.0
β	...	0.01	0.05	0.03	0.08	0.08	0.10
$p\psi$...	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.05
u	...	0.7	0.7	0.7	0.8	0.8	0.8

Матрица ν приведена выше (6.2.1). Количество энергии, поступающей в систему, принимается постоянным.

При отсутствии промысла или при слабом промысловом воздействии (рис. 6.11, 6.12) наиболее напряженными в трофическом

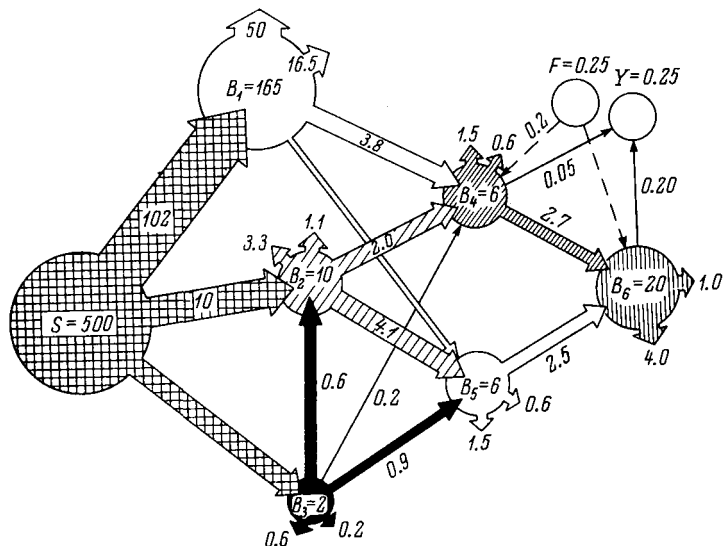


Рис. 6.12. Энергетические потоки в сообществе (5-й вариант) при слабом промысловом воздействии.

Величины биомассы популяций и энергетических потоков даны в условных энергетических единицах; для каждой популяции отмечены величины трат на обмен и потерь на отмирание особей.

отношении местами сообщества являются популяции B_2 и B_4 , а наименее напряженным — популяция B_6 . То, что биомасса популяции хищных рыб несколько превосходит биомассу планктонофагов, — следствие более низких трат на обмен, лучшего усвоения пищи и меньшей естественной смертности, принятой, возможно несколько неоправданно, для популяции B_6 .

С увеличением интенсивности промысла ($F=2$) в первую очередь сокращается биомасса популяции B_4 , которая подвергается двойному воздействию со стороны хищников (B_6) и промысла. Одновременно снижается и биомасса самих хищников,

составляющих основу вылова (рис. 6. 13). В связи с подавлением популяции B_4 основное питание рыб популяции B_6 происходит за счет непромысловой рыбы (B_5), биомасса которой от этого несколько снижается.

Уменьшение потребления особей популяции B_2 рыбами-планктонофагами приводит к росту биомассы этой популяции. Напряженное положение популяции B_3 сохраняется из-за возрастающего воздействия хищного зоопланктона (B_2), поэтому биомасса этой популяции остается неизменной. Что касается популяции B_1 ,

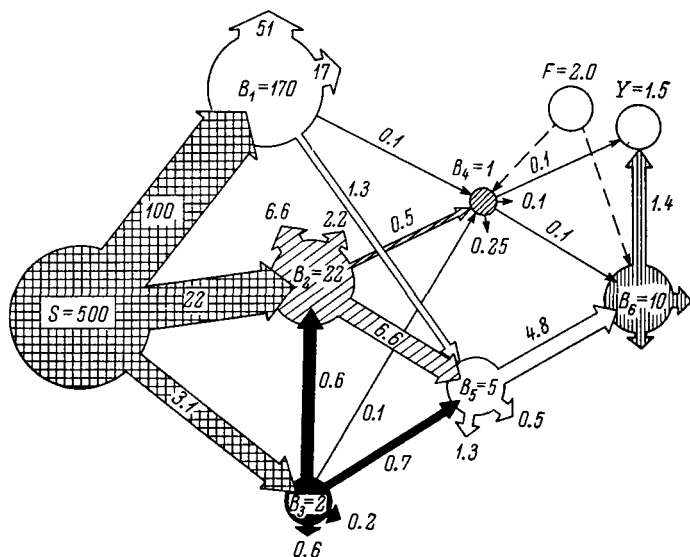


Рис. 6. 13. Энергетические потоки в сообществе (5-й вариант) при промышленном воздействии, близком к оптимальному.

Обозначения те же, что на рис. 6.12.

которая слабо используется рыбами-планктонофагами, то ее биомасса возрастает в связи с усилением промысла незначительно.

Обратим внимание на то, что наиболее эффективное использование сообщества (с точки зрения вылова промысловых рыб) связано с упрощением трофической сети и выделением главного пути передачи энергии в сообществе от S к B_2 , от B_2 к B_5 , от B_5 к B_6 и на вылов. Остальные пути передачи энергии имеют лишь вспомогательный характер.

При дальнейшем усилении промышленного воздействия (рис. 6.14) наступает режим явного «перелома». Популяция B_4 практически перестает существовать, а популяция B_6 имеет крайне незначительную биомассу. Вылов резко сокращается ($Y=0.04$ при $F=4$). Биомасса популяции непромысловой рыбы

(B_6), на которую теперь почти не воздействуют хищники, существенно возрастает. Несколько сокращается по сравнению с предыдущим случаем биомасса популяции хищного зоопланктона (B_2) из-за возросших запросов со стороны популяции непромысловый рыбы.

Характерно, что рассмотренные изменения промысловой ситуации почти не сказались на биомассе популяции B_3 . Все продук-

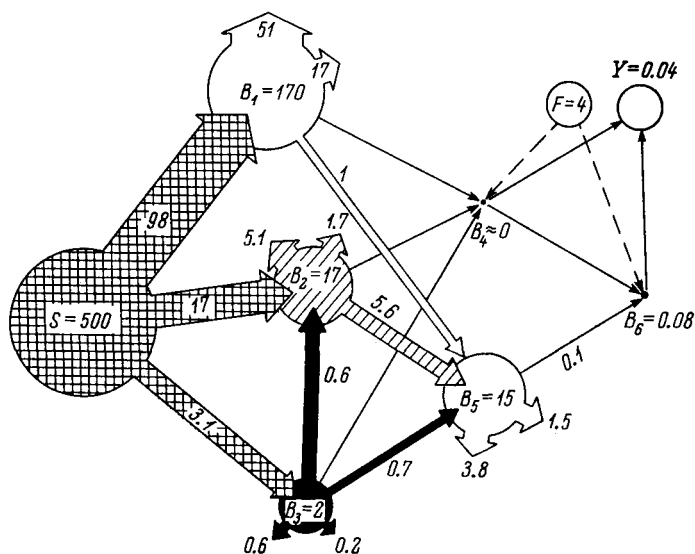


Рис. 6. 14. Энергетические потоки в сообществе (5-й вариант) при излишне сильном промысловом воздействии.

Обозначения те же, что на рис. 6.12.

ционные возможности этой популяции исчерпаны хищничеством со стороны популяций B_2 и B_3 , потребности которых намного превосходят биомассу популяции B_3 . Трофозокологический коэффициент по отношению к этой популяции всегда больше единицы ($\kappa=5-6$).

Таким образом, показана возможность исследования статических и динамических характеристик сообществ водных животных с трофической сетью любой степени сложности. Правда, этот результат достигается за счет упрощения элемента сообщества — состояние популяции описывается только одной переменной — биомассой.

МОДЕЛИ КОНКРЕТНЫХ СООБЩЕСТВ

7.1. МОДЕЛЬ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ПОПУЛЯЦИИ ЗООПЛАНКТОНА И МОЛОДИ ОКУНЯ В ОЗ. РАЗДЕЛЬНОМ

Разбираемая в настоящем разделе модель была создана для решения вопроса о причинах смертности молоди окуня. Поэтому, прежде чем перейти непосредственно к изложению принципов построения модели, целесообразно кратко рассмотреть саму проблему, побудившую заняться подобным моделированием (Меншуткин, Жаков, Умнов, 1968).

Причины, вызывающие высокую смертность молоди промысловых рыб, различны, тем не менее можно с уверенностью сказать, что обеспеченность пищей в период перехода личинок от желточного к активному питанию для всех массовых форм как морских, так и пресноводных имеет важное значение. Этот период в жизни рыб еще в конце прошлого века привлек к себе внимание ихтиологов (Fabre-Demerque, Vietrix, 1897), получив название «критического». Обзор современных работ о причинах смертности молоди рыб сделан Марром (Marr, 1956) и более полно Г. В. Никольским (1966).

После Йорта (Hjort, 1914), высказавшего предположение о зависимости выживания молоди рыб от обеспеченности их кормом на ранних стадиях развития, значительная часть ихтиологов направляет свои усилия на выявление количественной зависимости между численностью отдельных поколений рыб и кормовыми условиями во время формирования этих поколений (Einsele, 1941; Soleim, 1942; Svårdson, 1949). Не желая умалить значение подобных исследований, надо отметить, что в них не раскрывается картина взаимодействия питающихся мальков и кормовой базы, а сама кормовая база выступает в весьма обобщенном виде.

Другим направлением в изучении взаимодействия молоди рыб и условий среды можно считать экологические исследования морфологического и гисто-физиологического профиля (Гербильский, 1957; Красюкова, 1958). В этих работах на основе картин анатомического и гистологического развития органов и тканей молоди рыб показано изменение возможностей ассимиляции организмом условий внешней среды. Процесс развития идет по этапам при адаптивно меняющихся коэффициентах избирательности пищи, как, впрочем, и других коэффициентов, описывающих взаимодействие особи с внешней средой. Это обязывает рассматривать кормовую базу как сложную систему (Боруцкий, 1960), состоящую из взаимодействующих популяций, и обращать внимание на ритмы развития этих популяций, их сукцессии, связывая эти явления с ритмикой развития молоди рыб.

При создании модели взаимодействия молоди рыб и корма в качестве объекта моделирования использовались конкретные популяции в конкретном водоеме.¹

В замкнутом оз. Раздельном площадью 5 га (Карельский перешеек) обитает только окунь (*Perca fluviatilis* L.). В 1960, 1962, 1964 и 1966 гг. в озере было отложено соответственно 2375, 2406, 2193, 1710 и 1942 кладки икры окуня. С учетом плодовитости это означает, что весной каждого года рождается 10—20 млн личинок. Определение абсолютной численности окуня в озере (Жаков, 1964) показывает, что число сеголеток не превышает нескольких тысяч.

Столь существенное отличие численности личинок от численности сеголеток становится особенно интересным в свете результатов опыта, проведенного в оз. Раздельном. В 1960—1962 гг. из озера извлекались все кладки окуневой икры. Общее количество ежегодно изымаемой икры составляло 100—112 кг, т. е. 15—17 млн икринок. В водоеме могли остаться лишь случайно пропущенные единичные кладки, составляющие несколько тысяч икринок. Между тем, как видно из приведенных выше цифр, численность половозрелых самок (численность кладок) в 1966 г., т. е. через шесть лет после начала эксперимента, была лишь немногим меньше численности в 1960 г. Следовательно, имеет место огромная избыточность откладываемой икры. Основываясь на данных Б. И. Черфаса (1940), В. В. Гулина (1963), Е. В. Бурмакина и Л. А. Жакова (1961), можно предположить, что причина высокой смертности молоди заключается в каннибализме. Проверим это предположение.

Наблюдениями за питанием взрослых окуней в 1966 г. установлено, что каннибализм действительно имел место в первые

¹ Реальная ситуация, положенная в основу модели, изучалась Л. А. Жаковым (Вологодский педагогический институт), и в дальнейшем изложении используется фактический материал, полученный и обработанный этим исследователем.

две недели после выклева личинок. При этом встречаемость молоди в желудках взрослых окуней при массовом выклеве 24 мая составляла 2%. В конце периода желточного питания 30 мая она повысилась до 6%. В период активного питания личинок 3 июня встречаемость последних в желудках окуней старших возрастов увеличилась до 24%, но уже к 6 июня каннибализм почти прекратился. В среднем за весь период наблюдения каждый хищник захватывал

по 35 личинок. Если с завышением предположить, что 26% особей популяции по-

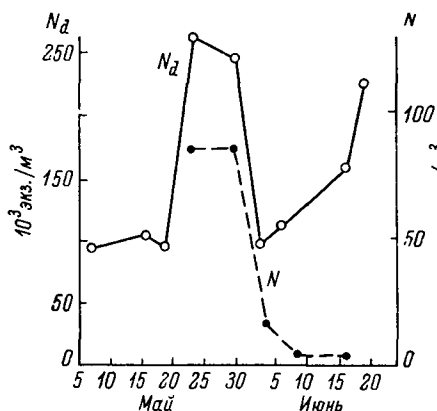


Рис. 7. 1. Численность кормовых организмов (N_d) и молоди окуня (N) в оз. Раздельном по наблюдениям 1966 г.

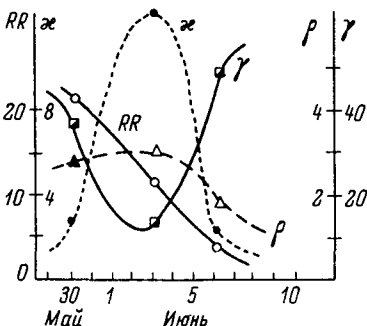


Рис. 7. 2. Суммарный рацион молоди окуня (RR), трофэкологический коэффициент (α), процент личинок с пустыми кишечниками (α) и среднее число кормовых организмов в желудке питающейся молоди окуня (β) в оз. Раздельном по наблюдениям 1966 г.

требляют ежесуточно по 200 личинок, то за 5 суток уничтожается лишь 1 млн. молоди. Между тем фактическая убыль происходила значительно интенсивнее.

В 1966 г. в озере появилось 13.4 млн. личинок. Количественный учет личинок, проведенный 30 мая, 3 и 6 июня, при котором пробы мальковой сетью брались по всему озеру на 60 станциях, показал, что первоначальная численность 13.4 млн, имевшая место 30 мая, сократилась до 7.1 млн к 3 июня, а к 6 июня упала до 2.3 млн. Из этого следует, что фактически наблюдавшаяся интенсивность убыли личинок не может быть объяснена только каннибализмом даже в том случае, если бы его размеры были значительно большими, чем в действительности. Неблагоприятных погодных или гидрохимических условий в рассматриваемый период не наблюдалось — это заставляет обратиться к рассмотрению пищевого фактора как причины смертности молоди окуня.

Период массового выклева личинок окуня совпадает с максимальной численностью кормовых организмов, и резкое падение

(рис. 7.2). Если бы убыль личинок окуня происходила по причинам, не связанным с обеспеченностью пищей, то величина трофоэкологического коэффициента сокращалась бы со временем, равно как и численность личинок с пустыми желудками. Однако в действительности наблюдается обратная картина, что заставляет признать пищевой фактор регулятором численности рыб на ранних этапах развития.

После установления принципиальной картины явления можно перейти к моделированию процесса взаимодействия молоди окуня и кормового объекта (табл. 7.1). Блок-схема модели представлена на рис. 7.3. В качестве кормового объекта рассматривается ведущая популяция зоопланктона оз. Раздельного — популяция диаптомуса (*Diaptomus graciloides*). Состояние популяции определяется численностью яиц (N_1), науплиусов (N_2), копеподитов (N_3) и взрослых (N_4). Доля особей, переходящих из одной стадии в следующую (a_1, a_2, a_3), обратно пропорциональна продолжительности стадии, причем учитывается температурная поправка ($\beta(\theta)$) по кривой Крюга. Модель популяции диаптомуса занимает строки 38—41 (табл. 7.1). Модели популяций планктонных ракообразных подобного типа были разобраны в разделе (5. 2).

Особенностью моделирования молоди окуня является рассмотрение распределения особей по весу внутри возрастной группы. Всего выделено 20 весовых групп молоди окуня от 5 до 100 мг. Количество мальков, переходящих за время от t до $t+1$ из i -й весовой группы в n -ю весовую группу (ΔN_{in}^{t+1}) определяется в зависимости от интегральной функции распределения приростов $\Phi(i, n)$:

$$\Delta N_{in}^{t+1} = N_i^t [\Phi(i, n+1) - \Phi(i, n)], \quad (7.1.1)$$

где N_i^t — численность особей, находящихся в i -й весовой группе в момент времени t ; а $\Phi(i, n+1)$ и $\Phi(i, n)$ — значения интегральной функции распределения приростов, соответствующие границам n -й весовой группы.

Отношение среднего прироста ($\overline{\Delta w}$), определяемого по формуле (2. 2. 9), к максимальному (Δw_m), который соответствует полному удовлетворению пищевых потребностей особи, выразится как

$$\Delta = \frac{\overline{\Delta w}}{\Delta w_m} = \frac{1}{\Delta w_m} [\delta \cdot \Delta w_m - (1 - \delta) q] = \delta - \frac{q}{\Delta w_m} (1 - \delta). \quad (7.1.2)$$

Введем новую переменную ϵ , определив ее как отклонение индивидуального прироста особи от среднего прироста всех особей данной весовой группы, причем за единицу измерения примем разность между максимальным и средним приростом:

$$\epsilon = \frac{\overline{\Delta w} - \Delta w}{\overline{\Delta w} - \Delta w_m} = \frac{\Delta - \frac{\Delta w}{\Delta w_m}}{\Delta - 1}. \quad (7.1.3)$$

**Моделирующий алгоритм взаимодействия молодежи окуня
с популяцией диантомуса**

```

1 begin integer i, t, n, tm; read (tm);
2 real array ΔWm, q, W [1:20], β [1:25],
3 N1, N2, N3, N4, θ [1:tm], N [1:tm + 1, 1:20];
4 real R, u, W2, W3, W4, a1, a2, a3, a4,
5 λ, N0, N10, N20, N30, N40, x, pχ, Δ;
6 real procedure Φ (n, i);
7 value n, i; integer n, i;
8 begin real a, ε;
9 a := (W [n] - W [i])/ΔWm [i];
10 if a > 1 then Φ := 1 else
11 if a < 2 × Δ - 1 then Φ := 0 else
12 begin if Δ = 1 then Φ := 1 else
13 begin ε := (Δ - a)/(Δ - 1);
14 Φ := 0.75 × (ε - (ε ↑ 3)/3) + 0.5
15 end
16 end
17 end;
18 read (ΔWm, q, W, β, θ, W2, W3, W4, a1, a2,
19 a3, a4, u, λ, N0, N10, N20, N30, N40);
20 N [3, 1] := N0; N1 [1] := N10; N2 [1] := N20;
21 N3 [1] := N30; N4 [1] := N40;
22 for t := 1 step 1 until tm do
23 begin if t < 3 then go to L; R := 0;
24 for i := 1 step 1 until 20 do
25 R := R + ((ΔWm [i] + q [i])/u/β [θ [t]]) × N [t, i];
26 x := R/(W2 × N2 [t] + W3 × N3 [t] + W4 × N4 [t]);
27 if x < 0.2 then pχ := x else
28 if x < 1.5 then pχ := 0.23 × x + 0.154 else pχ := 0.5;
29 for i := 1 step 1 until 20 do
30 begin if pχ = x then Δ := 1 else
31 Δ := ((pχ/x) × (ΔWm [i] - (1 - pχ/x) × q [i]))/ΔWm [i];
32 for n := 1 step 1 until 20 do
33 if n = 1 then N [t + 1, n] := N [t + 1, n] + N [t, i] × Φ (n, i)
34 else N [t + 1, n] := N [t + 1, n] + N [t, i] × (Φ (n, i) -
Φ (n - 1, i))
35 end;
36 for n := 1 step 1 until 20 do
37 N [t + 1, n] := if n = t - 2 then N [t + 1, n]/2 else if n <
t - 2 then 0;
38 L: N1 [t + 1] := N1 [t] × (1 - a1/β [θ [t]]) + N4 [t] × (a4/β [θ [t]]) × λ;
39 N2 [t + 1] := N2 [t] × (1 - pχ) × (1 - a2/β [θ [t]]) + N1 [t] ×
× a1/β [θ [t]];
40 N3 [t + 1] := N3 [t] × (1 - pχ) × (1 - a3/β [θ [t]]) + N2 [t] ×
× a2/β [θ [t]];
41 N4 [t + 1] := N4 [t] × (1 - pχ) × (1 + N3 [t] × a3/β [θ [t]])
42 end; print (N, N1, N2, N3, N4)
43 end

```

Дифференциальную функцию распределения относительных приростов $f(\varepsilon)$ будем считать симметричной и параболической:

$$f(\varepsilon) = \frac{3}{4} (1 - \varepsilon^2) \text{ при } -1 \leq \varepsilon \leq 1; f(\varepsilon) = 0 \text{ при } \varepsilon < -1, \varepsilon > 1. \quad (7.1.4)$$

Тогда интегральная функция приростов определится как

$$\Phi(\varepsilon) = \int_{-\infty}^{\varepsilon} f(\varepsilon) d\varepsilon = \frac{3}{4} \left(\varepsilon - \frac{\varepsilon^3}{3} \right) + \frac{1}{2}. \quad (7.1.5)$$

Вычисление величины Δ ведется в строке 31, а определение интегральной функции распределения выделено в процедуру (строки 6—17).

Выклев личинок окуня происходит позднее, чем начало интенсивного развития диаптомуса (строка 23). Зависимость (2.5.8) аппроксимирована отрезками прямых (строки 27—28).

Предполагается, что шестисуточное голодание (два временных шага работы модели) приводит к гибели половины всех голодающих особей, а при девятисуточном и более продолжительном голодании все мальки окуня гибнут (строки 36—37).

Числовые параметры популяции диаптомуса приведены ниже:

a_1	...	1.00
a_2	...	0.30
a_3	...	0.37
a_4	...	1.20
λ	...	7.00
w_2	...	$5 \cdot 10^{-6} \Gamma$
w_3	...	$20 \cdot 10^{-6} \Gamma$
w_4	...	$50 \cdot 10^{-6} \Gamma$

Все величины, в размерность которых входит время, рассчитаны на 3 суток. Веса и максимальные рационы молоди окуня даны только для некоторых весовых групп:

i	w_i, Γ	r_{m_i}, Γ
1	0.005	0.010
2	0.010	0.013
4	0.020	0.020
6	0.030	0.028
8	0.040	0.039
10	0.050	0.049
12	0.060	0.059
14	0.070	0.068
16	0.080	0.072
18	0.090	0.081
20	0.100	0.091

Начальные численности икры окуня (N_0) и исходное состояние популяции диаптомуса ($N_{10}, N_{20}, N_{30}, N_{40}$) изменилось в процессе исследования модели.

При начальной численности личинок окуня, переходящих на активное питание, в 15 000 экз. кривые изменения численности молоди окуня и диаптомусов приведены на рис. 7.4. Из сравнения рис. 7.1 и рис. 7.4 видно, что модель, хотя и не вполне

точно, воспроизводит ситуацию, имевшую место в оз. Раздельном. Как в озере, так и в модели нарастание численности кормового объекта временно прерывается из-за выедания со стороны молоди окуня, но затем, после сокращения числа потребителей, биомасса зоопланктона вновь нарастает. Численность мальков окуня как в озере, так и в модели неуклонно сокращается до определенного предела, после чего смертность от недостатка пищи прекращается.

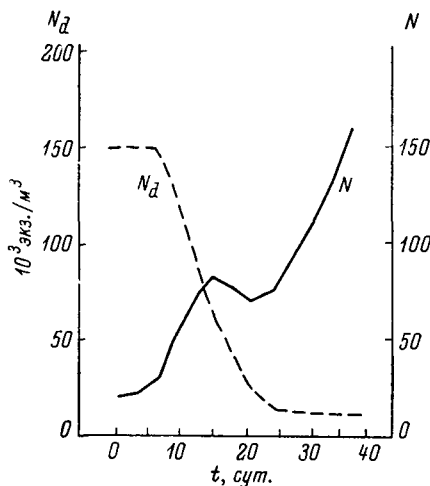


Рис. 7. 4. Численность кормовых организмов (N) и молоди окуня (N_d) по данным, полученным при исследовании модели.

Кроме суммарной численности мальков окуня, в модели воспроизводятся распределения численности растущих особей по весу. Приведенные на рис. 7.5 гистограммы показывают, как левая асимметрия в распределении весовых (или размерных) группировок, имевшая место при недостатке корма ($t=8$ в масштабе времени модели), сменяется при сокращении численности молоди рыб и возросшем количестве кормовых объектов симметричным распределением ($t=13$).

В оз. Раздельном первоначальной левой асимметрии в распределении весовых групп молоди окуня не наблюдалось (рис. 7.5, 5, 6). Здесь симметричное распределение в период наиболее напряженных пищевых отношений сменилось после резкого сокращения числа личинок правой асимметрией. Неполное совпадение картины, имевшей место в озере, с картиной, полученной на модели, можно объяснить тем, что в природе у личинок окуня срок возможного голодания, видимо, меньше, чем это принято

определенного предела, после чего смертность от недостатка пищи прекращается.

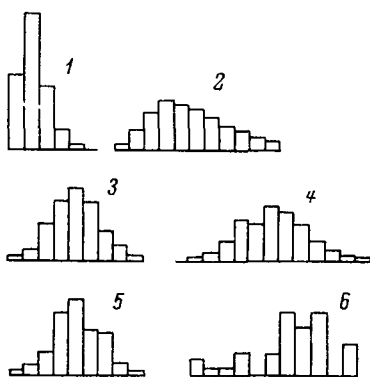


Рис. 7. 5. Гистограммы распределения молоди окуня по весовым группам.

Модельные данные, полученные при начальной численности молоди 15 000 экз.: 1 — $t=8$, 2 — $t=13$; то же при начальной численности 5000 экз.: 3 — $t=9$, 4 — $t=10$. Гистограммы 5 и 6 построены по результатам обловов в оз. Раздельном 3 и 6 июня 1966 г.

в модели. Другой причиной расхождения модели с оригиналом может быть неточный выбор начальной численности кормовых организмов и личинок окуня. Если, например, начальную численность мальков принять не $15 \cdot 10^3$, а $5 \cdot 10^3$ и численность диатомусов увеличить с $0.7 \cdot 10^6$ до $2 \cdot 10^6$ экз., то левая асимметричность в распределении молоди окуня не проявляется (рис. 7.5, 3, 4) и симметричное распределение ($t=9$) сменяется со временем правой асимметрией ($t=10$), что свидетельствует, согласно положениям, развиваемым Г. Д. Поляковым (1962), о высокой обеспеченности пищей и ускоренном росте рыбы.

Из приведенных выше сопоставлений модели и оригинала можно заключить, что модель в определенной степени правдоподобно воспроизводит динамику рассматриваемой системы популяции диатомус—молодь окуня. Это даст возможность проанализировать с помощью модели характер влияния начального соотношения численности мальков и кормовых организмов на смертность молоди окуня, а также степень влияния температуры среды на выживание молоди при различной обеспеченности пищей (табл. 7.2).

Рассматривалось три варианта температурных условий при одинаковой начальной и конечной температуре воды в озере. Различия в темпе прогрессива водоема оценивались суммой градусо-дней ($\Sigma \Theta$).

Исследование модели показало, что при медленном нарастании температуры воды в озере, большой плотности личинок окуня и малом количестве корма за 39-дневный период способно выжить лишь около 2% от начальной численности рыб. Напротив, при быстром прогреве воды, большом количестве корма и малом количестве потребителей молодь окуня выживает почти вся. Между этими крайними случаями лежит целое поле промежуточных значений смертности молоди.

Данные, приведенные в табл. 7.2, показывают, что повышение численности кормовых организмов при неизменной начальной численности потребителей и при одинаковых температурных условиях способно в 4—7 раз повысить выживание молоди окуня. Повышение температуры воды (в тех пределах, в которых это может иметь место в оз. Раздельном) при неизменной начальной численности диатомусов может увеличить выживание молоди окуня лишь в 1.2—1.3 раза. Увеличение температуры воды оказывает положительное влияние на выживание молоди в большей мере при хорошей обеспеченности пищей, но при напряженных кормовых условиях влияние температурного фактора сказывается в меньшей степени.

В пределах каждого отдельно взятого начального значения величины кормовой базы выживание молоди окуня тем меньше, чем выше начальная численность мальков. Однако абсолютное количество выживших особей не всегда связано с максимальным

Таблица 7.2

Количество выживших окуней (числитель) и процент их выживания (знаменатель) при различных условиях

ΣΘ	N10	NO				
		5000	10000	15000	20000	25000
630	2 · 10 ⁶	$\frac{4996}{99}$	$\frac{5250}{52}$	$\frac{4802}{32}$	$\frac{4433}{22}$	$\frac{4046}{16}$
	1 · 10 ⁶	$\frac{3984}{79}$	$\frac{2215}{22}$	$\frac{1818}{12}$	$\frac{1503}{8}$	$\frac{1477}{6}$
	0.5 · 10 ⁶	$\frac{1117}{22}$	$\frac{750}{7}$	$\frac{724}{5}$	$\frac{697}{3}$	$\frac{674}{2}$
605	2 · 10 ⁶	$\frac{4993}{99}$	$\frac{4739}{47}$	$\frac{4284}{28}$	$\frac{3958}{20}$	$\frac{3629}{14}$
	1 · 10 ⁶	$\frac{3751}{75}$	$\frac{1980}{19}$	$\frac{1642}{10}$	$\frac{1310}{6}$	$\frac{1253}{5}$
	0.5 · 10 ⁶	$\frac{981}{19}$	$\frac{652}{6}$	$\frac{614}{4}$	$\frac{591}{3}$	$\frac{559}{2}$
537	2 · 10 ⁶	$\frac{4674}{77}$	$\frac{4147}{41}$	$\frac{3883}{26}$	$\frac{3616}{18}$	$\frac{3335}{13}$
	1 · 10 ⁶	$\frac{3356}{67}$	$\frac{1809}{13}$	$\frac{1526}{10}$	$\frac{1233}{6}$	$\frac{1100}{4}$
	0.5 · 10 ⁶	$\frac{888}{17}$	$\frac{619}{6}$	$\frac{540}{3}$	$\frac{520}{2}$	$\frac{497}{1}$

процентом выживания. Например, при наилучших из рассмотренных температурных ($\Sigma\Theta=630$) и кормовых ($N10=2 \cdot 10^6$) условий наибольшее количество выживших окуней имеет место при гибели почти половины исходного количества личинок, т. е. при заведомой избыточности откладываемого количества икры. С другой стороны, обращает на себя внимание тот факт, что при увеличении количества выметанных икринок в 5 раз количество выживших мальков изменяется всего в 1.2 раза. Это свойство моделируемой системы объясняет результаты опыта по удалению из озера кладок икры окуня, о чем говорилось в начале раздела.

Результаты исследования модели трофического взаимодействия молоди окуня с популяцией преобладающих планктонных животных объясняют многие особенности процесса выживания молоди окуня как в оз. Раздельном, так и в других водоемах. Это дает основание считать, что в рассматриваемой ситуации влияние кормового фактора на процесс смертности молоди окуня является решающим.

7.2. МОДЕЛЬ СООБЩЕСТВА ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ ОЗ. ДАЛЬНОГО

В состав сообщества оз. Дальнего входят красная (*Oncorhynchus nerka* Wald.), трехиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus* L.) и озерный голец (*Salvelinus malma* Walb.).

Ихтиофауна оз. Дальнего достаточно хорошо изучена (Крогиус, 1961б, 1967; Крогиус, Крохин, 1948, 1956; Крохин, 1957, 1959, 1960, 1967, 1968; Савваитова, 1961а, 1961б; Савваитова, Решетников, 1961). Модель сообщества пелагических рыб оз. Дальнего была выполнена в первом (Кагров а. оth., 1967; Карпов и др., 1969) и втором (Крогиус, Крохин, Меншуткин, 1969) приближениях. В настоящем разделе описывается только модель второго приближения.

На рис. 7.6 показана блок-схема модели сообщества пелагических рыб оз. Дальнего с учетом деления популяций на возрастные и половые группы. Озерная часть популяции красной представлена 4 возрастными группами: 0+, 1+, 2+ и 3+, без деления по половому составу. Таким образом, состояние озерной части популяции красной определяется 8 числами — численностями (N_0^N, \dots, N_3^N) и средними весами ($w_0^N \dots w_3^N$).

Морская часть популяции красной состоит из 8 возрастных групп, которые отличаются друг от друга не только по возрасту входящих в них рыб, но и по числу лет, проведенных в пресных водах ($2_{1+}, 3_{1+}, 4_{1+}, 3_{2+}, 4_{2+}, 5_{2+}, 4_{3+}$ и 5_{3+}). Поскольку средние веса особей красной в каждой возрастной группе морского периода жизни приняты постоянными, то состояние этой части популяции красной определяется численностями возрастных групп ($N_{21}^N, \dots, N_{53}^N$).

Популяция колюшки разбита не только на возрастные, но и на половые группы. Это обусловлено существенными различиями между самцами и самками колюшки в отношении сроков полового созревания. Таким образом, состояние популяции колюшки определяется численностью самцов ($N_0^{K\sigma} \dots N_2^{K\sigma}$), численностью самок ($N_0^{K\varphi} \dots N_3^{K\varphi}$), средними весами самцов ($w_0^{K\sigma} \dots w_2^{K\sigma}$) и средними весами самок ($w_0^{K\varphi} \dots w_3^{K\varphi}$).

Популяция гольцов включает в себя 11 возрастных групп без деления по полам (0+, 1+, 2+, 3+, 4+, 5+, 6+, 7+, 8+, 9+ и 10+); таким образом, состояние популяции гольцов определяется как численностями ($N_0^G \dots N_{10}^G$), так и средними весами ($w_0^G \dots w_{10}^G$). Поскольку гольцы до возраста 3+ питаются исключительно бентосом (P_B) и только позже переходят на хищное питание, то средние веса особей первых четырех возрастных групп приняты постоянными. Это связано с тем, что популяции организмов, составляющих бентос озера, участвуют в модели лишь в качестве входных величин, причем допускается постоянство кормовых условий при питании гольцов младших возрастов.

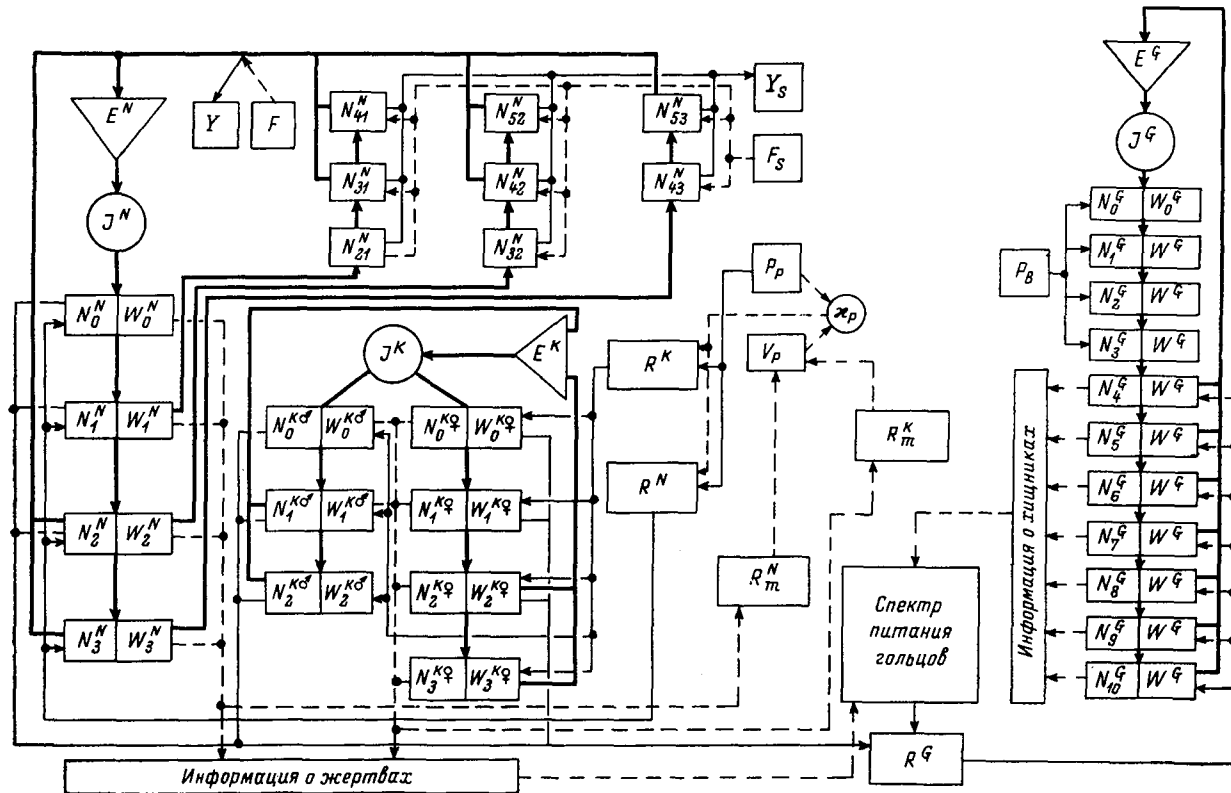


Рис. 7. 6. Блок-схема модели сообщества пелагических рыб оз. Дальнего.

Планктонные организмы, которые служат пищей для колюшки и красной в озере, не разделены в модели на отдельные популяции, а представлены лишь одной входной величиной — суммарной эффективной годовой продукцией (P_p). Под этой величиной понимается такая продукция всех планктонных организмов озера, которая могла бы быть потреблена в течение года рыбами при условии максимально возможной степени выедания планктона. Иными словами, суммарная эффективная годовая продукция планктона — это предельная величина поступления органического вещества в моделируемую часть системы от низших трофических звеньев, представленных планктонными организмами. Введение такой, достаточно условной

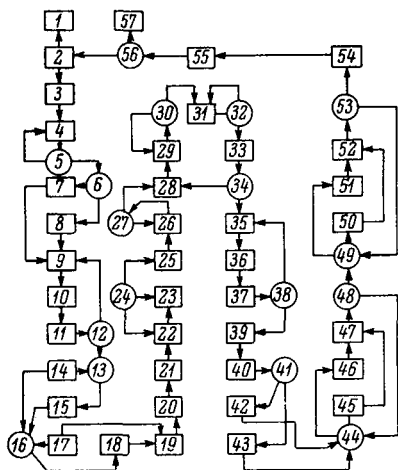


Рис. 7. 7. Блок-схема моделирующего алгоритма модели сообщества пелагических рыб оз. Дальнего.

Объяснения в тексте.

это предельная величина поступления органического вещества в моделируемую часть системы от низших трофических звеньев, представленных планктонными организмами. Введение такой, достаточно условной

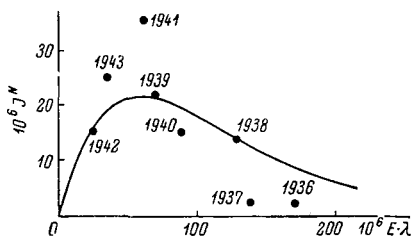


Рис. 7. 8. Зависимость количества выживших икринок красной (I) от количества выметанных икринок ($E \cdot \lambda$) в оз. Дальнем.

величины обусловлено тем, что при принятой дискретности времени в один год не представляется возможным более подробно и точно описать процессы, связанные с существенно меньшими масштабами, а именно к таким процессам относятся рост, размножение и гибель планктонных организмов. Следует еще отметить, что рассмотрение характеристик планктона как входных величин приводит к необходимости игнорировать обратную связь между потреблением пищи планктонофагами и продукцией планктона.

Остановимся теперь на форме представления различных экологических и физиологических параметров рыб в зависимости от веса тела особи и ее пола. Если пол рыбы является типичным дискретным аргументом, то вес тела рыбы обладает всеми свойствами непрерывности. Представление таких параметров, как максимальный рацион, траты на обмен, естественная смертность и т. п., в виде непрерывных функций веса тела рыбы не встречает суще-

ственных затруднений; однако при построении функций двух или большего числа переменных (например, элективность питания хищника) построение эмпирических формул для зависимостей сложного вида становится неоправданно громоздким. Поэтому в настоящей модели принято введение дискретных весовых и половых (последнее только для колюшки) групп с постоянными параметрами внутри каждой такой группы.

Для каждой популяции рыб, входящей в модель, устанавливается своя весовая шкала. Интервалы между отдельными соседними значениями весовой шкалы обозначены индексами в порядке возрастания веса рыбы. Текущее значение среднего веса особей в данной возрастной группе последовательно сравнивается со значениями весовой шкалы для данного вида рыб.

Такое представление, естественно, несколько огрубляет процессы изменения параметров, зависящих от веса рыбы (гладкие кривые заменяются ступенчатыми функциями), но зато существенно упрощает моделирование отношений типа «хищник—жертва» между гольцами, с одной стороны, и колюшкой и молодью красной — с другой.

На рис. 7.7 дана блок-схема моделирующего алгоритма. На языке АЛГОЛ-60 этот алгоритм приведен в работе Ф. В. Крогиус, Е. М. Крохина и В. В. Меншуткина (1969). Перечислим операторы в порядке номеров, указанных на схеме:

- 1 — ввод исходных данных;
- 2 — вычисление суммарных численностей и биомасс популяций рыб, входящих в систему;
- 3 — поиск индексов возрастных групп по средним весам особей, входящих в них;
- 4 — моделирование морского периода жизни красной (естественная смертность в море, воздействие морского промысла, формирование нерестового стада и влияние берегового промысла);
- 5 — перебор всех возрастных групп красной во время морского периода ее жизни;
- 6 — выяснение условий нереста красной в озере;
- 7 — выживание икры красной при нормальных условиях нереста;
- 8 — выживание икры красной при экстремальных условиях нереста;
- 9 — скат молоди красной в море и образование карликов;
- 10 — определение потребности в пище колюшки и молоди красной;
- 11 — определение численности самцов и самок колюшки, участвующих в нересте, а также количества выметанных икринок колюшки;
- 12 — перебор по всем возрастным группам колюшки и молоди красной;
- 13 — определение условий оплодотворения икры колюшки;
- 14 — оплодотворение икры колюшки в нормальных условиях;
- 15 — оплодотворение икры колюшки при недостаточном количестве самцов;
- 16 — определение условий нереста колюшки;
- 17 — выживание икры колюшки при нормальных условиях нереста;
- 18 — выживание икры колюшки при экстремальных условиях нереста;
- 19 — очистка таблицы «информация о жертвах»;
- 20 — определение напряженности пищевых отношений в системе «рыбы—планктон»;
- 21 — продукция планктона и его смертность;

- 22 — весовые приросты колюшки и молоди красной;
- 23 — заполнение таблицы «информация о жертвах»;
- 24 — перебор по всем возрастным группам колюшки и молоди красной;
- 25 — очистка таблицы «информация о хищниках»;
- 26 — заполнение таблицы «информация о хищниках»;
- 27 — перебор по всем возрастным группам гольцов;
- 28 — суммирование ихтиомасс только тех жертв, которые могут быть съедены хищниками данной весовой группы;
- 29 — составление матрицы относительного наличия жертв пропорционально их ихтиомассам;
- 30 — перебор по всем весовым группам жертв;
- 31 — суммирование произведений двух факторов, влияющих на распределение реального рациона хищников — наличия жертв и элективности питания самих хищников;
- 32 — перебор по всем весовым группам жертв;
- 33 — распределение «заявок» хищников на питание (максимальных рационов) по весовым группам жертв;
- 34 — перебор по всем весовым группам хищников;
- 35 — суммирование «заявок» всех хищников, приходящихся на данную весовую группу жертв;
- 36 — определение смертности жертв как функция напряженности в системе «хищник—жертва»;
- 37 — переход от максимальных рационов гольцов к действительным;
- 38 — перебор по всем весовым группам жертв;
- 39 — суммирование отдельных компонентов реального рациона, вычисление степени удовлетворения максимального рациона для каждой весовой группы гольцов;
- 40 — вычисление годовых приростов гольцов и определение количества выметанной икры;
- 41 — определение условий нереста гольцов;
- 42 — смертность икры гольцов при нормальных условиях нереста;
- 43 — смертность икры гольцов при экстремальных условиях нереста;
- 44 — определение условий питания гольцов;
- 45 — естественная смертность гольцов при нормальных условиях питания;
- 46 — естественная смертность гольцов при голодании;
- 47 — переход популяции гольцов в следующее состояние;
- 48 — перебор по всем возрастным группам гольцов;
- 49 — определение условий питания молоди красной и колюшки;
- 50 — естественная смертность колюшки и молоди красной при нормальных условиях питания;
- 51 — естественная смертность колюшки красной при голодании;
- 52 — переход озерной части популяции красной и популяции колюшки в следующее состояние;
- 53 — перебор по всем возрастным группам колюшки и молоди красной;
- 54 — переход морской части популяции красной в следующее состояние;
- 55 — вывод на печать данных о состоянии системы;
- 56 — контроль над прохождением заданного количества состояний;
- 57 — останов.

Параметры популяций гольцов, колюшки и молоди красной приведены в табл. 7.3, в которой использованы не только данные наблюдений на оз. Дальнем, но и сведения по другим популяциям красной, гольца и колюшки (Foerster, 1938; Ricker, 1938, 1962; Ricker, Foerster, 1948; Jones, Hynes, 1950; Rogers, 1961; Parker, 1962). При описании свойств молоди красной выделено 10 весовых групп, колюшки — 5 и гольца — 11. В соответствующих

Параметры молоди красной, колюшки и гольца,
обитающих в оз. Дальнем

	Весовая группа										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
w^N	5	7	15	25	40	55	70	90	110	140	—
r_m^N	—	160	240	385	640	980	1380	1810	2280	2850	—
q^N	—	106	160	290	530	865	1260	1600	2090	2680	—
g^N	0	0	0.02	0.13	0.50	0.80	0.60	0.53	0.30	0.25	—
e_k^N	0	0	0	0	0.02	0.45	0.50	0.61	0.72	0.80	—
$p\psi^N$	0.04	0.05	0.07	0.09	0.12	0.16	0.30	1.00	1.00	1.00	—
$p\psi\phi^N$	0.80	0.65	0.50	0.40	0.40	0.60	0.80	1.00	1.00	1.00	—
w^K	1	3	5	7	10	—	—	—	—	—	—
r_m^K	25	74	128	180	105	—	—	—	—	—	—
q^K	18	56	112	168	97	—	—	—	—	—	—
$e_{K\varphi}$	0	0	0.43	0.80	1.00	—	—	—	—	—	—
$e_{K\varepsilon}$	0	0.06	0.66	1.00	1.00	—	—	—	—	—	—
λ^K	0	0	140	160	190	—	—	—	—	—	—
$p\psi^K$	0.07	0.06	0.15	1.00	1.00	—	—	—	—	—	—
$p\psi\phi^K$	0.80	0.70	0.60	1.00	1.00	—	—	—	—	—	—
w^G	10	40	70	150	250	350	450	600	800	1000	1200
r_m^G	—	—	—	540	1020	1470	1920	2400	3360	4230	5060
q^G	—	—	—	400	800	1200	1600	2000	2860	3600	4400
e^G	0	0	0	0	0	0.50	0.50	0.50	0.33	0.33	0.33
λ^G	0	0	0	0	0	500	600	710	800	900	1000
$p\psi^G$	0.80	0.73	0.50	0.50	0.36	0.30	0.33	0.33	0.50	0.50	1.00
$p\psi\phi^G$	—	—	—	0.70	0.60	0.60	0.60	0.60	0.70	0.70	0.70

строках табл. 7.3 (w^N , w^K и w^G) приведены максимальные веса особей группы, минимальные веса определяются предельным весом особей предыдущей группы. Под g^N понимается вероятность ската молоди красной в море, а под e_k^N — вероятность образования карликов, т. е. особей, достигающих половой зрелости без ската в море и возврата в озеро.

Морской период жизни красной описывается при помощи возрастных групп, параметры которых приведены в табл. 7.4. Связь между количеством выживших (J_{SN}) и выметанных икринок (J_N) приведена на рис. 7.8. Аналогичные кривые, описываемые формулами типа (1.4.9), приняты для гольца и колюшки. Экстремальными условиями нереста (операторы 8, 18 и 43) считаются такие, когда выживание икринок не подчиняется зависимости (1.4.9) и количество выживших икринок постоянно.

Параметры морского периода жизни красной

	Возрастная группа							
	2 ₁ +	3 ₁ +	4 ₁ +	3 ₂ +	4 ₂ +	5 ₂ +	4 ₃ +	5 ₃ +
w^N	700	1750	2080	1000	1830	2070	1100	1850
e^N	0	0.49	1.00	0	0.85	1.00	0	1.00
λ^N	0	2450	2600	0	2450	2700	0	2450
$p\psi^N$	0.40	0.38	0.33	0.40	0.38	0.33	0.40	0.35

Эффективность нереста колюшки, помимо прочих причин, зависела от соотношения количества самцов и самок на нерестилищах. Принято, что полное оплодотворение икры происходит в том случае, если на одного самца приходится не более пяти самок.

Таблица 7.5

Матрица трофических отношений групп гольца (IG) с молодьёю красной (LN) и колюшкой (IK)

IG	LN										IK				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2	3	4	5
4	0.48	0.38	0	0	0	0	0	0	0	0	0.14	0	0	0	0
5	0.19	0.15	0	0	0	0	0	0	0	0	0.31	0.15	0.19	0	0
6	0.18	0.15	0.11	0.04	0	0	0	0	0	0	0.15	0.16	0.12	0.05	0.04
7	0.14	0.13	0.12	0.10	0.06	0	0	0	0	0	0.13	0.14	0.11	0.11	0.06
8	0.07	0.11	0.14	0.15	0.08	0	0	0	0	0	0.13	0.06	0.10	0.03	0.13
9	0.07	0.11	0.14	0.14	0.10	0.02	0	0	0	0	0.20	0.06	0.05	0.03	0.09
10	0.06	0.06	0.06	0.07	0.09	0.15	0.07	0	0	0	0	0.09	0.23	0.08	0.04
11	0	0.01	0.03	0.06	0.09	0.13	0.19	0.27	0	0	0	0.04	0.06	0.06	0.06

Матрица трофических отношений хищника (гольца) и жертв (молоди красной и колюшки) составлена по данным К. А. Савваитовой (1961), К. А. Савваитовой и Ю. С. Решетникова (1961) и наблюдениям Ф. В. Крюгиус (табл. 7.5).

7.3. ИССЛЕДОВАНИЕ МОДЕЛИ СООБЩЕСТВА ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ ОЗ. ДАЛЬНОГО

В предыдущем разделе была описана модель сообщества пелагических рыб оз. Дальнего. Это достаточно сложная система, состояние которой определяется 54 переменными, а число параметров достигает 400.

В широком диапазоне изменения параметров системы у модели сообщества пелагических рыб оз. Дальнего не было обнаружено

предельной устойчивой точки. При неизменных во времени внешних условиях переменные, описывающие состояние системы, совершали стационарные во времени колебания. В том же допустимом и осмысленном с биологической точки зрения диапазоне изменения параметров была обнаружена независимость статистических свойств колебаний переменных системы от начальных условий, причем начальные условия варьировали в пределах, разумных для выбранной ситуации. Эти свойства модели были проверены серией математических экспериментов, проведенных с помощью ЭВМ.

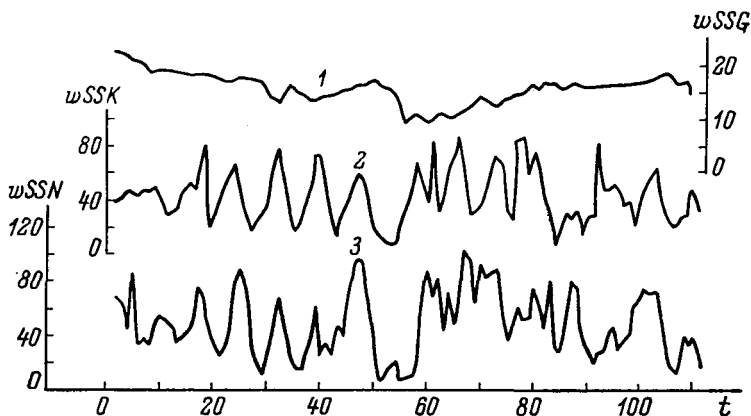


Рис. 7.9. Динамика ихтиомасс популяций гольца (1), колюшки (2) и молоди красной (3) при отсутствии промысла.

По оси абсцисс — время в годах; по оси ординат — ихтиомассы в т.

Автоколебания, которые могут возникнуть в природных системах, — широко известное и достаточно изученное свойство живой природы (Лэк, 1957; Slobodkin, 1961). Применительно к красной подобный эффект подробно описан Риккером (Ricker, 1954). Поэтому отсутствие у модели устойчивого состояния надо считать закономерным и соответствующим существованию объекта моделирования, а не привнесенным фактором.

Исследование модели показало, что при постоянной величине кормовой базы ($P_P = \text{const}$) численности популяций, входящих в систему, испытывают колебания, ограниченные как по максимальным, так и по минимальным значениям. Для характеристики общих свойств динамики рассматриваемой системы целесообразно воспользоваться не численностями отдельных популяций, а их ихтиомассами (B^N , B^K , B^G) как переменными, отражающими не только количество, но и средний вес рыб, входящих в данную популяцию. На рис. 7.9 показаны изменения ихтиомасс рыб в озере за 110 лет.

Возрастной состав молоди красной в озере (рис. 7. 10) претерпевает существенные изменения во времени. Наряду с классическими пирамидальными структурами, когда младшим возрастным группам соответствуют большие численности (например, $t=120, 121, 134, 135$), имеются и такие структуры, в которых указанное соотношение резко нарушается ($t=124, 125, 133$). Эта особенность связана с колебаниями численности нерестового стада красной, а следовательно, и с количеством выметанных икринок (J^N). Численность сеголеток молоди красной ($0+$) максимальна в тех случаях, когда количество выметанных икринок близко к оптимуму кривой выживания (рис. 7. 8), что имеет место при $t=122, 126, 128, 130$ (рис. 7. 10). Если икринок выметано больше, то в резуль-

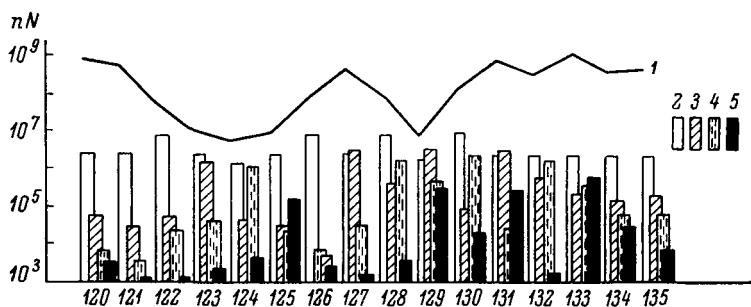


Рис. 7.10. Количество выметанной икры (I) и численность молоди красной различного возраста (2—0+; 3—1+; 4—2+; 5—3+) при отсутствии промысла.

тате высокой смертности количество сеголеток будет ниже, чем в предыдущем случае (например, $t=120, 121, 127, 131, 133$). При небольшом количестве выметанных икринок красной даже высокая степень их выживания не может компенсировать полностью их малочисленность ($t=124, 129$). Таким образом, закладываются многочисленные ($t=121, t=125$ по году нереста) и малочисленные ($t=123, 128$) поколения красной.

На дальнейшую судьбу поколения оказывает влияние взаимодействие с хищниками. При этом большую роль играет численность смежных поколений, которые берут на себя покрытие той или иной доли рациона гольцов. Например, почти одинаковые по численности сеголеток поколения нереста $t=121$ и 125 достигли возраста 2+ и 3+ в существенно различном составе. В первом случае соседние поколения были малочисленны, и гибель в результате воздействия хищников была велика, во втором случае через один год народилось еще одно мощное поколение красной ($t=127$), которое восприняло значительную долю пресса хищников и обеспечило большую степень выживания рассматриваемого поколения.

Структура популяции колюшки претерпевает также существенные изменения во времени. Цикл колебаний здесь более короток, чем у популяции красной и менее четко выражен. Это связано с тем, что в нересте участвуют особи двух смежных поколений, следовательно, популяция колюшки может реагировать на изменение давления хищников не только числом оставшихся в живых особей, но и количеством потомства, которое включается во взаимодействие с другими популяциями системы уже на следующую

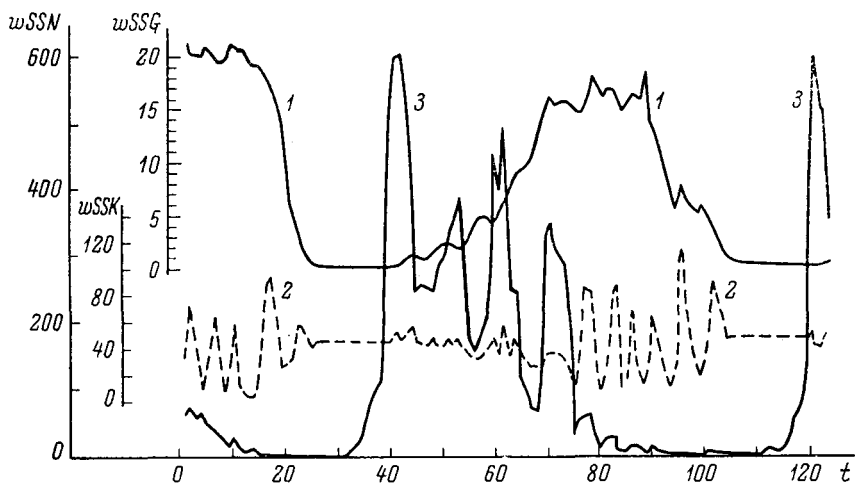


Рис. 7. 11. Икhtiомассы популяции гольца (1), колюшки (2) и молоди красной (3) при увеличенных рационах и повышенной величине кормовой базы. Обозначения те же, что на рис. 7.9.

щий год. Такая особенность придает популяции колюшки большую гибкость при реагировании на изменение внешних условий.

Что касается структуры популяции гольца, то она существенно в течение времени не изменяется и всегда имеет четко выраженную пирамидальную структуру. Численность отдельных возрастных групп колеблется, но не в такой степени, чтобы качественно изменить структуру популяции.

Рассмотрим теперь случай, когда увеличение кормовой базы ($PP=9000$ т/год) сопровождается возрастанием максимальных рационов питания гольцов, колюшки и молоди красной, при этом все остальные параметры системы сохраняются неизменными. Отметим, что увеличение максимальных рационов происходит не более чем на 20% и лежит, вообще говоря, в пределах точности определения этого параметра. Кривые динамики икhtiомасс популяций гольца, колюшки и молоди красной для рассматриваемого случая приведены на рис. 7. 11.

В разбираемом примере система близка к потере устойчивости, собственно, этим и интересен данный вариант. Колебания ихтиомассы молоди красной в озере достигают в этом случае нескольких порядков — от сотен килограммов до сотен тонн. Популяции гольца и красной периодически находятся на грани полного уничтожения.

В состоянии, когда популяция гольцов обладает наибольшей ихтиомассой ($t=0$ или $t=79$ на рис. 7. 11), их пищевые потребности не удовлетворяются наличным количеством колюшки и молоди красной. Ихтиомасса молоди красной при этом быстро падает, а ихтиомасса популяции колюшки претерпевает резкие колебания. По мере того, как из-за плохих кормовых условий популяция гольцов начинает сокращаться (благодаря уменьшению плодовитости самок, позднему созреванию и участию в нересте не каждый год), колебания ихтиомассы популяции колюшки сначала возрастают (максимумы при $t=96$ и $t=102$), а затем сокращаются, и популяция колюшки стабилизируется во времени (от $t=28$ до $t=40$ или от $t=104$ до $t=120$).

Примерно через 6—8 лет после того, как популяция гольцов придет в состояние крайней малочисленности, начинается бурное развитие популяции красной ($t=32$ или $t=116$). При этом ихтиомасса молоди красной достигает максимальных величин ($t=41$ или $t=122$), после чего постепенно сокращается, продолжая испытывать сильные периодические колебания. С началом резкого подъема ихтиомассы молоди красной совпадает и выход популяции гольца из крайнего угнетенного состояния. Характерно, что рост ихтиомассы гольцов происходит периодическими волнами, которые на несколько лет запаздывают относительно максимумов ихтиомассы молоди красной.

К этому же периоду времени относится нарушение стабильности популяции колюшки и постепенное снижение ее ихтиомассы, связанное с усиливающимся воздействием хищников и конкурентов. После достижения популяцией гольцов максимума ихтиомассы описываемый цикл повторяется снова с незначительными вариациями. Продолжительность такого цикла составляет около 80 лет.

Рассмотренный пример показывает, насколько сложной и неожиданной может быть динамика популяции рыб даже при неизменных внешних воздействиях на систему, состоящую всего из трех популяций.

После разбора установившихся режимов динамики стад рыб оз. Дальнего целесообразно и естественно перейти к рассмотрению переходных процессов этой системы, т. е. исследовать, каким образом реагирует изучаемый объект на резкое изменение каких-либо внешних условий.

В 40-х годах настоящего столетия наблюдалось резкое сокращение численности стада красной в оз. Дальнем, не имеющее

во всяком случае своей первопричиной изменение режима промысла этой рыбы. Одним из возможных гипотетических объяснений отмеченного падения численности красной является предположение о резком повышении естественной смертности молоди красной в озере, причем смертности, не обусловленной воздействием хищников.

В связи с подобным предположением было решено в качестве пробного сигнала для изучения переходных процессов в системе популяции рыб оз. Дальнего выбрать импульсное (в течение только одного или двух лет) увеличение смертности молоди красной

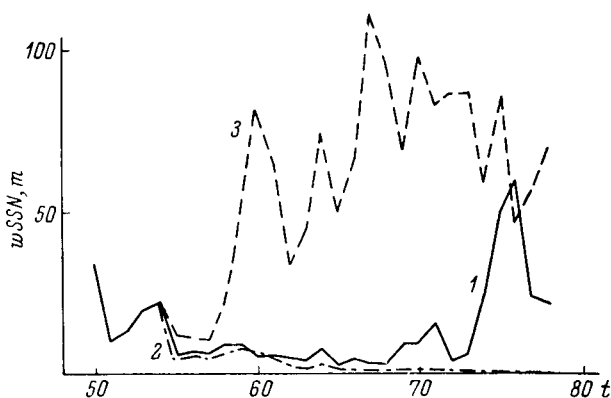


Рис. 7.12. Икhtiомасса молоди красной при эпизодическом увеличении естественной смертности и при слабым (1) и сильным (2) воздействии морского промысла, а также при неизменных внешних условиях и отсутствии морского промысла (3).

Обозначения те же, что на рис. 7.9.

от причин, не связанных с воздействием гольцов как хищников. В модели эта величина описывается коэффициентом $p\psi^N$. Чтобы иметь возможность сравнивать полученные на модели данные с результатами непосредственных природных наблюдений, импульсное увеличение естественной смертности молоди красной сопровождалось прекращением прибрежного промысла и переходом через 10—12 лет после эпизодического скачка величины $p\psi^N$ к морскому промыслу красной.

Рассматривалась целая серия вариантов различных интенсивностей и селективностей морского промысла красной. В настоящем разделе приведены результаты исследования модели только при двух вариантах характеристик воздействия морского рыболовства на изучаемую систему. Первый вариант соответствует средней интенсивности рыболовства 0.65 при интенсивности облова неполовозрелых особей 0.3. Второй — средней интенсивности 0.75 при облове неполовозрелых (возрастные группы 2_1+ , 3_2+ и 4_3+)

с интенсивностью 0.5. Отметим, что если естественная смертность молоди красной в озере возрастала до величины $r\phi^N=0.6$ и затем снова принимала свое прежнее значение, то параметры морского промысла красной после введения лова оставались постоянными во времени.

Рассмотрим теперь, какой была реакция системы на описанное возмущающее воздействие, т. е. как повлияло на динамику стад рыб оз. Дальнего эпизодическое увеличение естественной смертности молоди красной, сопровождаемое прекращением прибрежного промысла и переходом к вылову красной в море.

На рис. 7.12 показано изменение во времени ихтиомассы молоди красной в озере как при возмущающем воздействии, так и без него. При увеличении естественной смертности и переходе к морскому промыслу ихтиомасса молоди красной уменьшается и удерживается в подавленном состоянии (B^N — всего несколько тонн, а иногда и меньше) в течение 20 лет после приложения к системе внешнего воздействия. При первом варианте морского промысла красной период депрессии сменяется периодом частичного восстановления запасов красной. Второй вариант характеристик морского промысла ведет к полному уничтожению популяции красной как объекта промысла примерно через 15—20 лет после начала промысла. Отметим, что при более слабом воздействии морского промысла (интенсивность 0.5 и ниже) и при полном отсутствии вылова неполовозрелых особей численность и ихтиомасса популяции полностью восстанавливается через 15 лет после рассматриваемого импульсного воздействия, даже при увеличении параметра $r\phi\phi^N$ до 0.9.

Обратимся теперь к рассмотрению влияния внешнего воздействия на численность нерестующей красной и к сравнению данных, полученных при исследовании модели, с реально наблюдаемыми величинами (рис. 7.13). Общая тенденция к сокращению численности нерестового стада и абсолютные величины проходов на нерест при первом варианте интенсивности морского промысла оказались достаточно близкими к картине, наблюдающейся в природе. В период установившегося морского промысла кривая, полученная при исследовании модели, не только правдоподобна по средним характеристикам, но и вполне удовлетворительно повторяет ритмические колебания численности нерестового стада. В период между эпизодическим увеличением естественной смертности молоди красной и началом интенсивного морского промысла согласованность данных, полученных на модели и в действительности, существенно хуже. Это, очевидно, объясняется как приближенностью гипотезы об эпизодическом увеличении естественной смертности, так и значительным различием начальных состояний системы перед началом внешнего воздействия в модели и в природе.

Дальнейшее описание функционирования модели в различных ситуациях можно было бы продолжить (Крогиус, Крохин, Меншут-

кин, 1969), что дало бы повод для рассмотрения многих частных фактов, но мало помогло бы в понимании общих свойств исследуемой системы. Поэтому целесообразно положить в основу исследования модели статистические методы, как это уже практиковалось в разделе 3.2.

Было установлено, что примерно через 50 лет работы модели от начального состояния колебания переменных системы становились стационарными; именно с этого момента начиналось накопление статистического материала. Длина выборки составляла не ме-

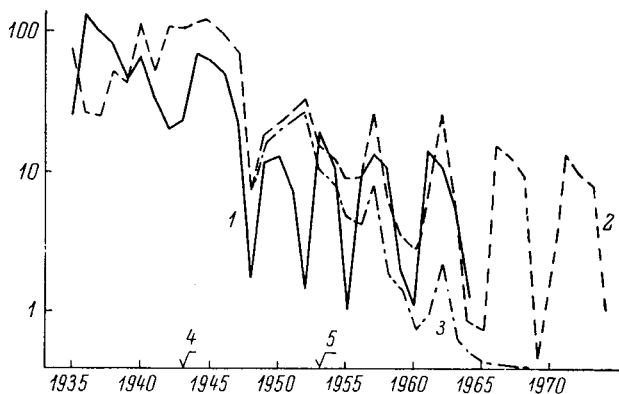


Рис. 7.13. Численность красной, нерестующей в оз. Дальнем, и та же величина, полученная при исследовании модели.

По оси абсцисс — время в годах; по оси ординат — численность рыбы в тыс. экз. 1 — данные наблюдений; 2 — модельные данные, первый вариант интенсивности морского промысла; 3 — второй вариант; 4 — год эпизодического повышения естественной смертности молодежи красной; 5 — год начала интенсивного морского промысла.

нее 100 лет. Вычислялись следующие статистические показатели. Средняя величина, как оценка математического ожидания:

$$M(x) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i, \quad (7.3.1)$$

где x_i — значение исследуемой величины в момент времени i , n — длина изучаемой последовательности.

Дисперсия определялась по следующей формуле:

$$\sigma^2(x) = \frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n (M(x) - x_i)^2. \quad (7.3.2)$$

Коэффициент вариации, представляющий отношение средне-квадратического отклонения к средней величине, определялся как

$$K_v = \frac{\sigma(x)}{M(x)}. \quad (7.3.3)$$

Автокорреляционная функция вычислялась по следующей приближенной формуле:

$$K(\tau) = \frac{1}{\sigma} \left[\sum_{i=1}^{n-\tau} (M - x_i)(M - x_{i+\tau}) \right] \frac{n}{n - \tau - 1}. \quad (7.3.4)$$

Спектральная плотность находилась согласно выражению:

$$Sp(\omega) = \frac{1}{2\pi} \int_0^{\infty} K(\tau) \cos \omega\tau d\tau. \quad (7.3.5)$$

В формуле (7.3.5) интеграл определялся численным методом по способу трапеций. Аргументом спектральной функции является частота ω , которая связана с периодом T соотношением:

$$T = \frac{2\pi}{\omega}. \quad (7.3.6)$$

Если изучаемая функция является строго периодической, то ее спектральная функция представляет собой импульсную функцию с аргументом, соответствующим частоте колебаний этой исходной последовательности. Наоборот, в случае «белого шума» значение спектральной функции одинаково на всех частотах, отсюда, собственно, и название «белый шум» по аналогии с белым цветом. Подробное и строгое изложение теории корреляционных и спектральных функций можно найти, например, в работах В. С. Пугачева (1957), А. А. Свешникова (1961), М. Г. Серебряникова и А. А. Первозванского (1965).

Таким образом, переменные, определяющие состояние системы, рассматриваются как случайные функции времени. На первый взгляд такое утверждение может показаться парадоксальным, так как сама модель является детерминированной системой, а внешние случайные воздействия, в данном случае исследования, заменены постоянными величинами. Совершенно естественно, что данные величины нельзя считать случайными функциями в точном значении этого термина, а следует признать псевдослучайными (Бусленко, Шредер, 1961). Поскольку изучаемая система весьма сложна, то применение математического аппарата теории случайных функций вполне оправдано, ибо аналитическое рассмотрение получаемых зависимостей почти безнадежно.

В ходе исследования свойств системы существенный интерес представляет выяснение действия на систему тех или иных факто-

ров. Как правило, эти факторы описывались в модели при помощи одного или целой совокупности численных параметров. Степень воздействия выбранного фактора на ту или иную переменную системы оценивалась при помощи статического коэффициента передачи (Нейман, 1958), который определяется как

$$k(f, x) = \frac{\Delta f/f}{\Delta x/x}, \quad (7.3.7)$$

где Δf — отклонение некоторой переменной системы от положения f , соответствующего величине параметра x при изменении последнего на величину Δx . Принимая во внимание особенности моделируемой системы, под величинами f и Δf , входящими в формулу (7.3.7), следует понимать их средние значения, вычисленные по репрезентативному статистическому ряду.

Знак статического коэффициента передачи говорит о том, увеличивается или уменьшается величина f при увеличении значения параметра x . Абсолютная величина статического коэффициента передачи свидетельствует об усилении ($|k| > 1$) или сглаживании ($|k| < 1$) воздействия на систему.

По отношению к природной экологической системе и, в частности, к сообществу пелагических рыб оз. Дальнего статические коэффициенты передачи имеют вполне определенный смысл, а именно они характеризуют влияние того или иного фактора на интересующие нас характеристики сообщества. Например, если коэффициент передачи от естественной смертности гольцов к вылову красной положителен, то это означает, что увеличение смертности гольцов ведет к возрастанию уловов красной при прочих равных условиях.

Статический коэффициент передачи можно интерпретировать еще и как меру необходимой точности определения параметров системы для получения выходных величин с заданной степенью точности. Например, если коэффициент k между смертностью икры гольцов и выловом красной составляет 3,8, то из этого следует, что для определения возможного вылова красной с точностью 10% необходимо знать смертность икры гольцов с точностью не ниже, чем 2,6%.

Рассматривать влияние всех параметров системы на все ее переменные не представляется возможным ввиду излишней громоздкости такой задачи; да и с практической точки зрения подобные сведения не представляют существенного интереса. Поэтому целесообразно описывать состояние системы небольшим числом интегральных переменных. В качестве таких переменных выберем следующее: суммарные численности молоди красной (N^N), колюшки (N^K) и гольца (N^G), а также ихтиомассы этих популяций (B^N, B^K, B^G) и, кроме этого, численность и суммарный вес красной, выловленной прибрежным промыслом ($Y_{N'}^N, Y_B^N$). Выбранные пе-

ременные, естественно, не определяют однозначно состояния системы, однако дают достаточное для многих практических целей представление об этом состоянии.

В качестве отправной точки для исследования было принято состояние, близкое тому, в котором находилось сообщество пелагических рыб оз. Дальнего в 30-х годах настоящего столетия. Этот период характерен умеренным прибрежным промыслом красной, отсутствием морского промысла, полным использованием нерестилищ в оз. Дальнем и относительно высокой продуктивностью зоопланктона в этом озере.

Перейдем к исследованию влияния интенсивности прибрежного промысла красной на сообщество. Начнем с простейшей

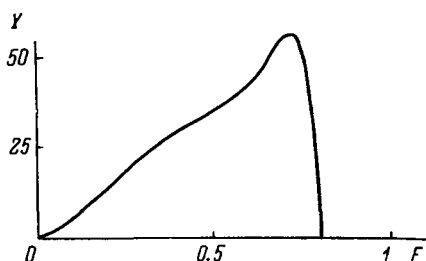


Рис. 7.14. Зависимость вылова красной (Y , тыс. экз.) прибрежным промыслом от интенсивности рыболовства (F).

зависимости между интенсивностью промысла и выловом. Максимальные выловы соответствуют интенсивности промысла $F=0.7$ при условии полного отсутствия морского промысла красной. Характерна высокая чувствительность системы к перелову — уже при $F=0.8$ происходит уничтожение популяции красной промыслом. Изменяется с увеличением интенсивности промысла и возрастной состав нерестового стада — средний вес нерестующей красной повышается с 1870 кг при

$F=0.3$ до 1890 кг при $F=0.7$. Отметим, что по наблюдениям на оз. Дальнем также установлено повышение среднего веса нерестующей красной, правда, за счет усиления морского, а не прибрежного промысла.

С увеличением интенсивности прибрежного промысла ихтиомасса молоди красной в озере сначала медленно повышается, при $F=0.7$ достигает максимума, а затем начинает резко сокращаться (рис. 7.14). То же можно сказать и об ихтиомассе популяции гольца. Характерно, что при полном уничтожении популяции красной ($F \geq 0.8$) гибнет и популяция гольца — она оказывается неспособной существовать, используя в качестве источника питания одну лишь колюшку. Этот результат — не отражение в модели реальных свойств сообщества пелагических рыб оз. Дальнего, а следствие недостаточно подробного описания в модели приспособительных свойств популяции гольца.

Ихтиомасса популяции колюшки мало зависит от интенсивности промысла красной в пределах от $F=0.3$ до $F=0.7$. Эта величина заметно снижается при полном отсутствии промысла и в меньшей мере сокращается при отсутствии в озере молоди крас-

ной и гольцов. Подобное свойство популяции колюшки определяется в значительной мере принятой в модели зависимостью между числом производителей на нерестилищах и смертностью икры. Поскольку для колюшки в противоположность красной указанная зависимость изучена не очень подробно и данные, заложенные при построении модели, во многом гипотетичны, к полученным результатам следует относиться с известной осторожностью.

Статический коэффициент передачи от интенсивности прибрежного промысла к численности и ихтиомассам молоди красной, колюшки и гольца существенно изменяется при увеличении F . Так, при $F=0.3$ $k(F, Y)=+0.19$, а при $F=0.75$ $k(F, Y)=-2.4$. Это означает, что при умеренном прибрежном промысле красной рост интенсивности промысла вызывает, правда в довольно слабой степени, увеличение ихтиомассы молоди красной в озере. Такой эффект объясняется разрежением производителей на нерестилищах и улучшением условий икротетания и выживания икры красной. При промысле высокой интенсивности, наоборот, увеличение интенсивности рыболовства ведет к резкому сокращению численности и ихтиомассы молоди красной, причем имеет место существенное усиление воздействия.

Перейдем теперь от рассмотрения средних величин к статистическим характеристикам поведения переменных системы во времени. Коэффициент вариации, описывающий относительное отклонение от средней величины, для всех переменных системы имеет общую тенденцию к уменьшению с ростом интенсивности прибрежного промысла. Если для молоди красной это снижение происходит более или менее плавно, то популяция гольца, начиная с $F=0.5$, почти не изменяет во времени ни своей структуры, ни численности возрастных групп. Для ихтиомассы популяции колюшки и для вылова красной прибрежным промыслом кривые зависимости коэффициента вариации от интенсивности промысла имеют максимумы. Полученный результат свидетельствует о том, что промысел оказывает стабилизирующее влияние как на популяцию красной, так и на все сообщество в целом.

Рассмотрим временные свойства колебаний численностей и ихтиомасс популяций, входящих в сообщество пелагических рыб оз. Дальнего. Численность молоди красной (N^N) при отсутствии промысла испытывает колебания, в которых существенную роль играют как высокочастотные составляющие (с периодом около двух лет), так и колебания более низкой частоты (период 12—16 лет). Спектральная функция величины N^N (рис. 7.15) показывает также, что намечается некоторый локальный максимум, соответствующий колебаниям с периодом 7—8 лет.

При наличии прибрежного промысла красной средней интенсивности ($F=0.5$) спектральная характеристика колебаний численности молоди красной в озере существенно изменяется. Доми-

нировавшие при отсутствии промысла высокочастотные и низкочастотные составляющие сокращаются, преобладающими становятся колебания с периодом 8 лет.

Дальнейшее усиление промысла приводит к более четкой и ярко выраженной периодичности в колебаниях численности молоди красной. Спектральная характеристика процесса становится более острой, а вклад гармоник с существенным отличием частоты от преобладающей ($T=8$ лет) — ничтожным.

Приближение интенсивности берегового промысла к таким ве-

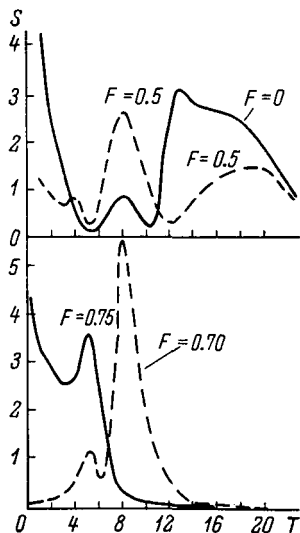


Рис. 7.15. Спектральные функции численности молоди красной (S) в зависимости от интенсивности прибрежного промысла (F).

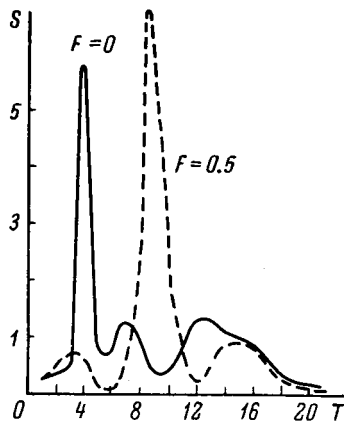


Рис. 7.16. Спектральные функции численности колюшки (S) при отсутствии промысла красной ($F=0$) и при промысле средней интенсивности ($F=0.5$).

личинам, при которых возможен подрыв популяции красной ($F=0.75$), резко изменяет весь характер поведения системы, а также динамику численности молоди красной. При подобном режиме «хронического перелома» в колебаниях численности молоди совершенно отсутствуют составляющие с периодом более 10 лет, а господствующее положение занимают колебания с периодом 4—5 лет, которые совершенно не наблюдались при отсутствии промысла или при умеренных режимах эксплуатации. Кроме того, существенную роль, как и в случае запуска ($F=0$), начинают играть короткопериодные составляющие ($T=2$ года), которые соответствуют периодическим изменениям по четным и нечетным годам.

Полученный результат об изменении спектральных характеристик колебаний численности молоди красной в зависимости от интенсивности прибрежного промысла говорит прежде всего о том, что понятие о временном цикле, временной периодичности, свойственной определенной популяции, следует применять осторожно и не всегда в прямом, буквальном смысле. Проведенное модельное исследование наглядно показывает, что периодичность в колебаниях численности рыб может быть весьма сложной и включать в себя несколько более или менее четко выраженных составляющих.

Характер изменений во времени ихтиомассы молоди красной в общих чертах мало отличается от поведения уже рассмотренной величины — численности молоди — и не нуждается в отдельном описании.

Численность популяции колюшки, так же как и молоди красной, обладает переменной спектральной характеристикой своих колебаний, зависящей от интенсивности прибрежного промысла красной. Говоря о влиянии промысла красной на популяцию колюшки, естественно, мы имеем в виду не непосредственное воздействие, а передачу возмущения через все компоненты сообщества пелагических рыб оз. Дальнего. Итак, при отсутствии промысла численность колюшки в отличие от численности красной имеет ясно выраженный четырехлетний ритм колебаний (рис. 7.16). Составляющие с периодом 7 и 12 лет, хотя и прослеживаются по спектральной функции, но существенно слабее колебаний с основной частотой.

При переходе к прибрежному промыслу красной средней и высокой интенсивности в колебаниях численности популяции колюшки почти совсем исчезает четырехлетняя составляющая и доминирующее положение начинает занимать составляющая с периодом $T=8$ лет (рис. 7.16). Характерно, что спектральная функция в этом случае по форме напоминает спектральную функцию численности молоди красной (рис. 7.15) при такой же интенсивности прибрежного промысла. Это не удивительно, так как коэффициент корреляции между численностями этих популяций в данных условиях довольно высок. Циклические колебания численности молоди красной, наступающие во время перелова и имеющие четырехлетний период, не находят соответствующего аналога заметной интенсивности в спектральном разложении колебаний численности популяции колюшки.

Следовательно, со статистической точки зрения, взаимодействие молоди красной и колюшки характеризуется почти полной независимостью колебаний численности этих популяций в условиях отсутствия промысла красной. С усилением промысла красной в системе «молодь красной—колюшка» начинает замечаться некоторая упорядоченность, которая проявляется в установлении общей восьмилетней периодичности в колебаниях численности.

В режиме перелова красной эта упорядоченность снова нарушается, и после уничтожения промыслом красной динамика популяции колюшки в основном определяется внешними условиями.

Если влияние прибрежного промысла красной на временные характеристики численности и ихтиомассы колюшки достаточно велико и легко прослеживается, то в отношении популяции гольца этого сказать нельзя. Спектральный состав колебаний численности популяции гольца (рис. 7.17) мало зависит от изменений в интенсивности промысла красной, и во всех случаях в нем преобладают низкочастотные компоненты ($T=12$ лет и больше). Колебания ихтиомассы популяции гольца связаны с колебаниями в системе «молодь красной—колюшка» несколько больше, чем численность гольцов. Особенно это относится

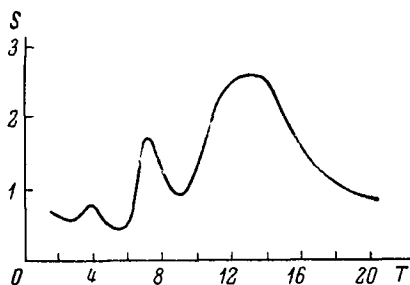


Рис. 7.17. Спектральная функция численности гольцов (S) при отсутствии промысла красной.

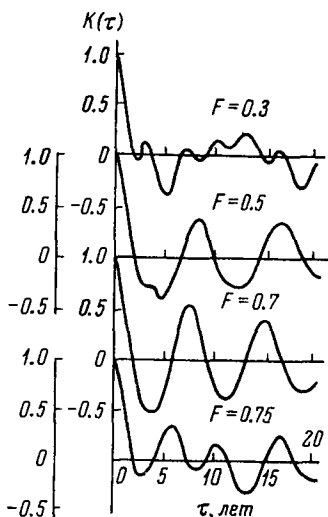


Рис. 7.18. Автокорреляционные функции выловов красной (K) прибрежным промыслом при различной его интенсивности (F).

к тому случаю, когда восьмилетние периодические колебания достигают в системе максимальной интенсивности.

Колебания численности и ихтиомассы рыб, живущих в оз. Дальнем, оказывают существенное влияние и на изменение численности и возрастной структуры взрослой красной, живущей в море, и, следовательно, на численность нерестового стада красной. Таким образом, цепь взаимных связей замыкается и можно рассматривать влияние интенсивности промысла красной на характер колебаний во времени численности рыб, идущих на нерест, или на временные характеристики связанной с ней величины — вылова красной. Форма автокорреляционных функций вылова красной прибрежным промыслом (рис. 7.18) свидетельствует о том, что малая вероятностная связь между проходами на не-

рестилища при относительно слабом промысле ($F=0.3$) сменяется довольно четкой периодической структурой при увеличении интенсивности промысла ($F=0.5-0.7$). В режиме перелова ($F=0.75$) случайный элемент в колебаниях численности нерестового стада снова начинает преобладать, а доминирующая периодическая составляющая сокращает свой период до 4—5 лет против 8 лет при $F=0.7$.

В данном случае мы воспользовались не спектральными, а автокорреляционными функциями, поскольку на последних нагляднее видна степень вероятностной связи между состояниями системы в данный момент и предыдущими состояниями системы, которая служит как бы мерой «памяти» или «инерционности» системы.

Итак, в настоящем разделе показано, что прибрежный промысел красной довольно сложно влияет как на средние величины, так и на временные статистические характеристики сообщества пелагических рыб оз. Дальнего. Циклические колебания численностей и ихтиомасс популяций, входящих в сообщество, надо рассматривать как свойство не отдельных популяций, а всего сообщества в целом. При этом существенную роль в установлении ведущих периодов этих колебаний играют внешние воздействия, оказываемые на сообщество — в данном случае рассматривался промысел красной.

Следует отметить, что изложенные результаты получены при предположении о неизменности во времени внешних воздействий на сообщество — в действительности эти внешние воздействия могут иметь собственную периодическую структуру, в результате чего картина колебаний численностей и ихтиомасс популяций в сообществе может значительно усложниться.

Перейдем теперь к изучению влияния параметров популяций рыб на состояние всего сообщества оз. Дальнего.

Изменение какого-либо параметра системы на определенную величину влечет за собой переход всей системы в новое стационарное состояние. Как уже указывалось выше, применительно к средним величинам эти изменения в состоянии системы можно описывать статическими коэффициентами передачи. Естественно, что нет никакой необходимости рассматривать влияние всех 400 параметров на состояние сообщества оз. Дальнего — вполне достаточно выбрать лишь основные и наиболее существенные с практической точки зрения величины.

Увеличение смертности икры красной вызывает некоторое сокращение численности молоди в озере и существенное уменьшение ее ихтиомассы (табл. 7.6). Этот процесс сопровождается ростом как численности, так и ихтиомассы популяции колюшки, а также сокращением популяции гольца. На этом примере видно, что в динамике рассматриваемого сообщества заметную роль играют конкурентные отношения между молодью красной и колюшкой и что основной пищей гольцов является молодь красной.

Статические коэффициенты передачи в сообществе пелагических рыб оз. Дальнего при $F = 0.5$

Параметры	Молодь красной		Колюшка		Гольц		Весовой вылов красной
	а	б	а	б	а	б	
Смертность икры красной . . .	-0.37	-3.32	+0.08	+0.21	-0.54	-0.55	-3.83
Условная площадь нерестилищ красной	+0.84	+1.48	-0.96	-1.12	+0.11	+0.08	+2.32
Смертность молоди красной . .	+0.09	-0.04	+0.22	+0.22	+0.09	+0.18	-0.28
Смертность красной в море . .	+0.68	+0.32	+0.13	-0.06	+0.42	+0.49	-1.26
Рацион молоди красной	-1.35	+1.19	-1.64	-1.61	-0.73	-0.96	+0.82
Плодовитость красной	-0.03	-0.19	+0.28	+0.48	+0.01	+0.10	-0.39
Смертность икры колюшки . . .	+0.19	+0.08	+0.25	+0.28	+0.19	+0.22	-0.30
Условная площадь нерестилищ колюшки	+0.28	+0.44	+1.48	+1.34	+0.21	+0.25	+0.92
Смертность икры гольцов . . .	+1.24	+1.63	+3.45	+3.27	-3.26	-3.26	+3.84
Условная площадь нерестилищ	-0.05	+0.51	-2.66	-2.84	+1.24	+1.23	-1.88
Смертность гольцов	-0.41	+0.62	-0.31	-0.25	-0.71	-0.92	+1.53
Продукция зоопланктона в озере	+0.33	-0.09	+0.34	+0.35	+0.07	+0.07	+0.16

Примечание: а — численность; б — ихтиомасса.

Вылов красной прибрежным промыслом существенно сокращается при увеличении смертности икры красной в озере.

Как уже неоднократно отмечалось, важнейшая характеристика процесса воспроизводства рыб — выживание икры — существенно зависит от соотношения числа нерестующих рыб, площади нерестилищ и ряда других факторов. Отметим, что в формуле (1.4.9) при постоянстве коэффициента α можно рассматривать величину, обратную β , как некоторую меру, пропорциональную площади нерестилищ. Назовем ее условной площадью нерестилищ исключительно для удобства обсуждения результатов, не вкладывая в это понятие никакого иного смысла, кроме определенного через коэффициент в формуле (1.4.9).

С увеличением условной площади нерестилищ красной увеличивается численность и ихтиомасса молоди красной, а численность и ихтиомасса популяции колюшки сокращается. Рост числа производителей красной также связан с увеличением условной площади нерестилищ этой рыбы в озере.

Разберем влияние на сообщество величины естественной смертности молоди красной, причем под этим параметром будем понимать только смертность, не связанную с воздействием гольцов как хищников по отношению к молоди красной. При уменьшении естественной смертности молоди красной ее ихтиомасса несколько возрастает за счет улучшения темпа роста. Потребление планктона молодь красной при этом увеличивается, что отрицательно сказывается на численности и ихтиомассе популяции колюшки. Поэтому большая часть рациона гольцов пере-

носится на молодь красной и численность ее несколько сокращается. Так объясняется несколько неожиданный на первый взгляд факт, что увеличение естественной смертности молоди красной ведет к увеличению ее численности.

Естественная смертность взрослых особей красной в море влияет в первую очередь на величину нерестового стада и вылов красной прибрежным промыслом. Поскольку рассматривается такое состояние сообщества, при котором может иметь место переполнение нерестилищ красной, то неудивительно, что рост естественной смертности в море ведет к увеличению численности и ихтиомассы молоди красной. При этом ихтиомасса популяции колюшки несколько сокращается, число производителей колюшки уменьшается, а количество выжившей икры увеличивается. В результате численность популяции колюшки немного возрастает при существенном омоложении возрастного состава. Заметим, что при ином исходном состоянии сообщества, например, при перелове красной результат от изменения естественной смертности в море мог бы быть другим.

Влияние изменений рациона молоди красной на систему следует понимать не буквально, а как влияние изменения темпа роста молоди красной. Сам темп роста не является параметром системы, а представляет собой переменную величину, поэтому варьировать его можно, лишь изменив соответствующим образом максимальные рационы — физиологические константы при заданном весе молоди красной.

Рост рационов питания молоди красной ведет к увеличению ихтиомассы, но к сокращению численности молоди красной в озере. Конкурентные отношения ухудшают состояния популяции колюшки. Увеличение темпа роста красной и сокращение численности колюшки приводит к ухудшению условий питания гольцов младших возрастных групп, в результате чего численность и ихтиомасса популяции гольцов сокращается.

Изменение плодовитости красной относительно слабо влияет на состояние системы, так как в исследуемом положении сообщества рыб оз. Дальнего всякое увеличение плодовитости красной влечет за собой увеличение смертности икры из-за нехватки в озере нерестовых площадей. При принятых в модели численных значениях параметров имеет место даже, правда небольшая, перекompенсированность за счет смертности икры. Так, увеличение плодовитости красной вызывает сокращение численности и ихтиомассы молоди красной и улучшение состояния популяций гольца и колюшки.

Переходя к рассмотрению влияния на сообщество параметров популяции колюшки, отметим, что увеличение смертности икры колюшки вызывает увеличение численности и ихтиомассы как колюшек, так и гольцов, и молоди красной. Это связано с тем, что нерест колюшки протекает в таких условиях, когда увеличе-

ние нерестового стада связано с сокращением количества выживших икринок и наоборот. Поэтому увеличение смертности икры колюшки уменьшает количество производителей, но эффект от этого оказывается меньшим, чем от увеличения численности выживших икринок при сокращении нерестового стада. Увеличившаяся таким образом популяция колюшки принимает на себя значительную часть рациона гольцов и позволяет тем самым несколько возрасти численности и ихтиомассе молоди красной. Аналогичная картина наблюдается и при увеличении условной площади нерестилищ колюшки.

Увеличение смертности икры гольцов приводит к сокращению численности и ихтиомассы популяции гольцов и к росту численности и ихтиомассы молоди красной, а также и колюшки. Аналогичным образом действует на сообщество и сокращение условной площади нерестилищ гольца, за исключением лишь того, что ихтиомасса молоди красной не растет, а несколько сокращается, последнее связано с тем, что изменяется возрастная структура молоди красной в озере.

Рост смертности взрослых гольцов в озере (например, за счет промысла) влечет за собой увеличение ихтиомассы и некоторое сокращение численности молоди красной. Уменьшение выедания гольцами колюшек создает избыточное количество производителей на нерестилищах колюшки, смертность икры возрастает, а численность и ихтиомасса популяции колюшки сокращается.

Увеличение продукции зоопланктона в озере приводит к росту численности молоди красной, колюшки и гольцов. Однако ихтиомасса молоди красной несколько сокращается из-за выедания гольцами более крупных особей.

Перечисленные выше зависимости во многих случаях далеко не тривиальны, получить их можно было только с помощью исследования модели сообщества на ЭВМ, а не путем логических словесных построений. Дело в том, что варьирование каждого параметра системы связано с изменением какой-то определенной переменной не одним, а многими путями, некоторые пути передают возмущение с прямым, а некоторые — с обратным знаком, и нельзя заранее, не проведя математического эксперимента, сказать, какое суммарное воздействие по всем этим путям произведет данное изменение величины параметра. В этом собственно и заключается смысл изложенной выше части исследования сообщества пелагических рыб оз. Дальнего.

Полученные сведения о влиянии отдельных параметров на изменение состояния всей системы позволяют оценить, с какой степенью точности должны определяться те или иные параметры популяций, входящих в исследуемое сообщество, чтобы определить выходные величины с заданной погрешностью. Определение необходимой точности параметров по статическим коэффициентам передачи, вообще говоря, не совсем строго, но для целей опреде-

ления степени важности того или иного параметра в установлении искомой величины допустимо. В качестве такой искомой выходной величины естественно принять вылов красной прибрежным промыслом.

Данные, приведенные в табл. 7.7, показывают, что для прогнозирования величины вылова красной прибрежным промыслом с наибольшей точностью нужно определить смертность икры красной и гольцов. Точность определения этих параметров должна быть почти в 4 раза выше требуемой точности в отношении вылова. Условные площади нерестилищ красной и гольцов следует определять примерно с погрешностью вдвое меньшей, чем допустимая для прогноза вылова. Естественная или промысловая смертность взрослых гольцов оказывает существенное влияние на состояние популяции красной. Характерно, что определение параметров популяции хищников (гольда) должно быть проведено с большей точностью, чем определение параметров популяции конкурента (колюшки).

Таблица 7.7

Допустимая погрешность в определении параметров сообщества рыб оз. Дальнего при условии, что вылов красной должен быть рассчитан с ошибкой не более 10%

Параметры системы	Допустимая погрешность определения, %
Смертность икры красной	2.6
Условная площадь нерестилищ красной	4.3
Естественная смертность молоди красной	35.8
Естественная смертность красной в море	7.9
Интенсивность прибрежного промысла красной	8.7
Рацион питания молоди красной в озере	12.2
Плодовитость красной	25.7
Смертность икры колюшки	33.2
Условная площадь нерестилищ колюшки	10.9
Смертность икры гольцов	2.6
Условная площадь нерестилищ гольцов	5.3
Смертность взрослых гольцов в озере	6.5
Продукция зоопланктона в озере	61.6

Согласно табл. 7.7, естественная смертность красной в море должна быть определена значительно точнее, чем естественная смертность молоди красной в озере. Такое соотношение получилось потому, что в модели под этими параметрами понимаются совершенно неравноправные величины. Если естественная смертность красной в море — это основная величина, влияющая на изменение численности красной в этот период ее жизни, то естественная смертность молоди красной — это второстепенный про-

цесс, существенно уступающий по значению процессу поедания молоди красной гольцами.

Не должен вызывать удивления и тот факт, что величина интенсивности промысла должна определяться более точно, чем величина вылова. Это связано с тем, что интенсивность промысла не только оказывает непосредственное влияние на количество пойманной рыбы, но и воздействует соответствующим образом на все сообщество, изменяя в конечном счете и количество красной, идущей на нерест и подвергающейся промысловому воздействию.

Плодовитость красной не относится к тем параметрам, которые необходимо измерять с максимально возможной точностью. Погрешность в определении плодовитости может в 2—3 раза превосходить требуемую погрешность в прогнозе вылова. Как уже говорилось выше, это связано с компенсирующим влиянием смертности икры на нерестилищах.

Характеристика кормовой базы оз. Дальнего — продукция зоопланктона — может быть установлена для целей прогнозирования выловов красной довольно приблизительно.

В заключение отметим, что приведенные данные о необходимых точностях определения параметров популяций рыб относятся только к данному сообществу пелагических рыб оз. Дальнего, находящемуся в конкретных условиях. Для того чтобы решить такую же задачу для других ихтиологических объектов, необходимо построение и исследование моделей этих объектов. При современном уровне знаний о динамике численности и биомассы популяций и сообществ было бы преждевременно делать широкие обобщающие выводы по затронутой проблеме о точности определения параметров популяций и сообществ рыб.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе рассмотрены, разработаны и во многих случаях проверены на практике различные приемы и методы математического моделирования популяций и сообществ водных животных. Наиболее универсальный и результативный метод моделирования связан с применением цифровых ЭВМ.

Основной результат предпринятых исследований заключается в том, что в экологии водных животных появился и развивается новый метод исследования — математическое моделирование с применением вычислительных машин. В области теоретической экологии этот метод имеет самостоятельное значение как для проверки высказываемых гипотез и обобщений, так и для получения новых зависимостей и соотношений. В области экологического исследования конкретных природных объектов метод построения моделей популяций и сообществ, а также целых экосистем на ЭВМ является мощным средством обобщения и проверки обычно разрозненной и громоздкой информации, полученной в результате наблюдений и экспериментов. С помощью математических моделей возможно определение или уточнение таких характеристик популяций или сообществ, которые нельзя или очень трудно измерить непосредственно. Наконец, задачи прогнозирования и оптимального управления природными популяциями, сообществами и экосистемами не могут быть успешно решены без создания математических моделей этих объектов.

В той или иной мере все упомянутые выше аспекты моделирования популяций и сообществ водных животных отражены в настоящей работе. Так, в результате исследования довольно простой модели популяции рыбы показана возможность деления одной популяции на две обособленные группы (раздел 3.1), т. е. вскрыт один из вариантов механизма биологической изоляции, играющей существенную роль в теории эволюции. Закономерность появления автоколебаний численности особей в популяции показана, исходя из различных подходов к моделированию популяции, например, как в системе автоматического регулирования с нели-

нейной обратной связью (Меншуткин, 1968а) или на основании исследования функционирования автономного конечного автомата (Меншуткин, 1967в). Модельное изучение реакции популяции на периодическое или случайное изменение во времени внешних условий (раздел 3.2) показало, что в спектре колебаний популяции могут появляться такие периодические составляющие, которых не было в колебаниях внешних воздействий. Эти примеры показывают применимость и результативность использования метода математического моделирования в теории динамики популяций животных.

Тот факт, что, используя модель популяции окуня в оз. Тюленьем, удалось не только объяснить наблюдавшуюся в этом озере структуру популяции окуня, но и предсказать другие возможные типы структур в иных озерах с отличными экологическими условиями, говорит о пригодности метода моделирования конкретных популяций на ЭВМ для решения практических рыбохозяйственных вопросов. Моделирование стада озерновской красной (раздел 4.2) велось уже по прямому заказу исследовательских организаций Министерства рыбного хозяйства СССР.

В теории продукционного процесса модельный кибернетический эксперимент позволяет исследовать свойства популяции как трансформатора энергии в экологической системе водоема при широком диапазоне изменения внешних биотических факторов (разделы 5.1 и 5.2). Построение модели популяции планктонных ракообразных, основанное на применении метода Монте-Карло (раздел 5.3), показало возможность вычисления таких общепопуляционных характеристик, как продукция и биомасса, исходя только из знания закономерностей развития отдельной особи и внешних условий.

Для изучения трофических сетей сообществ водных животных применение методов теории графов вполне естественно, как для изучения всякой достаточно сложной сети (раздел 6.1). Область приложения теории графов к изучению свойств сообществ и экологических систем не ограничивается разобранным примером, и в этом направлении следует ожидать результативных исследований.

Моделирование сообществ водных животных на ЭВМ (раздел 6.2) потребовало по существу создания узко специализированного алгоритмического языка, способного описать сообщество любой структуры и сложности. Подробное и обстоятельное изучение динамики сообществ водных животных при различной конфигурации трофической сети и переменных внешних воздействиях является еще делом будущего — в настоящей работе лишь намечены пути такого изучения. На примере модельного исследования пищевой конкуренции двух популяций (Меншуткин, 1968б) показана сложность и неожиданность взаимной динамики популяций даже в таком относительно простом случае.

По отношению к конкретным сообществам показано (раздел 7.1), как с помощью построения моделей популяции диатомуса (кормового организма) и окуня (потребителя корма), обитающих в оз. Раздельном, можно разобраться для конкретного случая в сложном и достаточно запутанном вопросе о причинах смертности молоди рыб.

В модели сообщества пелагических рыб оз. Дальнего (разделы 7.2 и 7.3) осуществлено практическое приложение многих рассмотренных в настоящей работе теоретических разработок к достаточно сложному, но хорошо изученному природному объекту.

Перспектива дальнейших работ заключается как в расширении объекта моделирования до экологической системы или биогеоценоза, так и в углублении и уточнении моделей популяций до такой степени, чтобы разработка оптимальной стратегии рыболовства или оптимального режима использования природных ресурсов водоема из теоретически возможного построения стали реальным орудием народнохозяйственного планирования. Собственно основной смысл настоящей работы заключается в том, чтобы на ряде частных теоретических и практических примеров моделирования показать, что только объединенными усилиями ихтиологов, гидробиологов, гидрологов и кибернетиков можно в ближайшем будущем решить задачу о рациональном использовании природных богатств естественных и искусственных водоемов.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрахамс Дж., Кеверли Дж. 1967. Анализ электрических цепей методом теории графов. Изд. «Мир», М.
- Агеев М. И. 1964. Основы алгоритмического языка АЛГОЛ-60. Изд. ВЦ АН СССР, М.
- Айзерман М. А., Гусев Л. А., Розоноэр Л. И., Смирнова И. М., Таль А. А. 1963. Логика, автоматы, алгоритмы. Физматгиз, М.
- Алехин Ю. М. 1963. Статистические прогнозы в геофизике. Изд. ЛГУ.
- Аллен Р. 1963. Математическая экономия. ИЛ, М.
- Амосов Н. М. 1965. Моделирование мышления и психики. Изд. «Наукова думка», Киев.
- Амосов Н. М. 1968. Моделирование сложных систем. Изд. «Наукова думка», Киев.
- Арманд А. Д. 1969. Модели в физической географии. Природа, № 5.
- Базикалова А. Я., Вилисова И. К. 1959. Питание бентосоядных рыб Малого моря. Тр. Байкальск. лимнол. станции, т. 17.
- Базыкин А. Д. 1969. Модель динамики численности вида и проблема сосуществования близких видов. Журн. общ. биол., т. 30, вып. 3.
- Балуев А. И., Белых В. М., Даугавет В. А., Шидловская Н. А. 1967. Сборник упражнений по АЛГОЛ-60. Изд. ЛГУ.
- Баранов Ф. И. 1961. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства. В сб.: Очерки по биол. основам рыбн. хоз., Изд. АН СССР, М.—Л.
- Бевертон Р., Холт С. 1958. Обзор методов определения смертности облавливаемых популяций рыб. Изд. «Рыбное хозяйство», М.
- Бекман М. Ю., Меншуткин В. В. 1964. Анализ процесса продуцирования у популяций простейшей структуры. Журн. общ. биол., т. 25, вып. 3.
- Белявский Е. И., Деген А. Б., Этин Ю. Б. 1966. АЛГОЛ-60. Гидрометеиздат, Л.
- Берж К. 1962. Теория графов и ее применение. ИЛ, М.
- Беркли Э. 1961. Символическая логика и разумные машины. ИЛ, М.
- Бимент Дж. 1963. Физические модели в биологии. В сб.: Моделирование в биологии, под ред. Н. А. Бернштейна, ИЛ, М.
- Бир Ст. 1963. Кибернетика и управление производством. Физматгиз, М.
- Борущкий Е. В. 1960. О кормовой базе. Тр. Инст. морфологии животных, т. 13, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Борущкий Е. В. 1961. О кормовой базе и обеспеченности рыб пищей. Тр. совещ. ихтиол. комисс. АН СССР, вып. 13.
- Боттенбрух Г. 1963. Структура АЛГОЛ-60 и его использование. ИЛ, М.

- Бурмакин Е. В. 1961. Абсолютная численность окуня и его икhtiо-масса в малых озерах. Тр. совещ. икhtiол. комисс. АН СССР, вып. 13.
- Бурмакин Е. В., Жаков Л. А. 1961. Опыт определения рыбо-продуктивности окуневого озера. Научн.-техн. бюлл. ГосНИОРХ, № 17.
- Бусленко Н. П. 1964. Математическое моделирование производственных процессов на цифровых вычислительных машинах. Изд. «Наука», М.
- Бусленко Н. П., Шрейдер Ю. А. 1961. Метод статистических испытаний (Монте-Карло) и его реализация на цифровых вычислительных машинах. Физматгиз, М.
- Буш Р., Мостеллер Ф. 1962. Стохастические модели обучаемости. Физматгиз, М.
- Веников В. А. 1961. К вопросу о классификации моделей и методов моделирования. Изв. высш. учебн. заведений, Энергетика, № 10.
- Верещагин Г. Ю. 1934. Лимнология и ее главные задачи. Вестн. АН СССР, № 10.
- Вернадский В. И. 1967. Биосфера. Очерки первый и второй. В сб.: Биосфера, изд. «Наука», М.
- Виленикин Б. Я. 1966. Колебания численности популяций животных. В сб.: Колеб. процессы в биол. и химич. системах, изд. «Наука», М.
- Винберг Г. Г. 1936. Некоторые общие вопросы продуктивности озер. Зоол. журн., т. 15, вып. 4.
- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд. Бел. гос. унив., Минск.
- Винберг Г. Г. 1962. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем. Зоол. журн., т. 41, вып. 11.
- Винберг Г. Г. 1966. Скорость роста и интенсивность обмена у животных. Успехи соврем. биол., т. 61, вып. 2.
- Винберг Г. Г. 1967а. Основные направления в изучении энергетического баланса озер. В сб.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах, изд. «Наука», М.
- Винберг Г. Г. 1967б. Особенности водных экологических систем. Журн. общ. биол., т. 28, вып. 5.
- Винберг Г. Г. (под. ред.). 1968. Методы определения продукции водных животных. Изд. «Высшая школа», Минск.
- Винберг Г. Г., Анисимов С. И. 1966. Математическая модель водной экосистемы. В сб.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности, изд. «Наука», М.
- Винберг Г. Г., Печень Г. А., Шушкина Э. А. 1965. Продукция планктонных ракообразных в трех озерах разного типа. Зоол. журн., т. 44, вып. 5.
- Винер Н. 1958. Кибернетика или управление и связь в животном и машине. Изд. «Советское радио», М.
- Гаузе Г. Ф. 1933. Математический подход к проблемам борьбы за существование. Зоол. журн., т. 12, вып. 3.
- Гербельский Н. Л. 1957. Гистофизиологический анализ пищеварительной системы осетровых и костистых рыб на раннем периоде развития и методика работы с личинками в рыбоводстве. Тр. совещ. по рыбоводству, вып. 7, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Герфинкель Д. 1964. Моделирование экологических систем на цифровых вычислительных машинах. Сб. переводов «Математика», т. 8 (3).
- Герфинкель Д. 1968. Метод моделирования на вычислительных машинах в биохимии и экологии. В сб.: Теоретическая и математическая биология, изд. «Мир», М.
- Гилл А. 1966. Введение в теорию конечных автоматов. Изд. «Наука», М.
- Гильдерман Ю. И. 1966. Об одной модели сосуществования двух биологических видов. В сб.: Проблемы кибернетики, вып. 16.

- Гинзбург Л. Р. 1969. О динамике популяции с учетом возрастного состава. Бюлл. научн.-техн. информ. по агрофизике, 13, Л.
- Глушков В. М. 1962. Синтез цифровых автоматов. Физматгиз, М.
- Глушков В. М. 1964. Введение в кибернетику. Изд. АН УССР, Киев.
- Глушков В. М. 1965. Гносеологические основы математизации науки. Материалы семинара «Методологические вопросы кибернетики». Изд. «Наука думка», Киев.
- Грезе Б. Н. 1951. Продукция *Pontoporeia affinis* и метод ее определения. Тр. гидробиол. общ., т. 3.
- Греневский Г. 1964. Кибернетика без математики. Изд. «Советское радио», М.
- Гуд Г. Х., Макол Р. Э. 1962. Системотехника. Введение в проектирование больших систем. Изд. «Советское радио», М.
- Гулин В. В. 1963. Определение коэффициента выживания личинок в специально подготовленных озерах. Изв. ГосНИОРХ, т. 55.
- Дементьева Т. Ф. 1953. Закономерности колебаний численности основных промысловых рыб и методы промысловых прогнозов. Тр. Всес. конф. по вопр. рыбн. хоз., Изд. АН СССР, М.—Л.
- Державин А. Н. 1961. Каспийско-курильские запасы севриги. В сб.: Очерки по биол. основам рыбн. хоз., Изд. АН СССР, М.—Л.
- Джордж Т. В. 1964. Мозг как вычислительная машина. ИЛ, М.
- Дювилье П., Танг М. 1968. Биосфера и место в ней человека. Изд. «Прогресс», М.
- Егорова Т. В. 1964. Динамика численности красной р. Озерной. В сб.: Лососевое хоз. сов. Дальнего Востока, изд. «Наука», М.
- Егорова Т. В., Крогиус Ф. В., Куренков И. И., Семко Р. С. 1961. Причины колебаний численности красной р. Озерной. Вопр. ихтиол., т. 1, вып. 3.
- Жаков Л. А. 1960. Лимнологические исследования некоторых типичных озер Карельского перешейка. Тр. Лаб. озероведения, т. 11, Изд. АН СССР, Л.
- Жаков Л. А. 1964. Способ определения абсолютной численности рыб посредством подсчета окуневых кладок. В сб.: Озера Карельского перешейка, изд. «Наука», Л.
- Жаков Л. А. 1968а. О приспособительном значении размерной и возрастной структуры популяции окуня в малых озерах Карельского перешейка. В сб.: Сырьевые ресурсы водоемов Северо-Запада, Петро-заводск.
- Жаков Л. А. 1968б. О регуляции численности и возрастной структуры популяций озерных рыб. В сб.: Гидробиол. и ихтиол. исслед. внутр. вод Прибалтики, изд. «Минтас», Вильнюс.
- Заде Л. 1966. Понятие состояния в теории систем. В сб.: Общая теория систем, изд. «Мир», М.
- Засосов А. В. 1969. Уравнения теории рыболовства и способы их решения. Изд. «Пищевая промышленность», М.
- Ивахненко А. Г. 1961. Техническая кибернетика. Гостехиздат УССР, Киев.
- Ивлев В. С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. Пищепром-издат, М.
- Ивлев В. С. 1961а. Принцип математического моделирования динамики промысловых популяций рыб. Тр. совещ. ихтиол. комисс. АН СССР, вып. 13.
- Ивлев В. С. 1961б. Метод оценки обеспеченности рыб пищей. Тр. совещ. ихтиол. комисс. АН СССР, вып. 13.
- Каган Б. М., Тер-Микаэлян Т. М. 1964. Решение инженерных задач на цифровых вычислительных машинах. Изд. «Энергия», М.
- Калбертсон Дж. 1965. Математика и логика цифровых устройств. Изд. «Просвещение», М.

- К а р а к о ц к и й Е. Д. 1962. К теоретическим основам эксплуатации рыбного стада. Калининградское книжн. изд.
- К а р з и н к и н Г. С. 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. Пищепромиздат, М.
- К а р п о в В. Г., К р о г и у с Ф. В., К р о х и н Е. М., М е н ш у т к и н В. В. 1969. Модель ихтиоценоза оз. Дальнего, реализованная на электронной вычислительной машине. Тр. ВНИРО, т. 67.
- К и т о в А. И., К р и н и ц к и й Н. А. 1961. Электронные цифровые машины и программирование. Физматгиз, М.
- К о б р и н с к и й Н. Е., Т р а х т е н б р о т Б. А. 1962. Введение в теорию конечных автоматов. Физматгиз, М.
- К о н ю х о в Б. В. 1961. Моделирование наследственных болезней. Успехи соврем. биол., т. 52, вып. 3.
- К о с т о м а р о в а А. А. 1961. Значение этапа смешанного питания для выживания личинок щуки. Тр. совещ. ихтиол. комисс. АН СССР, вып. 13.
- К р а с ю к о в а З. В. 1958. Гистологические изменения слизистой оболочки кишечника сазана в связи с составом пищи на ранних этапах постэмбриогенеза. Вестн. ЛГУ, сер. биол., т. 3, вып. 1.
- К р о г и у с Ф. В. 1961а. Японский лососевый промысел в открытом море и его влияние на запасы красной. Рыбн. хоз., № 2.
- К р о г и у с Ф. В. 1961б. О связях темпа роста и численности красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.), Тр. совещ. ихтиол. комисс. АН СССР, вып. 13.
- К р о г и у с Ф. В. 1965. О причинах изменений темпа роста красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) р. Озерной. Вопр. ихтиол., т. 5, вып. 3.
- К р о г и у с Ф. В. 1967. Методика определения численности красной. Тр. ВНИРО, т. 62.
- К р о г и у с Ф. В., К р о х и н Е. М. 1948. Об урожайности молоди красной *Oncorhynchus nerka* Walb. Изв. ТИНРО, т. 28.
- К р о г и у с Ф. В., К р о х и н Е. М. 1956. Результаты исследований биологии нерки красной, состояния ее запасов и колебаний численности. Вопр. ихтиол., вып. 7.
- К р о г и у с Ф. В., К р о х и н Е. М., М е н ш у т к и н В. В. 1969. Сообщество пелагических рыб озера Дальнего (опыт кибернетического моделирования). Изд. «Наука», Л.
- К р о х и н Е. М. 1957. Определение суточных пищевых рационов молоди красной и трехиглой колюшки респирационным методом. Изв. ТИНРО, т. 44.
- К р о х и н Е. М. 1959. О влиянии количества отнерестовавших в озере производителей красной (*Oncorhynchus nerka*) на режим биогенных элементов. ДАН СССР, т. 128, № 3.
- К р о х и н Е. М. 1960. Нерестилица красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.). Вопр. ихтиол., вып. 16.
- К р о х и н Е. М. 1967. Материалы к познанию карликовой красной *Oncorhynchus nerka* Walb. в Дальнем озере (Камчатка). Вопр. ихтиол., т. 7, вып. 3.
- К р о х и н Е. М. 1968. Обзор работ, проведенных Паратунской экспериментальной лабораторией (ПЭЛ) Камчатского отделения ТИНРО. Изв. ТИНРО, т. 64.
- К р о х и н Е. М., К р о г и у с Ф. В. 1937. Очерки Курильского озера и биологии красной в его бассейне. Тр. Тихоокеанского комитета АН СССР, т. 4.
- К у л и к В. Т. 1963. Принципы алгоритмизации и построения управляющих машин. Гостехиздат УССР, Киев.
- К у л и к В. Т. 1964. Цифровое моделирование сложных систем. Изд. Киевского унив.

- Лавров С. С. 1964. Универсальный язык программирования. Изд. «Наука», М.
- Ланге О. 1968. Введение в экономическую кибернетику. Изд. «Прогресс», М.
- Лапин Ю. Е. 1961. Типы нерестовых популяций и некоторые вопросы методики исследования динамики численности промысловых рыб. Вопр. ихтиол., т. 1, вып. 4.
- Лебедев Ю. М. 1967. Модель круговорота азота в водной экосистеме без донных отложений. В сб.: Проблемы создания замкнутых экологических систем, изд. «Наука», М.
- Левин Б. Р. 1960. Теория случайных функций и ее применение в радиотехнике. Изд. «Советское радио», М.
- Ледли Р. С. 1966. Программирование и использование цифровых вычислительных машин. Изд. «Мир», М.
- Лернер А. Я. 1967. Начала кибернетики. Изд. «Наука», М.
- Линдеман Р. Л. 1943. Трофико-динамическое направление в экологическом исследовании. Успехи соврем. биол., т. 16, вып. 5.
- Лукашев В. Н. 1961. Динамика численности эксплуатируемого стада воблы, леща и судака Северного Каспия. Тр. совещ. ихтиол. комисс. АН СССР, вып. 13.
- Лэк Д. 1957. Численность животных и ее регуляция в природе. ИЛ, М.
- Ляпунов А. А. 1959. О некоторых общих вопросах кибернетики. В сб.: Проблемы кибернетики, вып. 1, изд. «Наука», М.
- Ляпунов А. А. 1968. Об изучении балансовых соотношений в биогеоценозе (попытка математического анализа). Журн. общ. биол., т. 29, вып. 6.
- Ляпунов А. А., Стебасев И. В. 1964. О биогеоценологическом уровне управления в рамках биосферы. В сб.: Проблемы кибернетики, вып. 11, изд. «Наука», М.
- Малиповский А. А. 1960. Типы управляющих биологических систем и их приспособительное значение. В сб.: Проблемы кибернетики, вып. 4, изд. «Наука», М.
- Маслов П. П. 1962. Моделирование в социологических исследованиях. Вопр. философии, № 3.
- Меншуткин В. В. 1964а. Опыт применения электронной вычислительной машины при анализе динамики численности рыб. В сб.: Применение математ. методов в биологии, вып. 3, Изд. ЛГУ.
- Меншуткин В. В. 1964б. Метод моделирования в динамике численности рыб. Изд. ВНИРО, М.
- Меншуткин В. В. 1964в. Реализация простейших моделей популяций рыб на электронной вычислительной машине. Вопр. ихтиол., т. 4, вып. 4.
- Меншуткин В. В. 1964 г. Исследование динамики численности рыб на основе представления популяции в виде кибернетической системы. Вопр. ихтиол., т. 4, вып. 1.
- Меншуткин В. В. 1965. Модель популяции рыб с переменной структурой пополнения. Вопр. ихтиол., т. 5, вып. 2.
- Меншуткин В. В. 1966а. Оптимальное управление популяцией промысловой рыбы. Вопр. ихтиол., т. 6, вып. 4.
- Меншуткин В. В. 1966б. Об оптимальной стратегии рыболовства. Вопр. ихтиол., т. 6, вып. 1.
- Меншуткин В. В. 1967а. Опыт моделирования стада озерной красной на электронной вычислительной машине. Тр. ВНИРО, т. 62.
- Меншуткин В. В. 1967б. Рациональное использование природных ресурсов озера. В сб.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах, изд. «Наука», М.
- Меншуткин В. В. 1967в. Популяция рыб как конечный автомат. В сб.: Структура и динамика водных сообществ и популяций, изд. «Наукова думка», Киев.

- Меншуткин В. В. 1968а. Популяция рыб как саморегулирующаяся система. Вопр. ихтиол., т. 8, вып. 1.
- Меншуткин В. В. 1968б. Моделирование отношений пищевой конкуренции между популяциями рыб. Зоол. журн., т. 47, вып. 11.
- Меншуткин В. В. 1969а. Исследование сообществ водных организмов методами теории графов. Журн. общ. биол., т. 30, вып. 1.
- Меншуткин В. В. 1969б. Опыт прогнозирования динамики численности озерной красной рыбы на основе кибернетической модели этого стада. Тр. ВНИРО, т. 67.
- Меншуткин В. В., Гадибирова Л. Ф. 1965. Моделирование простейших популяций рыб на электронной вычислительной машине. Тр. Лимнолог. инст. СО АН СССР, т. 6.
- Меншуткин В. В., Жаков Л. А. 1964а. Опыт математического моделирования характера динамики численности окуня в заданных экологических условиях. Тр. X конф. по биологии водоемов Прибалтики, Минск.
- Меншуткин В. В., Жаков Л. А. 1964б. Опыт математического моделирования характера динамики численности окуня в заданных экологических условиях. В сб.: Озера Карельского перешейка, Изд. АН СССР, Л.
- Меншуткин В. В., Жаков Л. А., Умнов А. А. 1968. Исследование причин смертности молоди окуня методом моделирования. Вопр. ихтиол., т. 8, вып. 6.
- Меншуткин В. В., Кисляков Ю. Я. 1967а. Моделирование популяции промысловой рыбы с учетом переменного темпа роста. Зоол. журн., т. 46, вып. 6.
- Меншуткин В. В., Кисляков Ю. Я. 1967б. Оптимизация режимов рыболовства методом динамического программирования. Рыбн. хоз., № 7.
- Меншуткин В. В., Кисляков Ю. Я. 1968а. Моделирование влияния кормовой базы на динамику популяции рыб. Зоол. журн., т. 47, вып. 3.
- Меншуткин В. В., Кисляков Ю. Я. 1968б. Модельное исследование промысла красной р. Озерной. Рыбн. хоз., № 4.
- Меншуткин В. В., Приходько Т. И. 1968. Исследование продукционного процесса на моделях простейших популяций водных животных. Гидробиол. журн., т. 4, № 6.
- Меншуткин В. В., Приходько Т. И. 1969а. Продукционные свойства стационарной популяции с растянутым периодом размножения. Гидробиол. журн., т. 5, № 1.
- Меншуткин В. В., Приходько Т. И. 1969б. Вероятностная модель популяции планктонных ракообразных. Зоол. журн., т. 48, вып. 12.
- Меншуткин В. В., Свидерский В. Л., Умнов А. А. 1968. Первые механизмы регуляции полета саранчи (опыт моделирования системы, контролирующей полет). В сб.: Физиология и биохимия беспозвоночных, изд. «Наука», Л.
- Месарович М. 1966. Основания общей теории систем. В сб.: Общая теория систем, изд. «Мир», М.
- Моисеев В. Д. 1965. Центральные идеи и философские основы кибернетики. Изд. «Мысль», М.
- Моисеев П. А. 1964. Советско-японская конвенция по рыболовству в открытом море в северо-западной части Тихого океана и задачи исследований. В сб.: Лососевое хоз. сов. Дальнего Востока, изд. «Наука», М.
- Молчапов А. М. 1966. Возможная роль колебательных процессов в эволюции. В сб.: Колебат. процессы в биол. и химич. системах, изд. «Наука», М.

- М о н а с т ы р с к и й Г. Н. 1952. Динамика численности промысловых рыб. Тр. ВНИРО, т. 21.
- М о р о з о в А. В. 1960. Влияние вылова на динамику численности водных организмов. В сб.: Применение математ. методов в биологии, вып. 1, изд. ЛГУ.
- М о с к а л е н к о Ю. Е. 1967. Динамика кровенаполнения головного мозга в норме и при гравитационных нагрузках. В сб.: Проблемы космической биологии, т. 5, изд. «Наука», Л.
- М о с к а л е н к о Ю. Е., М е ш у т к и н В. В., К и с л я к о в Ю. Я. 1968. О применении динамического программирования к изучению регуляции внутричерепного кровообращения. Физиол. журн., т. 54, № 8.
- М у р Э. Ф. 1967. Математика в биологических исследованиях. В сб.: Математика в современном мире, изд. «Мир», М.
- М э з о н С., Ц и м м е р м а н Г. 1963. Электрические цепи, сигналы и системы. ИЛ, М.
- Н а у м о в Н. П., Н и к о л ь с к и й Г. В. 1962. О некоторых общих закономерностях динамики популяций животных. Зоол. журн., т. 41, вып. 8.
- Н е й м а н М. С. 1958. Автоматические процессы и явления. Изд. «Советское радио», М.
- Н и к о л ь с к и й Г. В. 1960. О формах приспособлений к саморегуляции численности популяций рыб. Журн. общ. биол., т. 21, вып. 4.
- Н и к о л ь с к и й Г. В. 1961. О причинах флуктуаций численности рыб. Вопр. ихтиол., т. 1, вып. 4.
- Н и к о л ь с к и й Г. В. 1963. О биологических основах математического моделирования динамики популяций рыб. Вопр. ихтиол., т. 2, вып. 4.
- Н и к о л ь с к и й Г. В. 1965. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных запасов. Изд. «Наука», М.
- Н о в и к И. Б. 1965. О моделировании сложных систем, изд. «Мысль», М.
- Н ю б е р г Н. Д. 1968. О познавательных возможностях моделирования. В сб.: Математ. моделирование жизненных процессов, изд. «Мысль», М.
- О л ь с о н Г. 1947. Динамические аналогии. ИЛ, М.
- О р е О. 1968. Теория графов. Изд. «Наука», М.
- П а р и н В. В., Б а е в с к и й Р. М. 1966. Введение в медицинскую кибернетику. Изд. «Медицина», М.
- П а т т е н Б. 1966. Концепция информации в экологии. Некоторые аспекты поведения планктонных сообществ. В сб.: Концепция информации и биологические системы, изд. «Мир», М.
- П е т р о в и ч П. Г., Ш у ш к и н а Э. А., П е ч е н ь Г. А. 1961. Расчет продукции зоопланктона. ДАН СССР, т. 135, № 5.
- П е ч е н ь Г. А. 1965. Продукция ветвистоусых ракообразных озерного зоопланктона. Гидробиол. журн., т. 1, № 4.
- П о л е т а е в И. А. 1966. О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах. В сб.: Проблемы кибернетики, вып. 16, изд. «Наука», М.
- П о л е т а е в И. А. 1968. Некоторые математические модели биогеоценозов и замечания о моделировании. В сб.: Математ. моделирование жизненных процессов, изд. «Мысль», М.
- П о л я к о в Г. Д. 1962. Приспособительная взаимосвязь изменчивости популяций рыб с условиями питания. Тр. Инст. морфологии животных, вып. 42, Изд. АН СССР, М.
- П у г а ч е в В. С. 1957. Теория случайных процессов и ее применение к задачам автоматического управления. Физматгиз, М.
- Р а ш е в с к и й Н. 1967. Некоторые медицинские аспекты математической биологии, изд. «Медицина», М.
- Р ё с с е л Э. С. 1947. Проблема перелова рыбы. Пищепромиздат, М.

- Риккер В. Е. 1957. Запас и пополнение. Материалы международной конференции по охране запасов рыбы, кн. I. Пищепромиздат, М.
- Руденко Г. П. 1963. Возрастной состав рыб, ихтиомасса и рыбопродуктивность окуневых озер. Научн.-техн. бюлл. ГосНИОРХ, 16.
- Савваитова К. А. 1961а. О систематическом положении камчатских гольцов рода *Salvelinus*. Зоол. журн., т. 40, вып. 11.
- Савваитова К. А. 1961б. О внутривидовых биологических формах *Salvelinus alpinus* L. Камчатки. Вопр. ихтиол., т. 1, вып. 4.
- Савваитова К. А., Решетников Ю. С. 1961. Питание различных биологических форм гольца (*Salvelinus malma* Walb.) в некоторых водоемах Камчатки. Вопр. ихтиол., т. 1, вып. 1.
- Свешников А. А. 1961. Прикладные методы теории случайных функций. Судпромгиз, Л.
- Северцов С. А. 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. Изд. АН СССР, М.
- Семко Р. С. 1961. Современные изменения численности тихоокеанских лососей и их основные причины. Тр. совещ. ихтиол. комисс. АН СССР, вып. 13.
- Серебрянников М. Г., Первозванский А. А. 1965. Выявление скрытых периодичностей. Изд. «Наука», М.
- Советская биологическая национальная программа. 1969. Изд. «Наука», Л.
- Стоун Р. 1967. Математика в общественных науках. В сб.: Математика в современном мире, изд. «Мир», М.
- Сукачев В. П. 1965. Основные проблемы современной биоценологии. Журн. общ. биол., т. 26, вып. 3.
- Тен В. С. 1967. О трофическом взаимодействии примитивных пар хищник—жертва у водных организмов. В сб.: Структура и динамика водных сообществ и популяций, изд. «Наукова думка», Киев.
- Тен В. С., Зайка В. Е. 1967. Основные параметры продукционного процесса в популяциях водных беспозвоночных. В сб.: Биология и распределение планктона южных морей, изд. «Наука», М.
- Ткаченко П. Н., Кудев Л. Н., Мещеряков Г. А., Чавыкин А. М., Чебакин А. Д. 1969. Математические модели боевых действий. Изд. «Советское радио», М.
- Тюрин П. В. 1962. Фактор естественной смертности и его значение при регулировании рыболовства. Вопр. ихтиол., т. 2, вып. 3.
- Уемов А. И. 1962. Аналогия и модель. Вопр. философии, № 3.
- Фролов И. Т. 1961. Гносеологические проблемы моделирования биологических систем. Вопр. философии, № 2.
- Хорафас Д. Н. 1967. Системы и моделирование. Изд. «Мир», М.
- Хэммонд П. 1961. Теория обратной связи и ее применение. ИЛ, М.
- Цыпкин Я. З., Михалевский Б. Н. (под ред.). 1961. Процессы регулирования в моделях экономических систем. ИЛ, М.
- Ципуришвили Д. Г. 1966. Статистико-вероятностное моделирование динамики популяции общественной полевки. В сб.: Теоретические вопросы бионики, Тбилиси.
- Черфас Б. И. 1940. Выживаемость молоди сазана в различных экологических условиях. Рыбн. хоз., № 8.
- Чугунов Н. Л. 1961. Опыт биостатистического определения запасов рыбы в Северном Каспии. В сб.: Очерки по биологич. основам рыбн. хоз., Изд. АН СССР, М.
- Шефер М. Б. 1957. Типы научной информации, необходимые для разработки мероприятий по охране рыбных запасов. Матер. международной конф. по охране запасов рыбы, кн. I, М.
- Шефер М. Б. 1958. Некоторые вопросы динамики популяций и регулирования промыслового рыболовства. Пищепромиздат, М.
- Шмалдгаузен И. И. 1968. Кибернетические вопросы биологии. Изд. «Наука», Новосибирск.

- Ш о р ы г и н А. А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. Пищепромиздат, М.
- Ш т о ф ф В. А. 1966. Моделирование и философия. Изд. «Наука», М.—Л.
- Ш у ш к и н а Э. А. 1966. Соотношение продукции и биомассы зоопланктона озер. Гидробиол. журн., т. 2, № 4.
- Э м а н Т. И. 1966. О некоторых математических моделях биогеоценозов. В сб.: Проблемы кибернетики, вып. 16, изд. «Наука», М.
- Э ш б и У. Р. 1959. Введение в кибернетику. ИЛ, М.
- Ю р о ч к о Е. С. 1966. Математическая модель для изучения взаимодействия типа «хищник—жертва». ДАН БССР, № 11.
- A n d r e w a r t h a H. G. 1957. The use of conceptual models in population ecology. Cold Spring Harbor Symposia on quantitative biology, v. XXII.
- B a i l e y N. T. J. 1957. The mathematical theory of epidemics. Hafner, N. Y.
- B a r t l e t t M. S. 1960. Stochastic population models in ecology and epidemiology. London.
- B e v e r t o n R. J. 1962. Long-term dynamics of exploited North Sea fish populations. In: The exploitation of the natural animal populations. Oxford.
- B e v e r t o n R. J. and H o l t S. J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. London.
- B i s h o p Y. M. M. 1959. Errors in estimates of mortality obtained from virtual populations. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 16, 1.
- C h a p m a n D. W. 1967. Production in fish population. In: The biological basis of freshwater fish production. N. Y.
- C h a t w i n B. M. 1958. Mortality rates and estimates of theoretical yield in relation to minimum commercial size of longcod (*Ophiodon elongatus*) from Strait of Georgia, British Columbia. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 15, 5.
- C l a r k e G. L., E d m o n d s o n W. T., R i c k e r W. E. 1946. Mathematical formulation of biological productivity. Ecol. Monograph., v. 16, 4.
- C o o p e r N. E. 1965. Dynamics and production of natural population of a fresh-water Amphipod, *Hyalelia azteca*. Ecol. Monograph., v. 35, 4.
- C u s h i n g D. H. 1968. Grazing by herbivorous copepods in the sea. J. Cons. perm. int. Explor. Mer., v. 32, 1.
- D i c k e L. M., P a l o h e i m o J. E. 1968. Production and food supply. Symposium on marine food chains. Univ. of Aarhus. Denmark. Contrib., 26.
- D o i T. 1956. Dynamical treatment of exploitation of aquatic resources. Bull. Japan. Society of Scient. Fisher., v. 21, 11.
- D o i T. 1959. On separation of natural and fishing mortality by use an analogue computer. Bull. Tokai. Reg. Fish. Res. Lab., v. 25.
- D o i T. 1962a. Dynamical relation between secular variations and population parameters (especially natural and fishing mortality) of the king crab resource of the Western Kamchatka. Bull. Japan. Society of Scient. Fisher., v. 28, 11.
- D o i T. 1962b. Dynamical relationships between variations of the antarctic fin whale catch and catcher's day's work. Bull. Japan. Society of Scient. Fisher., v. 28, 12.
- D o i T. 1962c. On the predatory and competitive relationships among fishes caught in the waters adjacent to Japan. Bull. Tokai. Reg. Fish. Res. Lab., v. 32.
- D o i T. 1962d. On the reproduction curves and optimum escapements for the sockeyes salmon stocks of the Skeena River, the Fraser River and Bristol Bay and the pink salmon stock of Alaska. Intern. North Pacif. Fish. Comm. Bull., 10.
- D u g d a l e R. C. 1967. Nutrient limitation in the sea: dynamics, identification and significance. Limnol. a. Oceanogr., v. 12, 4.

- Edmondson W. T. 1965. Reproductive rates of planktonic rotifers as related to food and temperature in nature. Ecol. Monograph., v. 35.
- Edmondson W. T. 1968. A graphical model for evaluating the use of the edd ratio for measuring birth and death rates. Oecologia. (Berlin), 1.
- Eichorn R. 1957. Zur Populationsdynamik der Calaniden Copepoden in Titiseen und Feldsee. Arch. Hydrobiol. Suppl., 24, 2.
- Einsle W. 1941. Fischereiwirtschaftliche Probleme in deutschen Alpensee. Fischeri Ltr. Neudamm, Bd. 44 (45/46).
- Elster H. I. 1954. Über die Populationsdynamik von Eudiaptoms gracilis Sars und Heterocope borealis Fisher in Bodensee-Obersee. Arch. Hydrobiol. Suppl., 20, 4.
- Fabre-Demerque, Biatrix. 1897. La période critique postlarvaire des poissons marins. Bull. du Museum d'histoire naturelle, Paris.
- Foerster R. E. 1938. Mortality trend among young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walb.) during various stages of lake residence. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 4, 3.
- Frank P. W. 1960. Prediction of population growth form in *Daphnia pulex* cultures. Amer. Natur., 94 (878).
- Fredin R. A. 1965. Some methods for estimating ocean mortality of pacific salmon. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 22, 1.
- Garfinkel D. 1962. Digital computer simulation of ecological systems. Nature, 194 (4831).
- Garfinkel D., Sack R. 1964. Digital computer simulation of ecological system, based on a modified mass action law. Ecology, v. 45, 3.
- Gordon H. S. 1953. An economic approach to the optimum utilization of fishery resources. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 10, 7.
- Graham M. 1939. The sigmoid curve and the overfishing problem. Rapp. Cons. Explor. Mer., 11.
- Gulland J. A. 1962. The application of mathematical models to fish populations. In: The exploitation of the natural animal populations. Oxford.
- Hall D. 1964. An experimental approach to the dynamics of natural population of *Daphnia galeata mendonae*. Ecology, v. 45, 5.
- Harmon L. D., Lewis E. R. 1966. Neural Modelling. Physiological Reviews, v. 46, 3.
- Harris J. G. K. 1968. A mathematical model describing the possible behaviour of a copepod feeding continuously in a relatively dense randomly distributed population of algal cell. J. Cons. perm. int. Explor. Mer., v. 32, 1.
- Hjort J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe viewed in the light of biological research. Rapp. Proc. Verb. Cons. Explor. Mer., v. 20.
- Holling C. S. 1959. The components of predation as revealed by study of small mammal predation of the European sawfly. Canad. Entomol., v. 91.
- Holling C. S. 1966. The strategy of building models of complex ecological systems. In: Systems analysis in ecology, N. Y.
- Holt J. 1962. The application of comparative population studies to fisheries biology. In: The exploitation of the natural animal populations. Oxford.
- Johnson F. H., Eyring H., Polissar M. J. 1954. The kinetic basis of molecular biology. Wiley. N. Y.
- Jones J. W., Hynes H. B. N. 1950. The age and growth of *Gasterosteus aculeatus*, *Pigosteus pungitius* and *Spinachia vulgaris* as shown by their otoliths. J. Anim. Ecol., v. 19, 1.
- Jones R. 1957. A much shortened version of the fish yield equation. Joint. Scien. Meet. ICNAF /ICEC/FAO. Lisbon. Rap. 21.
- Karpov V. G., Krogius F. V., Krokhin E. M., Menshutkin V. V. 1967. A model of the ichthyocoenosis of lake Dalnye realised

- on an electronic computer. Verh. Internat. Verein. Limnol., 16, Stuttgart.
- King C. E., Paulik G. J. 1967. Dynamic models and simulation of ecological systems. J. Theoret. Biol., v. 16.
- Lander R. H. 1962. A method of estimating mortality rates from change in composition. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 19, 1.
- Larkin P. A. 1966. Exploitation in a type of predator-prey relationship. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 23, 3.
- Larkin P. A., Hourston A. S. 1964. A model for simulation of the population biology of Pacific salmon. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 21, 5.
- Larkin P. A., Raleigh R. F., Wilmovsky N. J. 1964. Some alternative promises of constructing theoretical reproduction curves. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 21, 3.
- Leslie P. H. 1958. A stochastic model for studying the properties of certain biological systems by numerical method. Biometrika, 45.
- Lotka A. J. 1925. The elements of physical biology. Baltimore.
- McAllister C. D. 1968. Zooplankton rations, phytoplankton mortality and the estimation of marine production. Symposium on marine food chains. Univ. of Aarhus. Denmark. Co. 5.
- MacArthur R. 1955. Fluctuations of animal population and a measure of community stability. Ecology, v. 35.
- Mann K. H. 1964. The pattern of energy flow in the fish and invertebrate fauna of River Thames. Verh. Intern. Verein. Limnol., 15.
- Margalef R. 1961. A solution communication of structure in planktonic populations. Limnol. a. Oceanogr., v. 6, 2.
- Marr J. 1956. The «critical period» in the early life history of marine fishes. J. Cons. perm. int. Explor. Mer., v. 21.
- Murphy G. I. 1965. A solution of catch equation. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 22, 1.
- Nees J., Dugdall R. C. 1959. Computation of production for population of aquatic Midgelarvae. Ecology, v. 40, 3.
- Odum E. P. 1959. Fundamentals of ecology. Philadelphia.
- Paloheimo J. E. 1961. Studies on estimation of mortalities. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 18, 5.
- Park R. R. 1948. Experimental studies in interspecies competition. Ecol. Monograph., v. 18.
- Parker R. R. 1960. Critical size and maximum yield for chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 17, 2.
- Parker R. R. 1962. Estimations of ocean mortality rates of Pacific salmon (*Oncorhynchus*). J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 19, 4.
- Parker R. R. 1963. On the problem of maximum yield from North Pacific sockeye salmon stocks. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 20, 6.
- Patten B. C. 1959. A introduction to the cybernetics of ecosystem, the trophic-dynamic aspect. Ecology, v. 40, 2.
- Patten B. C. 1961. Negentropy flow in communities of plankton. Limnol. a. Oceanogr., 6.
- Paulik G. J. 1967. Digital simulation of nature communities. In: Pollution and marine ecology. N. Y.
- Paulik G. J., Beyliff W. H. 1967. A generalized computer program for the Ricker model of equilibrium yield per recruitment. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 24, 2.
- Paulik G. J., Gales L. E. 1964. Allometric growth and the Beverton and Holt yield equation. Transact. Americ. Fish. Soc., v. 93.
- Paulik G. J., Greenough J. W. 1964. Development and application of computer techniques to simulate natural populations and communities. Res. in Fisheries Univer. of Washington, Co. 166.
- Paulik G. J., Greenough J. W. 1966. Management analysis for a salmon resource. In: Systems analysis in ecology. N. Y.
- Ricker W. E. 1938. «Residual» and kokanee salmon in Cultus lake. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 4, 3.

- Ricker W. E. 1940. Relation of «catch per unit effort» to abundance and rate of exploitation. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, v. 5, 1.
- Ricker W. E. 1944. Further notes on fishing mortality and effort. *Co-peia*, 1.
- Ricker W. E. 1948. Method of estimating vital statistics of fish populations. *Indiana Univ. Publ. Scient.*, Ser. 15.
- Ricker W. E. 1954. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, v. 11, 5.
- Ricker W. E. 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. *Fish. Res. Bd. Canada, Bull.* 119.
- Ricker W. E. 1962. Comparison of ocean growth and mortality of sockeye salmon during their last two years. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, v. 19, 4.
- Ricker W. E., Foerster R. E. 1948. Computation of fish production. *Bull. Bindham. Oceanogr. Collection*, v. 11, 4.
- Riley G. A. 1963. Theory of food-chain relations in the ocean. In: *The Sea*, v. 2.
- Riley G. A., Stommel H., Bumpus D. F. 1948. Quantative ecology of plankton of the Western North Atlantic. *Bull. Bindham. Oceanogr. Collection*, v. 11, 3.
- Rogers D. E. 1961. Reproduction of the three-spine stickleback. *Res. of Fish. Coll. Wash. Univ. Co.*, 139.
- Rosen R. 1964. Abstract biological systems as sequential machines. *Bull. Math. Biophys.*, v. 26, 2.
- Saila S. B., Shappy R. A. 1963. Random movement and orientation in salmon migration. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, v. 28, 1.
- Salo E. O., Paulik G. J., Miller D. M., Lenarz W. 1967. Ecology of Elliot and Everett Bay. *Res. of Fish. Coll. Wash. Univ., Co.* 240.
- Scheafer M. B. 1954. Fisheries dynamics and the concept of maximum equilibrium catch. *Proc. Gulf and Caribbe Fish., Inst. 6th annual sess.*
- Scheafer M. B. 1957. Some considerations of population dynamics and economics in relation to the management of the commercial marine fisheries. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, v. 14, 5.
- Sette O. E. 1943. Biology of the Atlantic mackrel (*Scomber scomber*) of North America. Early life history, including growth, drift and mortality of the egg and larval populations. *Fish. Bull.*, v. 50, 38.
- Silliman R. P., Gutsell J. S. 1958. Experimental exploitation of fish population. *Fish. Bull. of U. S.*, v. 58, 133.
- Slobodkin L. B. 1955. Conditions of population equilibrium. *Ecology*, v. 39, 3.
- Slobodkin L. B. 1958. Meta-models in theoretical ecology. *Ecology*, v. 39, 3.
- Slobodkin L. B. 1961. Growth and regulation of animal population. *N. Y.*
- Smith F. E. 1952. Experimental methods in population dynamics: A critique. *Ecology*, v. 33, 2.
- Smith F. E. 1963. Population dynamics of *Daphnia magna* and a new model for population growth. *Ecology*, v. 44, 4.
- Soleim F. A. 1942. Causes of rich and poor year classes of herring. *Rept. Norw. Fish. Mar. Invest.*, v. 7, 2.
- Stross R. G., Nees J. C., Hasler A. D. 1961. Turnover time and production of plantonic Crustacea in limed and referens portion of bog lake. *Ecology*, v. 42, 2.
- Svårdson G. 1949. Natural selection and egg number in fish. *Fish. Bd. Sweden Inst. Freshwater. Res. Rep.*, 29.
- Tanaka S. 1957. Relation between Baranov's mathematical model and sigmoid curve. *Bull. Japan. Soc. Scient. Fish.*, v. 23, 1.
- Tanaka S. 1959. Studies on the dynamics and management of fish populations. *Tokio. (На японском яз.)*

- T a n a k a S. 1962a. On the salmon stocks of the Pacific coast of United States and Canada. Bull. Int. North. Pacific. Fish., Comm. 10.
- T a n a k a S. 1962b. The effect of reduction of fishing effort on yield. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 19, 4.
- T h o m p s o n W. F. 1937. Theory of the effect of fishing on the stock of halibut. Rep. Int. Fish. Comm., v. 12.
- U r s i n E. 1967. A mathematical model of some aspects of fish growth respiration and mortality. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 24, 11.
- U t i d a S. 1957. Population fluctuation, an experimental and theoretical approach. Cold Spring Harbor Symposia on Quantative Biology, v. 22.
- V o l t e r r a V. 1931. Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie. Paris.
- V o l t e r r a V., d' A n c o n a U. 1935. Les associations biologiques au point de vue mathématique. Paris.
- W a t t K. E. F. 1961. Mathematical models for use in insect pest control. Canad. Entomol., Suppl. 19, v. 93.
- W a t t K. E. F. 1962. The conceptual formulation and mathematical solution of practical problems in population input-output dynamics. In: The exploitation of the natural animal populations. Oxford.
- W r i g h t J. C. 1965. The population dynamics and production of Daphnia in Canyon Ferry Reservoir, Montana. Limnol. a. Oceanogr., v. 10, 4.
- Y a m a n a k a I. 1954. The effect of size restriction on yield. Ann. Rept. Japan. Sea Res. Lab., 1.
- Y a m a n a k a I. 1963. Note on the effects of catching non-maturing soskeye salmon in view of the availability. Bull. Japan. Sea Res. Lab., 11.

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Введение	5
ГЛАВА 1. Пути развития методов моделирования популяций и сообществ.	
1.1. Популяция как динамическая система	9
1.2. Моделирование — метод исследования популяций и сообществ	13
1.3. Модели популяций, использующие аппарат дифференциальных уравнений	22
1.4. Модели популяций, использующие аппарат уравнений в конечных разностях	29
1.5. Модели сообществ водных животных	38
ГЛАВА 2. Теоретические основы моделирования популяций и сообществ водных животных.	
2.1. Общие принципы построения системы определений и моделирования	44
2.2. Особь	48
2.3. Группа особей	51
2.4. Популяция	57
2.5. Сообщество	61
ГЛАВА 3. Абстрактные модели популяций рыб.	
3.1. Простейшие модели популяций рыб	65
3.2. Моделирование популяции промысловой рыбы с учетом переменного темпа роста	72
ГЛАВА 4. Модели конкретных популяций рыб.	
4.1. Модель популяции окуня в оз. Тюленьем	80
4.2. Модель популяции красной, нерестующей в оз. Курильском	92
ГЛАВА 5. Модели популяций водных беспозвоночных.	
5.1. Модель популяции с коротким периодом размножения	101
5.2. Модель популяции с растянутым периодом размножения	107
5.3. Вероятностная модель популяции планктонных ракообразных	114
ГЛАВА 6. Абстрактные модели сообществ водных животных.	
6.1. Применение методов теории графов при исследовании свойств сообществ	123
6.2. Моделирование сообществ на цифровой вычислительной машине	131
	195

ГЛАВА 7. Модели конкретных сообществ.

7.1. Модель взаимодействия популяции зоопланктона и молоди окуни в оз. Раздельном	142
7.2. Модель сообщества пелагических рыб оз. Дальнего	152
7.3. Исследование модели сообщества пелагических рыб оз. Даль- него	158
З а к л ю ч е н и е	179
Л и т е р а т у р а	182

Владимир Васильевич Меншуткин

**МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ
И СООБЩЕСТВ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ**

Утверждено к печати

*Институтом эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова
Академии наук СССР*

Редакторы издательства *Э. А. Гутникова* и *А. А. Антонова*
Технический редактор *Е. Н. Мурашкина*
Корректоры *Ж. Д. Андропова*, *О. И. Иващенкова* и *Г. А. Мошкина*

Сдано в набор 9/VIII 1971 г. Подписано к печати 23/XI 1971 г. Формат бумаги 60×90^{1/16}.
Бумага № 2. Печ. л. 12^{1/4} = 12,25 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 13,31. Изд. № 4576. Тип.
зак. № 157. М-08715. Тираж 1300. Цена 1 р. 13 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука».
199164, Ленинград, Менделеевская лин., д. 1