

УДК: 577.95

## Моделирование с учетом неопределенности данных экосистемы эвтрофного озера

Пахт Е.В.\*

*Дальневосточный федеральный университет, школа естественных наук,  
Владивосток, 690950, Россия*

**Аннотация.** Неточность экспериментальной информации о состоянии и функционировании природной экологической системы вызывает необходимость дополнить описание динамической системы некоторой надстройкой для расчета функции принадлежности, описывающей динамику с учетом неопределенности исходных данных. Описание неопределенностей с использованием нечетких множеств применяется к озерной экосистеме. Показано значительное влияние бактериально-детритного звена в трофической цепи водоема. Функция принадлежности помогает выбирать режимы, при которых система может в течение длительного времени, в рассмотренном примере 4 года, относительно стабильно функционировать. В других режимах значения функции принадлежности показывают возможное патологическое изменение в соотношениях компонентов биосообщества, приводящее к переходу экосистемы в качественно новое состояние, например эвтрофикация водоема, заболачивание.

**Ключевые слова:** математическая модель, водная экосистема, неопределенность, нечеткое подмножество, функция принадлежности, динамика биомасс, устойчивость.

### ВВЕДЕНИЕ

Природные водные экосистемы, в частности, озерные, представляют собой многовидовое сообщество живых организмов, функционирование которого зависит как от внутрисистемных процессов, так и от окружающей среды.

Исследование любой природной системы в настоящее время невозможно без учета антропогенного воздействия, которому она в той или иной степени подвергается [1, 2]. Анализ последствий такого воздействия, сложный, но важный с точки зрения развития и изменения природной системы, рационально проводить с помощью математических моделей, как наиболее дешевого способа, не требующего дополнительного вторжения в природную среду.

К настоящему времени разработаны тысячи моделей для различных конкретных внутренних водоемов [3–5]. Во всех этих исследованиях основное внимание уделялось ихтиоценозам и другим сообществам водных организмов.

Задачи модельных исследований связаны с анализом закономерностей функционирования экосистем и сообществ, а также прогнозированием динамики основных параметров системы [6–9].

При моделировании водных экологических систем возникает проблема неточности экспериментальной информации, связанная с уровнем изученности биологических процессов [10]. В таком случае для количественной оценки динамики биологических систем можно довольствоваться некоторым уровнем неопределенности, который

---

\*st-francis@mail.ru

можно отслеживать в процессе расчетов. Описание неопределенностей в динамических моделях с использованием нечетких множеств можно строить на основе описания динамики функции принадлежности [11]. При этом учет неопределенности приобретает вид надстройки над основной моделью [12]. Основная модель описывает динамику масс выделенных блоков экосистемы и имеет вид системы дифференциальных уравнений, над которой далее надстраивается описание динамики с учетом неопределенности [13].

Пусть имеется некоторая эмпирическая информация об экологической системе, представленная в виде некоторого набора параметров. В настоящей работе сделана попытка проверить совместимость этих параметров с помощью динамической модели. Рассмотрено гипотетическое развитие системы при стационарных условиях среды (отсутствие влияния климатического фактора).

Объектом исследования послужило небольшое озеро Большой Окуненок в Ленинградской области (заказник «Сяберский»). Этот небольшой высокотрофный водоем в течение ряда лет использовался как питомник для подращивания мальков сиговых рыб и карпа. Для озера Большой Окуненок характерны малая глубина, практически полное отсутствие макрофитов и специфический состав ихтиофауны. В 1986 г., в начале вегетационного сезона, в озеро были посажены мальки возраста 0+ двух видов рыб-планктофагов (песяди и пелчира) и одного вида рыб-бентофагов (карпа). Таким образом, с мая по ноябрь ихтиофауна озера была представлена исключительно мальками при плотной их посадке. Характерным свойством экосистемы Большого Окуненка является преобладание в питании гидробионтов этого озера бактерий и детрита. Преобладает детрит и в рационе рыб. Географические координаты центра озера: 58°48'22" N (с. ш.), 29°5'50" E (в. д.). Физико-географическая характеристика: площадь водной поверхности – 5.8 га. (0.058 кв. км.), средняя глубина – 2 м, максимальная глубина – 3 м. Количественная информация об этом озере опубликована в статьях [14, 15]. Необходимо отметить, что представленные ниже модели описывают лишь один из возможных вариантов энергетических потоков через экосистему озера Большой Окуненок в сезон 1986 г. Для повышения достоверности модельных описаний использованы согласованные модели [16–18].

В дальнейшем, при подтверждении адекватности модели, можно решать задачи функционирования системы и прогноза. Например, варьировать параметры внешней среды или внутренние параметры системы и наблюдать возможности восстановления системы.

Задача анализа эффекта нечеткости описания природного объекта решается при сравнении точного решения с нечетким. При этом рассматривается «размытость» по начальному состоянию (при очевидно существующей, но не рассматриваемой здесь «размытости» по параметрам модели).

## МОДЕЛИРОВАНИЕ С НЕОПРЕДЕЛЕННОСТЬЮ

Модели экосистемы основаны на системах дифференциальных уравнений

$$\dot{x} = f(t, x) \quad (1)$$

( $\dot{x}$  обозначает производную по времени  $t$ ). Состояние экосистемы описывается  $n$ -мерным вектором  $x$ , компоненты которого представляют собой массы соответствующих блоков. Предполагаем, что решение системы уравнений (1) существует и единственно для всех неотрицательных значений  $t$  при неотрицательном векторе начальных условий.

«Размытость» начального состояния представим в виде эллипсоида возможных начальных значений, с некоторым фиксированным центром. Для описания неопределенности введем функцию принадлежности  $\varphi(t, x)$ , неотрицательную внутри эллипсоида, равную нулю на границе и имеющую наибольшее значение в центре

эллипсоида. Функция  $\varphi(t, x)$  строго монотонно возрастает от границы к центру эллипсоида. Заметим, вид функции принадлежности не имеет принципиального значения, она показывает уровень уверенности в том, что состояние системы в момент времени  $t$  соответствует вектору  $x$  характеристик. Чем больше  $\varphi(t, x)$ , тем в большей степени вектор  $x$  описывает состояние экосистемы в момент времени  $t$  [11]. На основе системы (1) будем вычисляться функцию  $\varphi(t, x)$  по формуле

$$\varphi(t, x) = \varphi_0(\chi(0, t, x)) \cdot \exp\left(-\int_0^t \operatorname{div} f(\tau, \chi(\tau, t, x)) d\tau\right) \quad (2)$$

Эта формула следует из теоремы Лиувилля [19] на основе условия о сохранении неизменного общего уровня неопределенности в процессе динамики системы согласно системе уравнений (1) [12, 13]. Общий уровень неопределенности полагается равным интегралу функции  $\varphi$  по всему множеству возможных значений вектора  $x$ . Функция  $\chi(t, \tau, x_\tau)$  означает решение системы уравнений (1) при начальных условиях  $x(\tau) = x_\tau$ . Функция  $\varphi_0(x)$  обозначает функцию принадлежности в начальный момент времени  $t=0$ . Таким образом, понимание неопределенности состояния системы основано на формуле (2).

## МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОСИСТЕМЫ ОЗЕРА БОЛЬШОЙ ОКУНЕНОК

Рассмотрены две согласованные между собой модели. Согласование моделей осуществлено на этапах определения их структур (структурное согласование) и определения численных значений параметров по известной информации об объекте моделирования (параметрическое согласование). Во всех моделях время измеряется в сутках. Количество живого или неживого вещества измеряется в энергетических единицах для единицы ( $\text{м}^2$ ) площади поверхности и указывается в  $\text{ккал}/\text{м}^2$ . Эти характеристики в тексте называются плотностями масс (биомасс).

### АГРЕГИРОВАННАЯ МОДЕЛЬ

Построение, идентификацию и анализ многокомпонентных нелинейных моделей водных экосистем зачастую невозможно осуществить без предварительного рассмотрения, в качестве первого уровня, агрегированной модели экосистемы озера. И хотя такая модель не дает представления о взаимодействии между всеми компонентами экосистемы озера, тем не менее, агрегированная модель является важным этапом, так как облегчает решение принципиальных вопросов моделирования кормовой базы «живых компонентов», особенностей экосистемы и оценки параметров. При этом предварительное исследование агрегированной модели позволяет облегчить интерпретацию и анализ результатов моделирования реальных взаимодействий в биосообществе.

В первой – агрегированной – модели из живых компонент выделяются блоки рыб и всех остальных. В модели отражена иерархия организмов экосистемы: выделены самые крупные ее представители – рыбы, остальные компоненты поделены на живые и «неживые». К первым относятся следующие компоненты: фитопланктон разного размера, синезеленые водоросли, две группы бактерий, две группы мелких коловраток, науплии ракообразных, две размерные группы циклопов, диаптомусы, мелкие кладоцеры, две размерные группы дафний, пять групп макробентоса: лептодора, личинки *Chaobogus*, личинки комаров, пиявки, – блок ( $x_1$ ) (на основе имеющихся данных о биомассах за 1986 год [14]). Компонента ( $x_2$ ) представляет обобщенный вид рыб озера. К «неживым» компонентам ( $x_3$ ) отнесены донный и взвешенный детрит,

растворенное органическое вещество (РОВ) и биогенные элементы. Биогенные элементы – химические вещества – углерод, кремний, фосфор, азот и другие, входящие в состав органического вещества, в результате процессов турбулентности, диффузии и адаптационных механизмов водорослей поступают в водную среду из донных отложений [20].

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = k_{31} \cdot q_{31}(x_3) \cdot x_1 - v_{12}(x_1) \cdot x_2 - m_1(x_1) \cdot x_1, \\ \dot{x}_2 = k_{12} \cdot v_{12}(x_1) \cdot x_2 + k_{32} \cdot q_{32}(x_3) \cdot x_2 - m_2(x_2) \cdot x_2, \\ \dot{x}_3 = (1 - k_{31}) \cdot q_{31}(x_3) \cdot x_1 + (1 - k_{12}) \cdot v_{12}(x_1) \cdot x_2 + (1 - k_{32}) \cdot q_{32}(x_3) \cdot x_2 + \\ + m_1(x_1) \cdot x_1 + m_2(x_2) \cdot x_2 - q_{31}(x_3) \cdot x_1 - q_{32}(x_3) \cdot x_2. \end{cases} \quad (3)$$

Функции перетоков вещества выбраны в виде:

$$q_{ij}(x_i) = q_{ij}^{(0)} \cdot \frac{x_i}{x_i^{(0)} + x_i}; \quad v_{ij}(x_i) = v_{ij}^{(0)} \cdot \frac{x_i}{x_i^{(0)} + x_i}; \quad m_i(x_i) = m_i^{(0)}.$$

Трофические функции скорости выедания блока  $i$  на единицу биомассы блока  $j$  обозначены  $v_{ij}(x_i)$ , доля  $k_{ij}$  этой выеденной биомассы, идет на рост хищника, т.е. на образование продукции блоком  $j$ . Функция  $q_{31}(x_3)$  применяется для описания потребления РОВ и детрита планктоном, а также для описания потребления минеральных веществ (биогенов) фитопланктоном при фотосинтезе. Функция  $q_{32}(x_3)$  описывает потребление детрита рыбами. Функции  $m_i(x_i)$  – удельные скорости отмирания.

## РАСШИРЕННАЯ МОДЕЛЬ

Расширенная модель представляет следующий уровень моделирования экосистемы озера Большой Окуненок и является попыткой создания более реальной схемы энергетических потоков.

Первая компонента агрегированной модели заменяется на три. Первая компонента ( $x_1$ ) расширенной модели объединяет фитопланктон разного размера, синезеленые водоросли и представителей зоопланктона озера – инфузории различных пищевых предпочтений, две группы мелких коловраток, аспланхна, несколько видов ракообразных планктонных рачков: науплии ракообразных, две размерные группы циклопов, диаптомусы, мелкие кладоцеры, две размерные группы дафний.

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = k_{61} \cdot q_{61}(x_6) \cdot x_1 + k_{21} \cdot v_{21}(x_2) \cdot x_1 + k_{51} \cdot p_{51}(x_5) \cdot x_1 - v_{14}(x_1) \cdot x_4 - m_1(x_1) \cdot x_1 \\ \dot{x}_2 = k_{52} \cdot p_{52}(x_5) \cdot x_2 - v_{21}(x_2) \cdot x_1 - v_{23}(x_2) \cdot x_3 - v_{24}(x_2) \cdot x_4 - m_2(x_2) \cdot x_2 \\ \dot{x}_3 = k_{23} \cdot v_{23}(x_2) \cdot x_3 + k_{53} \cdot p_{53}(x_5) \cdot x_3 - v_{34}(x_3) \cdot x_4 - m_3(x_3) \cdot x_3 \\ \dot{x}_4 = k_{14} \cdot v_{14}(x_1) \cdot x_4 + k_{24} \cdot v_{24}(x_2) \cdot x_4 + k_{34} \cdot v_{34}(x_3) \cdot x_4 + k_{54} \cdot p_{54}(x_5) \cdot x_4 - m_4(x_4) \cdot x_4 \\ \dot{x}_5 = (1 - k_{61}) \cdot q_{61}(x_6) \cdot x_1 + (1 - k_{21}) \cdot v_{21}(x_2) \cdot x_1 + (1 - k_{51}) \cdot p_{51}(x_5) \cdot x_1 + \\ + (1 - k_{52}) \cdot p_{52}(x_5) \cdot x_2 + (1 - k_{23}) \cdot v_{23}(x_2) \cdot x_3 + (1 - k_{53}) \cdot p_{53}(x_5) \cdot x_3 + \\ + (1 - k_{14}) \cdot v_{14}(x_1) \cdot x_4 + (1 - k_{24}) \cdot v_{24}(x_2) \cdot x_4 + (1 - k_{34}) \cdot v_{34}(x_3) \cdot x_4 + \\ + (1 - k_{54}) \cdot p_{54}(x_5) \cdot x_4 + m_1(x_1) \cdot x_1 + m_2(x_2) \cdot x_2 + m_3(x_3) \cdot x_3 + m_4(x_4) \cdot x_4 - \\ - p_{51}(x_5) \cdot x_1 - p_{52}(x_5) \cdot x_2 - p_{53}(x_5) \cdot x_3 - p_{54}(x_5) \cdot x_4 \\ \dot{x}_6 = (1 - k_{52}) \cdot p_{52}(x_5) \cdot x_2 - q_{61}(x_6) \cdot x_1. \end{cases} \quad (4)$$

Одиночные бактерии и бактерии на детрите + колониальные образуют блок ( $x_2$ ), семь групп макробентоса составляют блок ( $x_3$ ). Три вида рыб: пелядь, пелчир и карп, представляющие ихтиофауну водоема образуют блок ( $x_4$ ). Третья компонента агрегированной модели заменена на две следующие. Разнокачественный детрит

(донный и взвешенный) объединен с РОВ ( $x_5$ ), биогенные элементы среды составляют блок ( $x_6$ ).

В обеих моделях предполагаются одинаковые свойства функций. Трофические функции  $v_{ij}(x_i)$ , функции, описывающие потоки детрита  $p_{ij}(x_i)$ , и функции роста биомассы  $q_{ij}(x_i)$  имеют вид зависимости Моно [21] для описания процессов потребления веществ:

$$v_{ij}(x_i) = v_{ij}^{(0)} \cdot g(x_i, x_{ij}^{(0)}), \quad p_{ij}(x_i) = p_{ij}^{(0)} \cdot g(x_i, x_{ij}^{(0)}), \quad q_{ij}(x_i) = q_{ij}^{(0)} \cdot g(x_i, x_{ij}^{(0)}),$$

где  $g(x_i, x_{ij}^{(0)}) = x_i / (x_{ij}^{(0)} + x_i)$ . Функции удельной естественной смертности предполагаются постоянными:  $m(x) = m^{(0)}$  [22].

Под равновесными решениями понимаются решения со стационарными по времени характеристиками. Неотрицательным равновесием будем называть равновесное решение, все координаты которого больше либо равны нулю.

### ПАРАМЕТРИЧЕСКАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ МОДЕЛЕЙ

Для модели (3) коэффициенты  $v^{(0)}$  и  $q^{(0)}$  в функциях скоростей выедания вычислены из известных долей жертв в рационе хищника, а также известных среднесезонных суммарных плотностей биомасс. Предположим, что средние оценки плотностей масс блоков [14, таблица 6] определяют равновесное состояние экосистемы: фитопланктон и зоопланктон – 116.72, бактериопланктон – 16.42, бентос – 13.7, рыбы – 15.82, детрит взвешенный – 142.98, детрит донный – 504.6, биогенные элементы – 1486.42 (единицы измерения  $ккал/м^2$ ). Тогда неизвестные коэффициенты  $v^{(0)}$ ,  $q^{(0)}$  и параметры смертности  $m^{(0)}$  вычисляются из условий равновесия системы.

Для агрегированной модели (3) значения коэффициентов смертности  $m_1^{(0)}$  и  $m_2^{(0)}$  вычислены из условия равновесности наблюдаемого состояния системы и условия равенства удельной смертности агрегированной модели (3) и средней взвешенной удельных смертностей модели (4).

Значение коэффициента  $k_{31}$  получено усреднением коэффициентов использования ассимилированной энергии на рост по всем компонентам, включенным в блок ( $x_1$ ) (таблицы 3 и 4 в статье [14]).

Значения скоростей потребления планктона и детрита рыбами подбирались с учетом матрицы сезонных поступлений энергии в трофические группы из разных источников (доли жертв в рационе хищника) [14, таблица 9].

**Таблица 1.** Параметры агрегированной модели (3)

| Обозначение    | Экологический или физический смысл  | Значение              |
|----------------|---|-----------------------|
|                | <b>Максимальная скорость:</b>   |                       |
| $q_{31}^{(0)}$ | потребления РОВ и детрита фитопланктоном, зоопланктоном и бентосом                      | $1.853 \cdot 10^{-1}$ |
| $q_{32}^{(0)}$ | потребления РОВ и детрита рыбами  | $1.258 \cdot 10^{-2}$ |
| $v_{12}^{(0)}$ | потребления фитопланктона, зоопланктона и бентоса рыбами                                | $1.323 \cdot 10^{-2}$ |
|                | <b>Доля усвоенной биомассы:</b>   |                       |
| $k_{31}$       | детрита, РОВ и биогенов, идущая на рост всех видов планктона и бентоса                  | 0.644                 |
| $k_{12}$       | фитопланктона, бактериопланктона, зоопланктона и бентоса, идущая на рост всех видов рыб | 0.31                  |

| Обозначение                     | Экологический или физический смысл   | Значение            |
|---------------------------------|--|---------------------|
| $k_{32}$                        | детрита и РОВ, идущая на рост рыб  | 0.31                |
| <b>Коэффициент смертности:</b>  |  |                     |
| $m_1^{(0)}$                     | всех видов планктона и бентоса   | $5.9 \cdot 10^{-2}$ |
| $m_2^{(0)}$                     | всех видов рыб   | $4 \cdot 10^{-3}$   |
| <b>Константа полунасыщения:</b> |  |                     |
| $x_{31}^{(0)}$                  | указывает то количество РОВ, детрита и биогенов, при котором значение функции $q_{31}(x_3)$ потребления РОВ и детрита всеми видами планктона и бентосом равно половине наибольшего возможного, т.е. $q_{31}^{(0)}/2$ | 2134                |
| $x_{32}^{(0)}$                  | указывает то количество РОВ и детрита, при котором значение функции $v_{32}(x_3)$ потребления РОВ и детрита рыбами равно половине наибольшего возможного, т.е. $v_{32}^{(0)}/2$                                      | 2134                |
| $x_{12}^{(0)}$                  | указывает то количество всех видов планктона и бентоса, при котором значение функции $v_{12}(x_1)$ потребления всех видов планктона и бентоса рыбами равно половине наибольшего возможного, т.е. $v_{12}^{(0)}/2$    | 146.84              |

Обозначения трофических групп агрегированной модели:

$P$  – фитопланктон и синезеленые водоросли;

$B$  – бактериопланктон;

$Z$  – зоопланктон (нехищный и хищный) и бентос (нехищный и хищный);

$F_1$  – пелядь;

$F_2$  – пелчир;

$F_3$  – карп;

$D$  – детрит (донный и взвешенный);

$M$  – биогенные элементы.

**Таблица 2.** Трофические связи в модели (3)

| Связи между трофическими группами       | $v_{ij}^{(0)}$                       | $x_{ij}^{(0)}$          |
|---|--------------------------------------|-------------------------|
| $P + Z + B \rightarrow F_1 + F_2 + F_3$ | $v_{12}^{(0)} = 1.323 \cdot 10^{-2}$ | $x_{12}^{(0)} = 146.84$ |
| $D + M \rightarrow F_1 + F_2 + F_3$     | $q_{32}^{(0)} = 1.258 \cdot 10^{-2}$ | $x_{32}^{(0)} = 2134$   |
| $D + M \rightarrow P + Z + B$           | $q_{31}^{(0)} = 1.853 \cdot 10^{-1}$ | $x_{31}^{(0)} = 2134$   |

**Таблица 3.** Средние значения коэффициентов усвоения пищи ( $u$ ) и использования усвоенной (ассимилированной) энергии на рост ( $K_2$ ) в модели (3)

| Связи между трофическими группами       | $u \cdot K_2$   |
|---|-----------------|
| $P + Z + B \rightarrow F_1 + F_2 + F_3$ | $k_{12} = 0.31$ |
| $D + M \rightarrow F_1 + F_2 + F_3$     | $k_{32} = 0.31$ |

**Таблица 4.** Максимальная удельная скорость отмирания в модели (3)

| Трофическая группа | $m_i^{(0)}$                     |
|--------------------|---------------------------------|
| $P + Z + B$        | $m_1^{(0)} = 5.9 \cdot 10^{-2}$ |
| $F_1 + F_2 + F_3$  | $m_2^{(0)} = 4 \cdot 10^{-3}$   |

Для расширенной модели (4) предположим, что средние оценки плотностей масс блоков [14, таблица 6] определяют равновесное состояние экосистемы: фитопланктон и синезеленые водоросли + зоопланктон – 116.72, бактериопланктон – 16.42, бентос – 13.7, рыбы (песядь, пелчир и карп) – 15.82, детрит взвешенный, детрит донный и РОВ – 707, биогенные элементы – 1427 (единицы измерения ккал/м<sup>2</sup>).

**Таблица 5.** Параметры расширенной модели (4) в соответствии с параметрами агрегированной модели (3)

| Обозначение    | Экологический или физический смысл  | Значение               |
|----------------|---|------------------------|
|                | <b>Максимальная скорость:</b>   |                        |
| $q_{61}^{(0)}$ | роста фитопланктона и синезеленых водорослей (усвоения биогенов фитопланктоном) | $8.441 \cdot 10^{-2}$  |
| $v_{21}^{(0)}$ | потребления бактериопланктона зоопланктоном                                     | $6.3 \cdot 10^{-3}$    |
| $v_{14}^{(0)}$ | потребления синезеленых водорослей и зоопланктона рыбами                        | $4.704 \cdot 10^{-3}$  |
| $p_{51}^{(0)}$ | потребления детрита и РОВ зоопланктоном   | $1.134 \cdot 10^{-2}$  |
| $p_{52}^{(0)}$ | потребления детрита бактериями  | 1.2                    |
| $v_{23}^{(0)}$ | потребления бактерий бентосом   | $1.3696 \cdot 10^{-4}$ |
| $v_{24}^{(0)}$ | потребления бактерий рыбами   | $1.568 \cdot 10^{-4}$  |
| $p_{53}^{(0)}$ | потребления детрита бентосом  | $3.113 \cdot 10^{-2}$  |
| $v_{34}^{(0)}$ | потребления бентоса рыбами  | $8.364 \cdot 10^{-3}$  |
| $p_{54}^{(0)}$ | потребления детрита рыбами  | $1.258 \cdot 10^{-2}$  |
|                | <b>Доля усвоенной биомассы:</b>   |                        |
| $k_{21}$       | бактериопланктона, идущая на рост зоопланктона                                  | 0.692                  |
| $k_{51}$       | детрита и РОВ, идущая на рост зоопланктона                                      | 0.692                  |
| $k_{52}$       | детрита и РОВ, идущая на рост бактериопланктона                                 | 0.5                    |
| $k_{23}$       | бактериопланктона, идущая на рост бентоса                                       | 0.41                   |
| $k_{53}$       | детрита и РОВ, идущая на рост бентоса   | 0.41                   |
| $k_{14}$       | синезеленых водорослей и зоопланктона, идущая на рост рыб                       | 0.31                   |
| $k_{24}$       | бактериопланктона, идущая на рост рыб   | 0.31                   |
| $k_{34}$       | бентоса, идущая на рост рыб   | 0.31                   |
| $k_{54}$       | детрита и РОВ, идущая на рост рыб   | 0.31                   |
| $k_{61}$       | биогенов, идущая на рост фитопланктона при фотосинтезе                          | 0.692                  |
|                | <b>Коэффициент смертности:</b>  |                        |

| Обозначение    | Экологический или физический смысл   | Значение |
|----------------|--|----------|
| $m_1^{(0)}$    | фитопланктона, синезеленых водорослей и зоопланктона   | 0.035    |
| $m_2^{(0)}$    | бактериопланктона  | 0.277    |
| $m_3^{(0)}$    | бентоса  | 0.00158  |
| $m_4^{(0)}$    | рыбы   | 0.004    |
|                | <b>Константа полунасыщения:</b>  |          |
| $x_{61}^{(0)}$ | указывает то количество биогенов, при котором значение функции $q_{61}(x_6)$ потребления биогенов фитопланктоном и синезелеными водорослями при фотосинтезе равно половине наибольшего возможного, т.е. $q_{61}^{(0)}/2$ | 1427     |
| $x_{14}^{(0)}$ | указывает то количество синезеленых водорослей, при котором значение функции $v_{14}(x_1)$ потребления синезеленых водорослей рыбами равно половине наибольшего возможного, т.е. $v_{14}^{(0)}/2$                        | 116.72   |
| $x_{52}^{(0)}$ | указывает то количество детрита, при котором значение функции $p_{52}(x_5)$ потребления детрита бактериопланктоном равно половине наибольшего возможного, т.е. $p_{52}^{(0)}/2$  | 707      |
| $x_{23}^{(0)}$ | указывает то количество бактериопланктона, при котором значение функции $v_{23}(x_2)$ потребления бактериопланктона бентосом равно половине наибольшего возможного, т.е. $v_{23}^{(0)}/2$                                | 16.42    |
| $x_{24}^{(0)}$ | указывает то количество бактериопланктона, при котором значение функции $v_{24}(x_2)$ потребления бактериопланктона рыбами равно половине наибольшего возможного, т.е. $v_{24}^{(0)}/2$                                  | 16.42    |
| $x_{34}^{(0)}$ | указывает то количество бентоса, при котором значение функции $v_{34}(x_3)$ потребления бентоса рыбами равно половине наибольшего возможного, т.е. $v_{34}^{(0)}/2$  | 13.7     |
| $x_{51}^{(0)}$ | указывает то количество детрита и РОВ, при котором значение функции $p_{51}(x_5)$ потребления детрита и РОВ рыбами равно половине наибольшего возможного, т.е. $p_{51}^{(0)}/2$  | 707      |
| $x_{52}^{(0)}$ | указывает то количество детрита, при котором значение функции $p_{52}(x_5)$ потребления детрита бактериями равно половине наибольшего возможного, т.е. $p_{52}^{(0)}/2$  | 707      |
| $x_{53}^{(0)}$ | указывает то количество детрита, при котором значение функции $p_{53}(x_5)$ потребления детрита бентосом равно половине наибольшего возможного, т.е. $p_{53}^{(0)}/2$  | 707      |
| $x_{54}^{(0)}$ | указывает то количество детрита, при котором значение функции $p_{54}(x_5)$ потребления детрита рыбами равно половине наибольшего возможного, т.е. $p_{54}^{(0)}/2$  | 707      |



Обозначения трофических групп расширенной модели:  
*P* – фитопланктон, синезеленые водоросли и зоопланктон;  
*B* – бактериопланктон;  
*Z* – бентос;  
*F*<sub>1</sub> – пелядь;  
*F*<sub>2</sub> – пелчир;  
*F*<sub>3</sub> – карп;  
*D* – детрит (донный и взвешенный) и РОВ;  
*M* – биогенные элементы.

**Таблица 6.** Трофические связи в модели (4)

| Связи между трофическими группами | $v_{ij}^{(0)}$                        | $x_{ij}^{(0)}$          |
|-----------------------------------|---------------------------------------|-------------------------|
| $P \rightarrow F_1 + F_2 + F_3$   | $v_{14}^{(0)} = 4.704 \cdot 10^{-3}$  | $x_{14}^{(0)} = 116.72$ |
| $B \rightarrow P$                 | $v_{21}^{(0)} = 6.3 \cdot 10^{-3}$    | $x_{21}^{(0)} = 16.42$  |
| $B \rightarrow Z$                 | $v_{23}^{(0)} = 1.3696 \cdot 10^{-4}$ | $x_{23}^{(0)} = 16.42$  |
| $B \rightarrow F_1 + F_2 + F_3$   | $v_{24}^{(0)} = 1.568 \cdot 10^{-4}$  | $x_{24}^{(0)} = 16.42$  |
| $Z \rightarrow F_1 + F_2 + F_3$   | $v_{34}^{(0)} = 8.364 \cdot 10^{-3}$  | $x_{34}^{(0)} = 13.7$   |
| $D \rightarrow P$                 | $p_{51}^{(0)} = 1.134 \cdot 10^{-2}$  | $x_{51}^{(0)} = 707$    |
| $D \rightarrow B$                 | $p_{52}^{(0)} = 1.2$                  | $x_{52}^{(0)} = 707$    |
| $D \rightarrow Z$                 | $p_{53}^{(0)} = 3.113 \cdot 10^{-2}$  | $x_{53}^{(0)} = 707$    |
| $D \rightarrow F_1 + F_2 + F_3$   | $p_{54}^{(0)} = 1.258 \cdot 10^{-2}$  | $x_{54}^{(0)} = 707$    |
| $M \rightarrow P$                 | $q_{61}^{(0)} = 8.441 \cdot 10^{-2}$  | $x_{61}^{(0)} = 1427$   |

**Таблица 7.** Средние значения коэффициентов усвоения пищи (*u*) и использования усвоенной (ассимилированной) энергии на рост (*K*<sub>2</sub>) в модели (4)

| Связи между трофическими группами | $u \cdot K_2$    |
|-----------------------------------|------------------|
| $P \rightarrow F_1 + F_2 + F_3$   | $k_{14} = 0.31$  |
| $B \rightarrow P$                 | $k_{21} = 0.692$ |
| $B \rightarrow Z$                 | $k_{23} = 0.41$  |
| $B \rightarrow F_1 + F_2 + F_3$   | $k_{24} = 0.31$  |
| $Z \rightarrow F_1 + F_2 + F_3$   | $k_{34} = 0.31$  |
| $M \rightarrow P$                 | $k_{61} = 0.692$ |
| $D \rightarrow P$                 | $k_{51} = 0.692$ |
| $D \rightarrow B$                 | $k_{52} = 0.5$   |
| $D \rightarrow Z$                 | $k_{53} = 0.41$  |
| $D \rightarrow F_1 + F_2 + F_3$   | $k_{54} = 0.31$  |

**Таблица 8.** Максимальная удельная скорость отмирания в модели (4)

| Трофическая группа | <i>P</i>            | <i>B</i>            | <i>Z</i>              | <i>F</i> <sub>1</sub> + <i>F</i> <sub>2</sub> + <i>F</i> <sub>3</sub> |
|--------------------|---------------------|---------------------|-----------------------|---|
| $m_i^{(0)}$        | $m_1^{(0)} = 0.035$ | $m_2^{(0)} = 0.277$ | $m_3^{(0)} = 0.00158$ | $m_4^{(0)} = 0.004$   |

Далее проводятся сравнительные расчеты для функции принадлежности по формуле (2) на системах уравнений (3) и (4) соответствующих моделей. Для заданного начального состояния задаем эллипсоид, на котором определяем ненулевые значения начальной функции  $\varphi_0(x)$  принадлежности в виде параболоида (для модели (3)) с максимумом в точке начальных состояний. Результатом расчетов является функция принадлежности  $\varphi(t, x)$ , вычисленная по формуле (2).

Сделаны расчеты функции принадлежности для обеих моделей. В следующем разделе результаты представлены на рисунках в двух вариантах. В отдельные моменты времени изображены множества положительных значений функции принадлежности в плоскости переменных «плотность биомассы планктона и бентоса» по горизонтальной оси, «плотность биомассы рыб» - по вертикальной оси, для модели (3). Шкала функции принадлежности приведена на рисунке 4. Для модели (4) добавлены рисунки нечетких решений в отдельные моменты времени в плоскости переменных «плотность биомассы фито-, бактерио- и зоопланктона» и «плотность биомассы рыб». Шкала функции принадлежности приведена на рисунках 8, 10, 12, 14. В другом варианте отображено изменение множества положительных значений функции принадлежности во времени (по суткам) – нечеткое решение, и приводятся соответствующие точные решения.

### ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ

Так как сумма правых частей дифференциальных уравнений (3) равна нулю, то множество неотрицательных равновесий представляет собой однопараметрическое многообразие с положительными координатами (с параметром  $x_1$ , меняющимся на некотором интервале положительных значений).

Возможные значения переменной  $x_1$  составляют промежуток  $[4; 150.2]$ . Неустойчивыми являются точки равновесия при  $x_1 \in [4; 133.4]$ . Для  $x_1 \in [133.5; 150.2]$  равновесие устойчиво. При этом в точке  $x_* = (147.3; 13.7; 2127)$  тип устойчивости меняется. Часть кривой равновесий на малом отрезке изменения значений параметра  $x_1$  представляется почти прямой линией на рисунках 3, 4, 5.1, 5.2, 5.3, 5.4.

Исследуем несколько точек равновесия, принадлежащих кривой равновесий модели (3) на устойчивость по первому (линейному) приближению. Так как система (3) является замкнутой по веществу, то всегда есть нулевое собственное число, и оно не влияет на устойчивость точки равновесия. Ниже указаны характеристики собственных чисел, кроме нулевого.

1) Корнями характеристического уравнения для точек  $x_*^1 = (133.4; 78.88; 2360.596)$  и  $x_*^2 = (133.5; 78.412; 2358.74)$  являются комплексно-сопряженные пары с положительной вещественной частью для первой точки и отрицательной вещественной частью для второй. То есть  $x_*^1$  и  $x_*^2$  - точки равновесия одного типа, при этом первая неустойчива, а вторая является устойчивым равновесием.

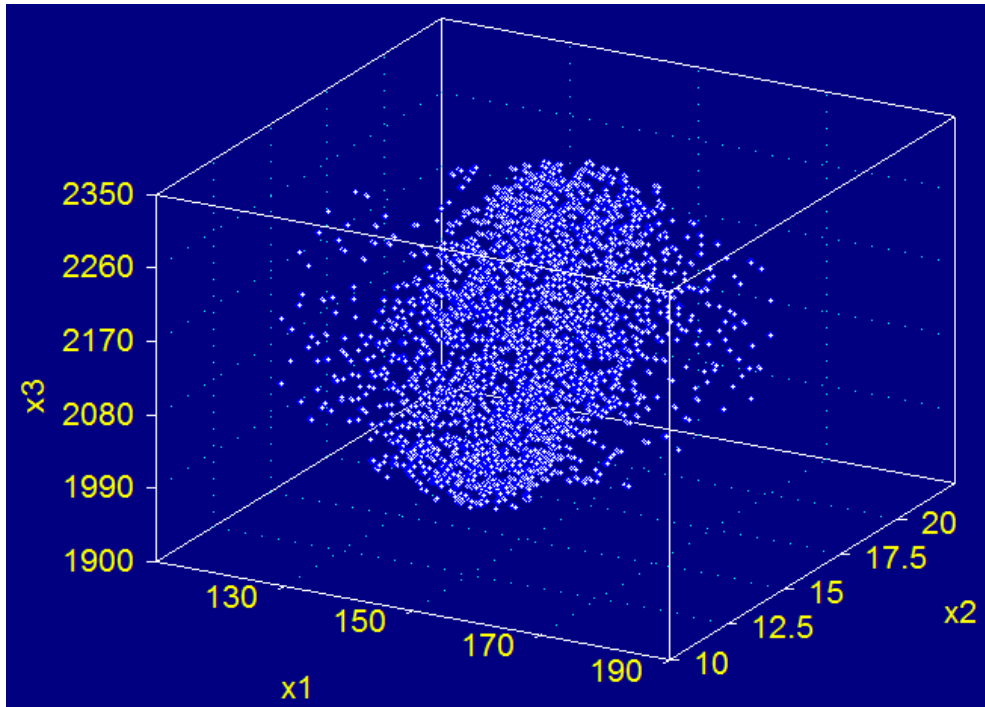
2) Корнями характеристического уравнения для точки равновесия  $x_*^3 = (146.84; 15.82; 2134)$  является комплексно-сопряженная пара с отрицательной вещественной частью, указывающая на устойчивость равновесия.

3) Корнями характеристического уравнения для точек равновесия  $x_*^4 = (147.3; 13.7; 2127)$  и  $x_*^5 = (150.2; 0.0547; 2083.85)$  являются два вещественных отрицательных различных корня, указывающие на устойчивость равновесий.

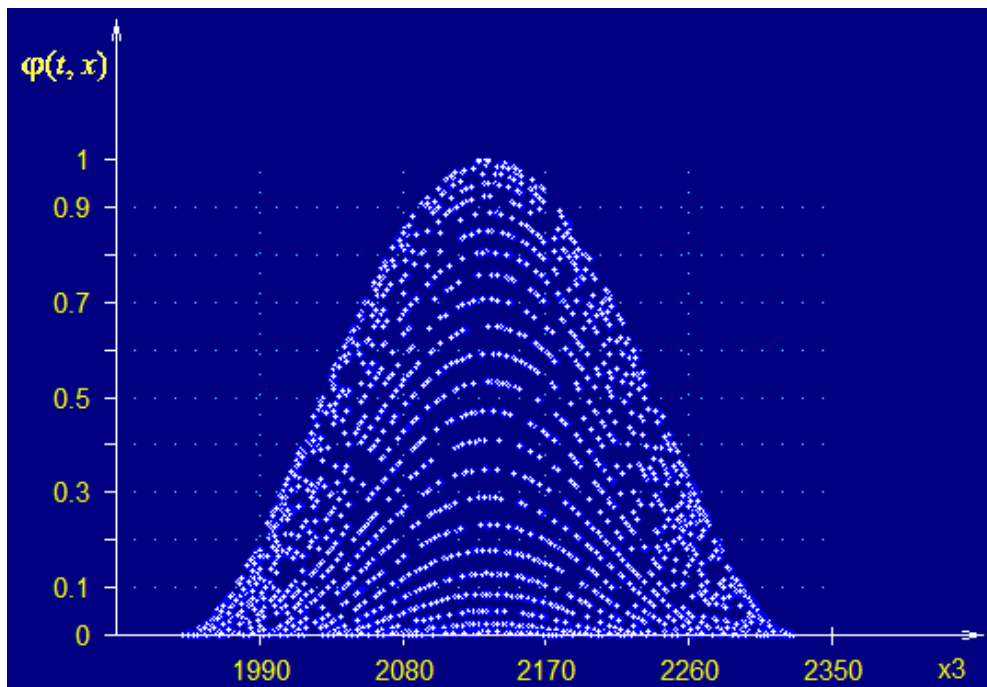
Для иллюстрации динамических свойств решений в моделях выбираем начальное состояние и проводим сравнение решений в обеих моделях.

Множество начальных состояний в модели (3) (рисунок 1) представляет собой эллипсоид начальных положительных значений функции принадлежности с центром в начальном состоянии, являющемся точкой равновесия, и полуосями равными  $1/4$ ,  $1/3$  и

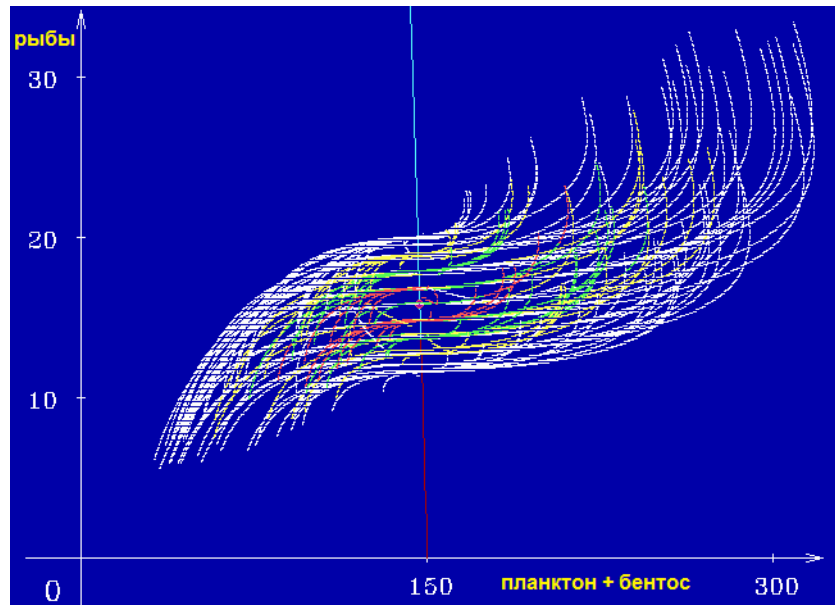
1/11 значений координат центральной точки, соответственно. Центр эллипсоида начальных состояний выбран с суммарной плотностью биомассы планктона и бентоса  $146.84 \text{ ккал/м}^2$ , рыб –  $15.82 \text{ ккал/м}^2$ , детрита (донного и взвешенного), РОВ, биогенных элементов –  $2134 \text{ ккал/м}^2$ .



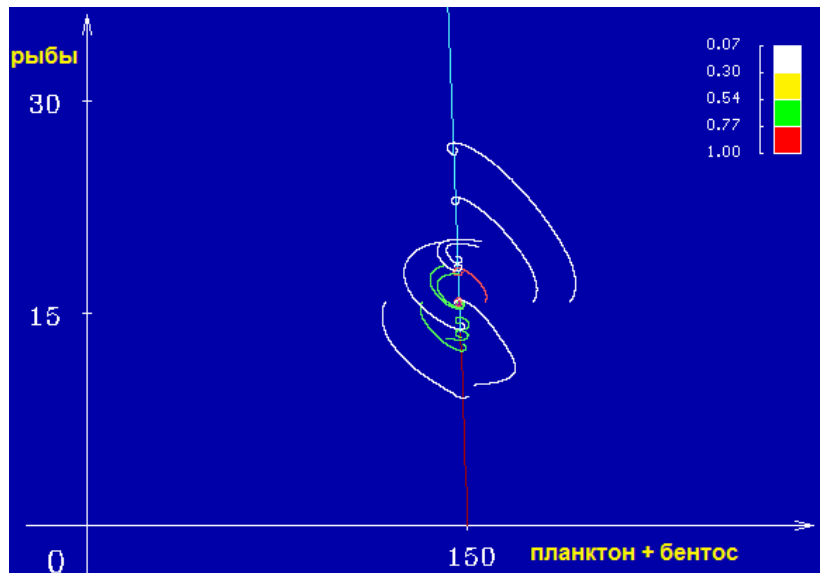
**Рис. 1.** Начальный эллипсоид положительных значений функции принадлежности  $\varphi(t, x)$  для модели (3). Координаты центра начального множества (146.8; 15.82; 2134).



**Рис. 2.** Точки ненулевых значений функции принадлежности  $\varphi(t, x)$  для модели (3). Координаты центра начального множества (146.84; 15.82; 2134).



**Рис. 3.** Смещение образа начального эллипсоида положительных значений функции принадлежности  $\varphi(t, x)$  во времени, для модели (3). Динамика биомассы в течение трех лет. Шкала функции принадлежности приведена на рисунке 4.

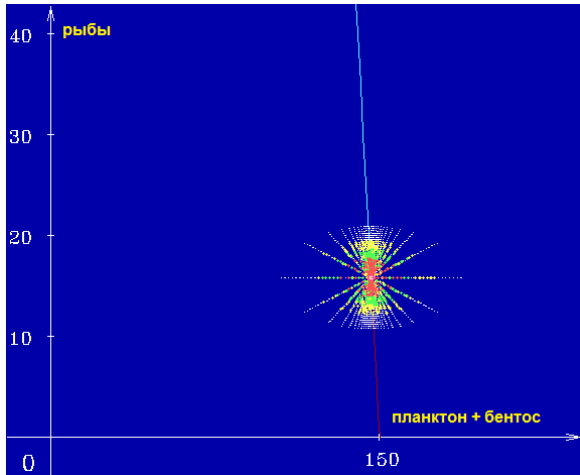


**Рис. 4.** Для длительных временных интервалов (25 лет) решения для модели (3) сходятся к кривой равновесий.

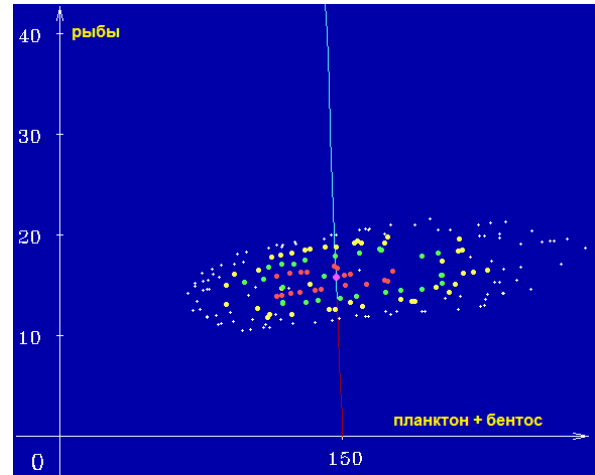
Так как зона устойчивости точки равновесия очень мала, то относительно небольшие колебания биомасс приводят к удалению во времени рассматриваемых начальных состояний от равновесного состояния, что можно видеть на рисунках 5.1, 5.2, 5.3, 5.4. Проекция эллипсоида начальных состояний (рис. 5.1) изображена в отдельные моменты времени – через 1, 2 и 3 года соответственно (рисунки 5.2, 5.3 и 5.4). При этом скорость, с которой происходит изменение начальных состояний из малой окрестности устойчивого равновесия, относительно мала. Например, за промежуток времени в три года суммарная биомасса планктона и бентоса изменилась не более чем вдвое. То же можно сказать об изменении биомассы рыб.

Слабая устойчивость равновесия приводит при учете неопределенности к медленному смещению начального множества положительных значений функции принадлежности в двух направлениях (рисунок 3), соответствующих увеличению и

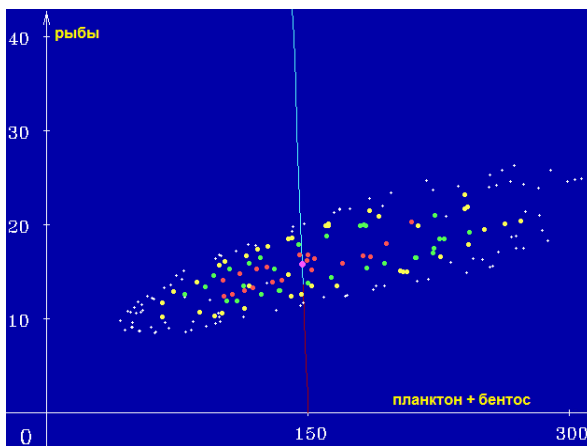
уменьшению (в частности, вырождению) суммарной биомассы планктона и бентоса. В модельном эксперименте на отрезке времени в 25 лет рассчитанные траектории (рисунок 4), с начальными значениями из малой окрестности центра эллипсоида, стремятся к кривой положительных равновесий. Часть кривой, изображенная на рисунках 3 и 4, представляет собой совокупность устойчивых равновесий (различная окраска частей кривой соответствует точкам равновесия разных типов).



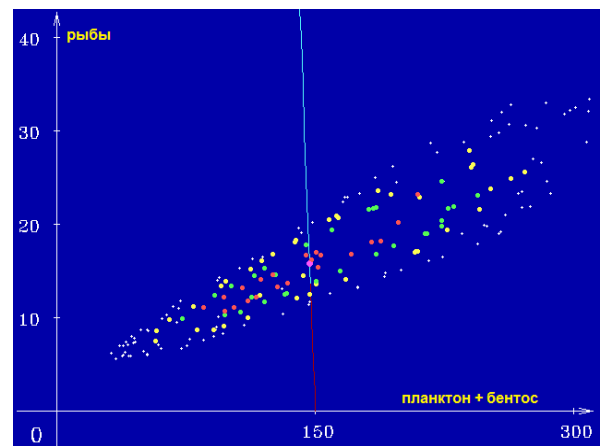
**Рис. 5.1.** Проекция начального эллипсоида положительных значений функции принадлежности  $\varphi(t, x)$  для модели (3).



**Рис. 5.2.** Смещение образа начального эллипсоида положительных значений функции принадлежности за один год.



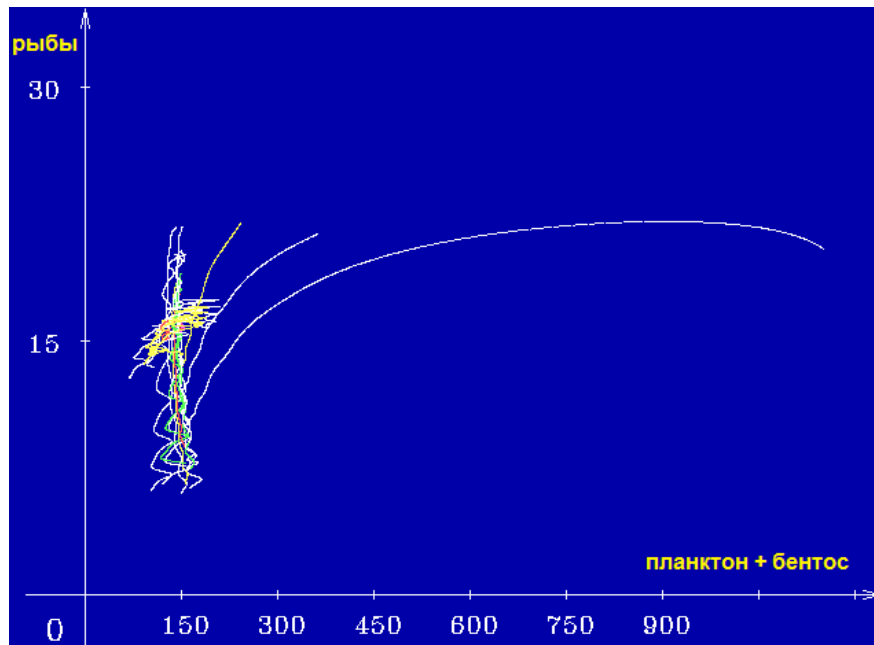
**Рис. 5.3.** Образ начального эллипсоида положительных значений функции принадлежности через два года.



**Рис. 5.4.** Образ начального эллипсоида положительных значений функции принадлежности через три года.

Отмеченная в результате эмпирических наблюдений особенность озера – важность детритно-бактериального звена (отмирающие остатки организмов – детрит – растворенное органическое вещество – микрофлора) в процессах трансформации энергии в экосистеме. Такое значительное место детрита в рационах практически всего населения водоема демонстрируется с использованием нечетких решений на рисунках 3 и 4. Вариация начальных значений по детриту (рисунок 2) в пределах 200 ккал/м<sup>2</sup> относительно равновесного, при неизменных начальных биомассах двух других трофических групп, приводит к существенным изменениям в динамике (разброс по массе первого и второго блоков, на рисунках 3 и 4) биомасс потребителей детрита, что является показателем особой значимости этого блока в трофической цепи. Этот пример демонстрирует, как применение нечетких множеств может существенно расширить возможности моделирования различных сценариев развития экосистемы.

В модели (4) также выбрано множество начальных состояний. На рисунках 6–16.4 начальное состояние выбрано с суммарной плотностью биомассы фитопланктона, синезеленых водорослей и зоопланктона – 116.72 ккал/м<sup>2</sup>, бактерий – 16.42 ккал/м<sup>2</sup>, бентоса – 13.7 ккал/м<sup>2</sup>, рыб – 15.82 ккал/м<sup>2</sup>, детрита (донного и взвешенного), РОВ – 707 ккал/м<sup>2</sup>, биогенных элементов – 1427 ккал/м<sup>2</sup>. Эллипсоид начальных положительных значений функции принадлежности с центром в начальном состоянии и полуосями в 1/2 центральных значений.



**Рис. 6.** Точные решения для модели (4) с начальными значениями из множества с центром в точке (116.72; 16.42; 13.7; 15.82; 707; 1427).

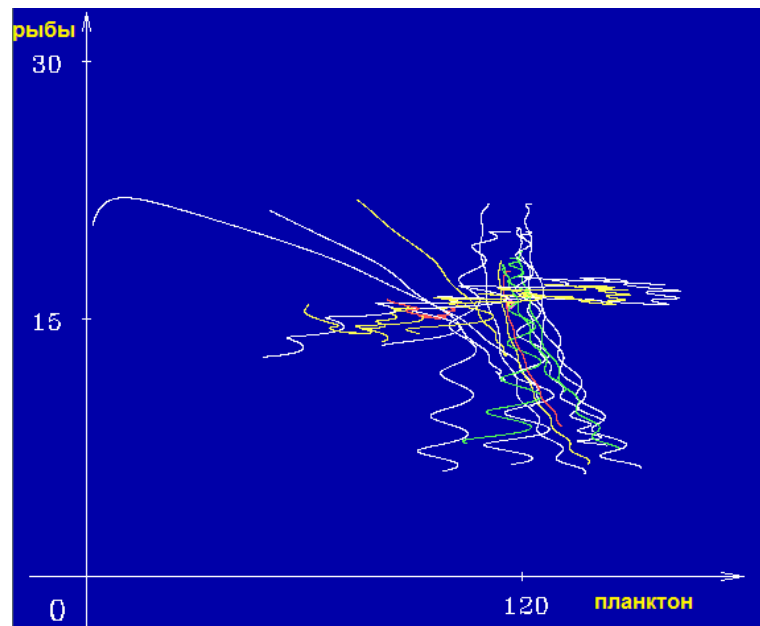
Устойчивое положительное равновесие  $x_*^{(4)} = (116.72; 16.42; 13.7; 15.82; 707; 1427)$  в модели (4) совпадает (с учетом соответствий между фазовыми переменными) с равновесием  $x_*^{(3)} = (146.84; 15.82; 2134)$  модели (3).

Слабая устойчивость положительного равновесия в агрегированной и расширенной моделях приводит к похожим результатам в поведении решений. В зависимости от степени близости к устойчивому равновесию решение либо колеблется в окрестности указанного положительного равновесия либо медленно «расползается» от устойчивого состояния, порождая разные возможности эволюции системы. При этом наблюдается цикличность модельных решений, особенно отчетливо проявляющаяся в колебательных изменениях масс детрита и РОВ на рисунках 11–14. Для некоторых начальных состояний из малой окрестности устойчивого равновесия (рисунки 9, 11 и 13) значения функции принадлежности колеблются во времени от минимального к максимальному значению. То есть, при фиксированном векторе начальных условий состояние биосообщества оптимальное через год, через 2 или 3 года, уже, может не быть предпочтительным. Изменение неопределенности состояний в отдельные моменты времени можно видеть на рисунках 15.2, 15.3, 15.4 и 16.2, 16.3, 16.4.

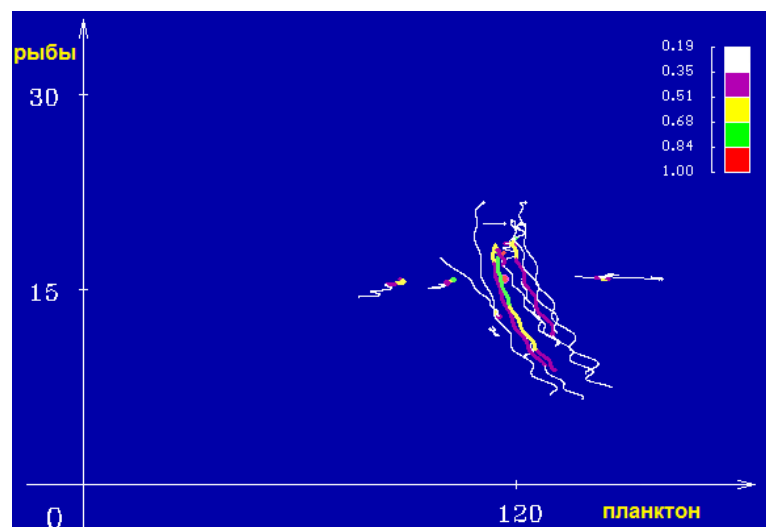
«Синусоидальные» колебания биомассы фитопланктона (характерные для части траекторий на рисунках 7–10), порождают плавное изменение численности рыб. Исключительные состояния проявляются резкими изменениями биомассы отдельных компонентов биосообщества – это резкий рост бентоса (рисунок 6) наряду с критическим для стабильности сообщества уменьшением фито- и зоопланктона (рисунки 7 и 11), выедаемого рыбами. Таким образом, происходит значительный рост биомассы рыб до состояния почти полного истощения пищевого ресурса рыб

(характерная траектория, соответствующая практически обнулению биомасс трофической группы планктона на рисунках 7 и 11). Возникшее вследствие этого процесса соотношение между биомассами трофических звеньев уже через первые два года от начала наблюдения моделируется, как гибель системы.

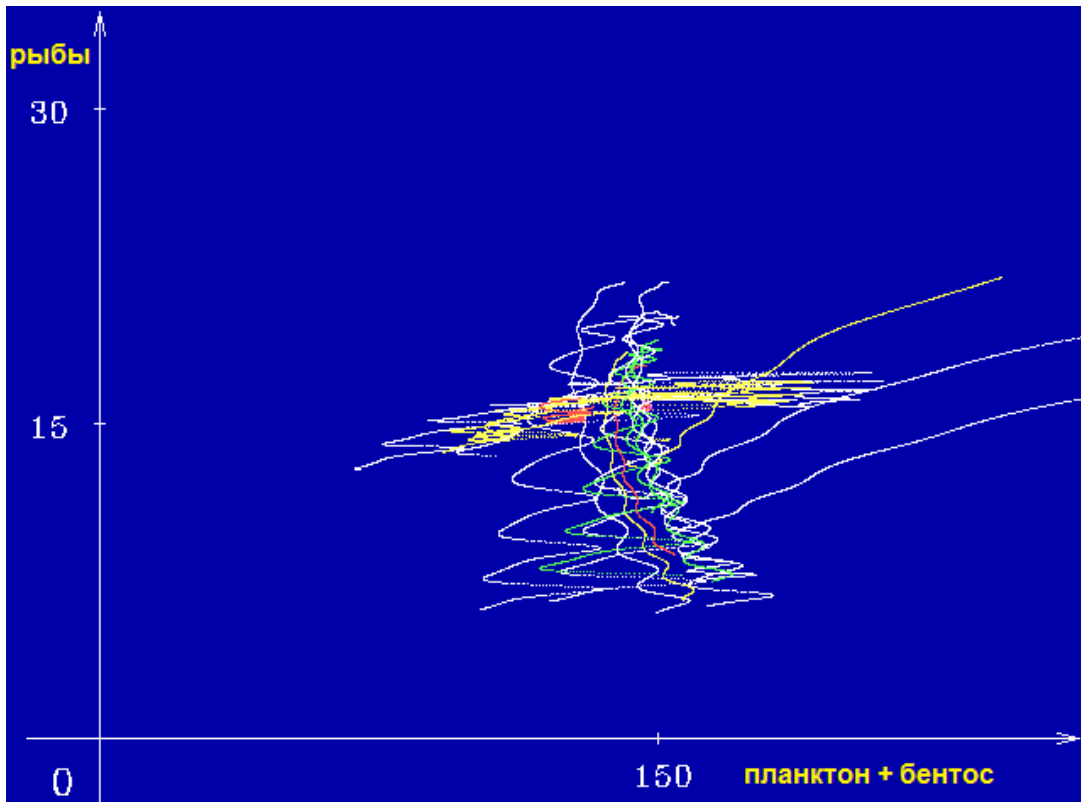
Такие процессы, очевидно, происходят в природе, чаще как аномальные. В этом случае значения функции принадлежности помогают выявить такие патологические для экосистемы состояния, как можно видеть из парного сравнения рисунков: 7 и 8, 9 и 10, 11 и 12, 13 и 14. На рисунках 6, 7, 9, 11, 13 можно видеть точные решения системы (4). Разному цвету траекторий соответствуют различные начальные значения функции принадлежности, которые не пересчитываются во времени. На рисунках 8, 10, 12, 14 функция принадлежности пересчитывается в каждый последующий момент времени для каждого начального значения. Траектории, соответствующие значениям функции принадлежности меньше заданного минимума исключаются из последующего рассмотрения.



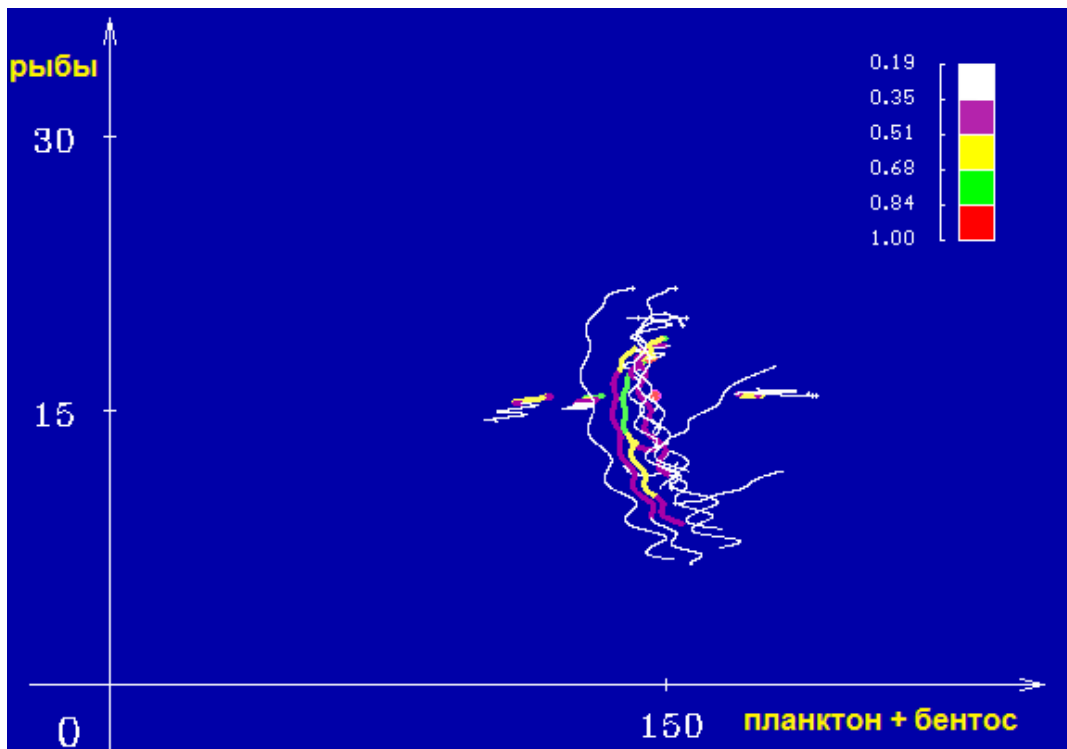
**Рис. 7.** Точные решения для модели (4) с начальными значениями из множества с центром в точке (116.72; 16.42; 13.7; 15.82; 707; 1427).



**Рис. 8.** Точки ненулевых значений функции принадлежности  $\varphi(t, x)$  для модели (4). Координаты центра начального множества (116.72; 16.42; 13.7; 15.82; 707; 1427).



**Рис. 9.** Точные решения для модели (4) с начальными значениями из множества с центром в точке (116.72; 16.42; 13.7; 15.82; 707; 1427).



**Рис. 10.** Точки ненулевых значений функции принадлежности  $\varphi(t, x)$  для модели (4). Координаты центра начального множества (116.72; 16.42; 13.7; 15.82; 707; 1427).



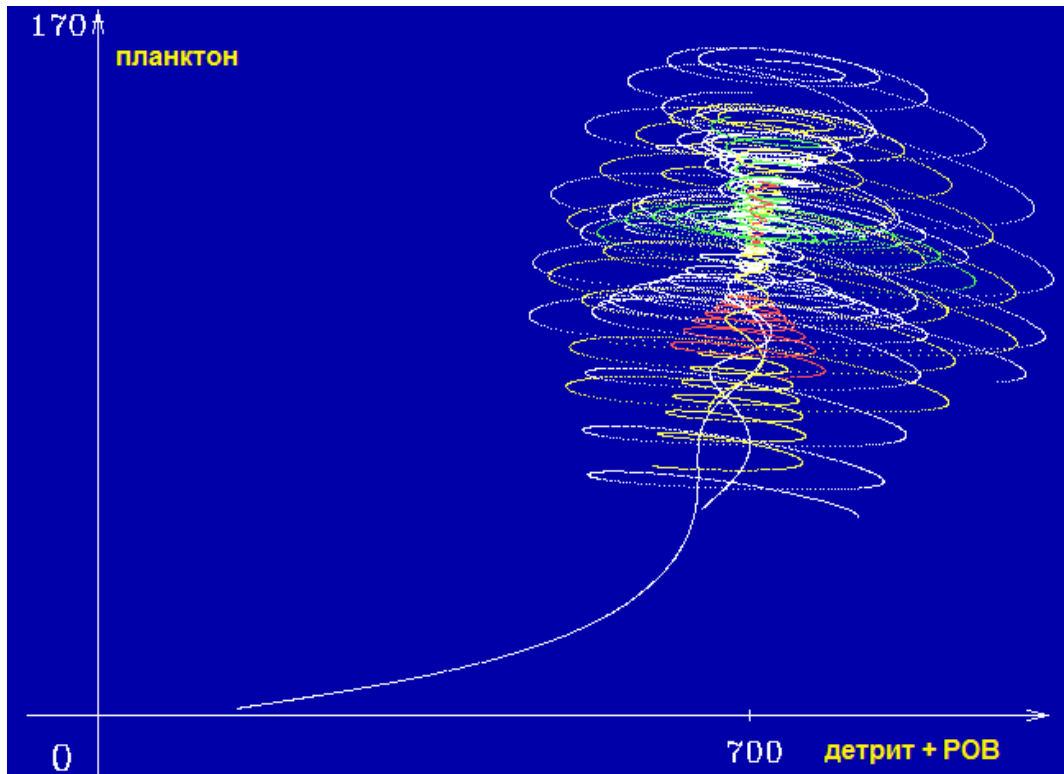


Рис. 11. Точные решения для модели (4) с начальными значениями из множества с центром в точке (116.72; 16.42; 13.7; 15.82; 707; 1427).

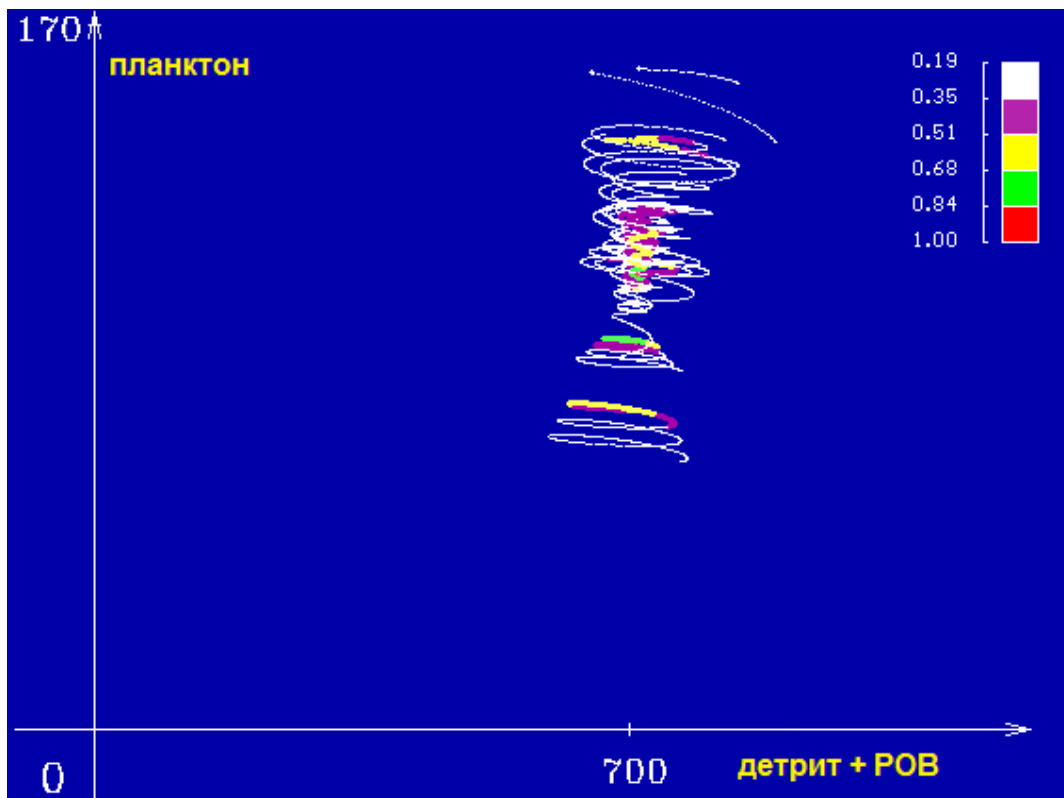
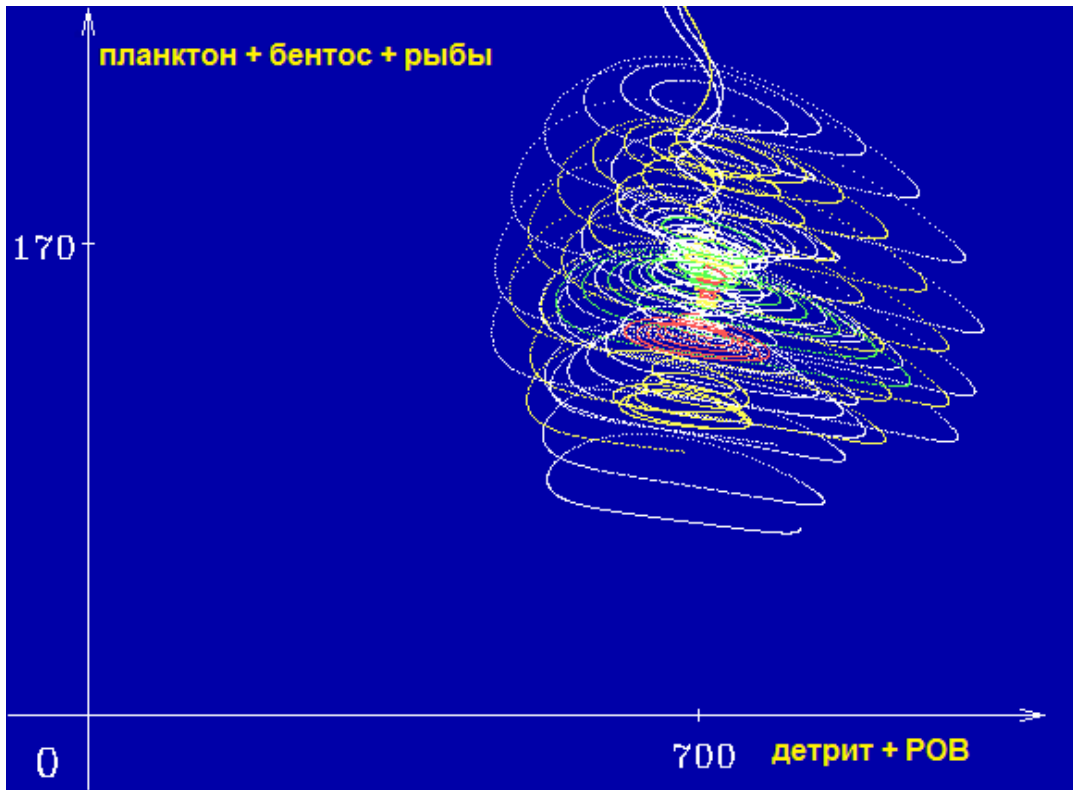
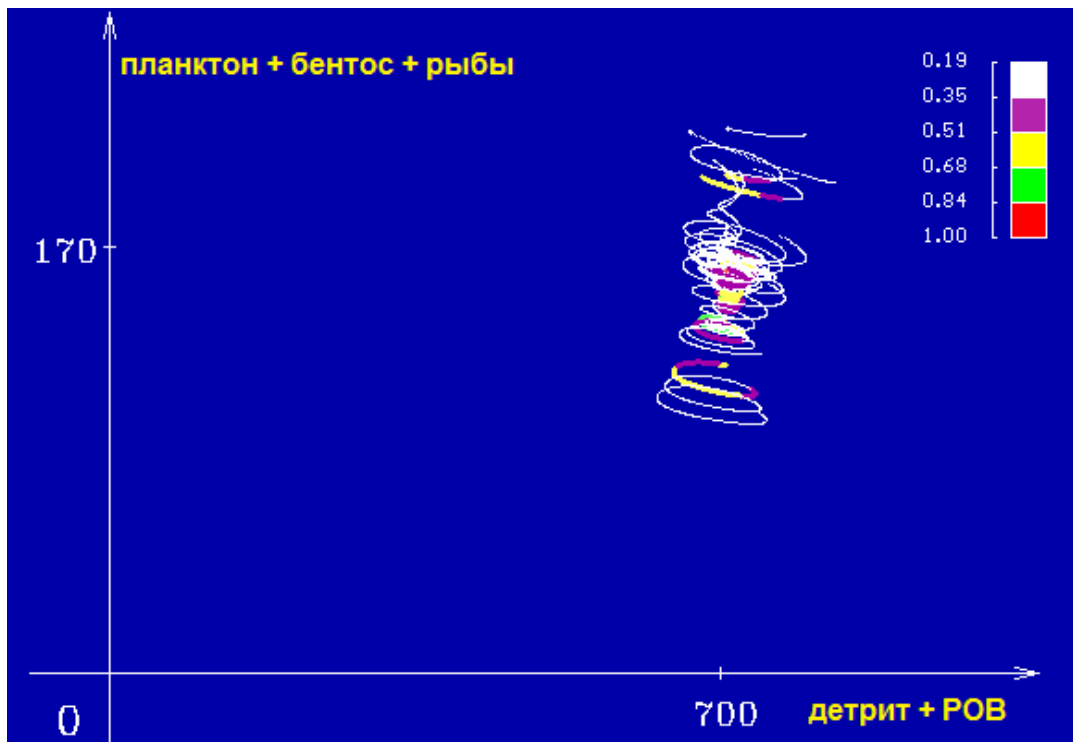


Рис. 12. Точки ненулевых значений функции принадлежности  $\varphi(t, x)$  для модели (4). Координаты центра начального множества (116.72; 16.42; 13.7; 15.82; 707; 1427).



**Рис. 13.** Точные решения для модели (4) с начальными значениями из множества с центром в точке (116.72; 16.42; 13.7; 15.82; 707; 1427).



**Рис. 14.** Точки ненулевых значений функции принадлежности  $\varphi(t, x)$  для модели (4). Координаты центра начального множества (116.72; 16.42; 13.7; 15.82; 707; 1427).

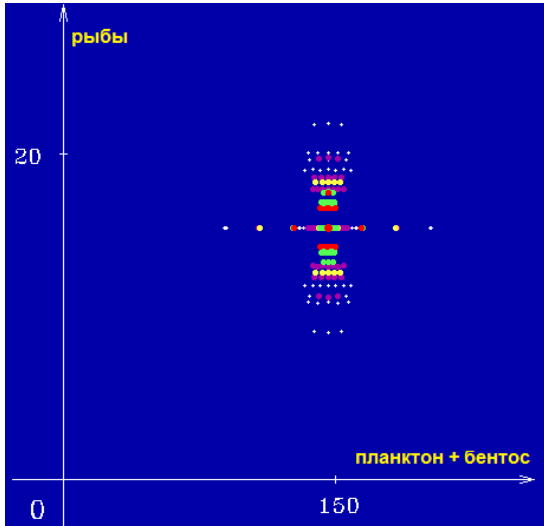


Рис. 15.1. Проекция начального эллипсоида положительных значений функции принадлежности  $\varphi(t, x)$  для модели (4).

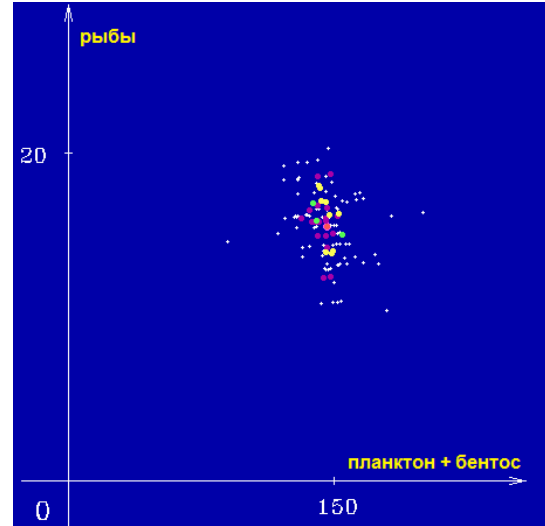


Рис. 15.2. Смещение образа начального эллипсоида положительных значений функции принадлежности за один год.

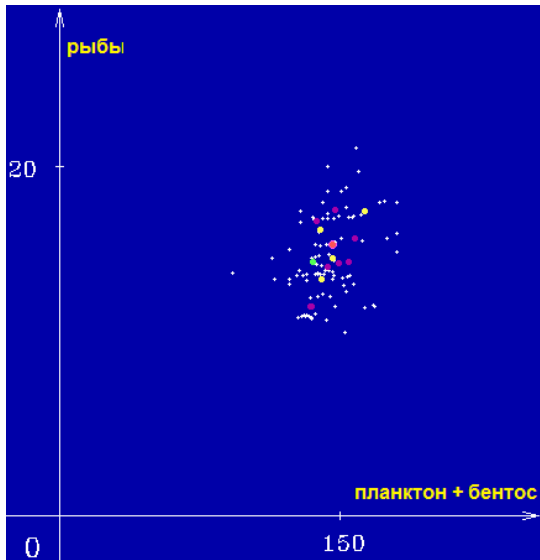


Рис. 15.4. Образ начального эллипсоида положительных значений функции принадлежности через два года.

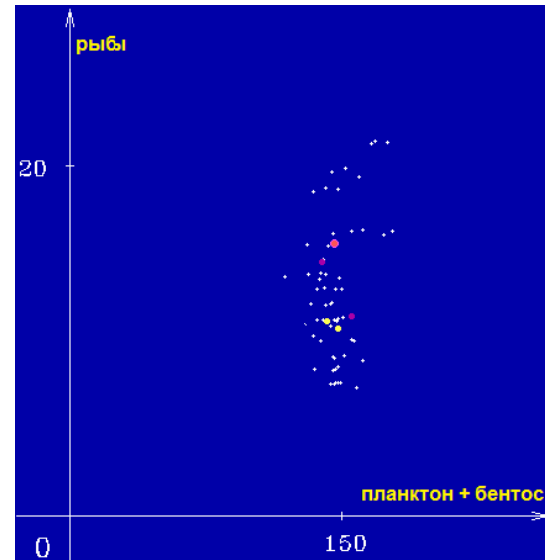
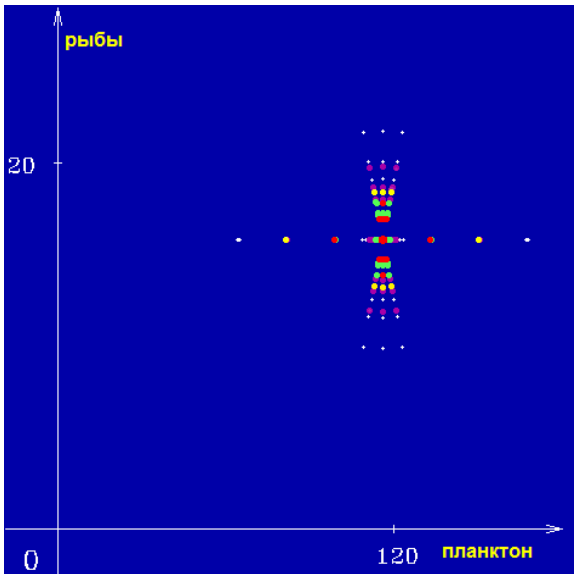


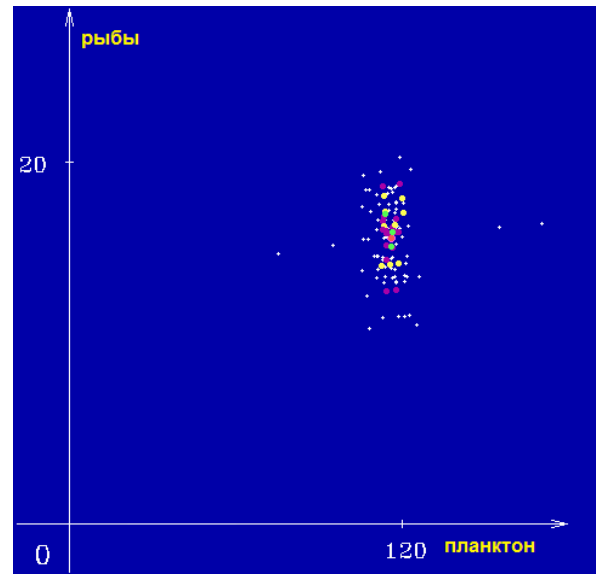
Рис. 15.5. Образ начального эллипсоида положительных значений функции принадлежности через три года.

Таким образом, специально выбранная функция принадлежности с максимальным начальным значением в точке, принятой за равновесие системы, позволяет выявить наиболее стабильные для биосообщества состояния в каждый момент времени. Этим состояниям соответствуют значения функции принадлежности, отмеченные на рисунках 8, 10, 12, 14 зеленым и красным цветом. Возможные состояния системы, с учетом неопределенности, в отдельные моменты времени можно видеть на рисунках 15.2, 15.3, 15.4 и 16.2, 16.3, 16.4. Шкала значений функции принадлежности приведена на рисунках 8, 10, 12, 14.

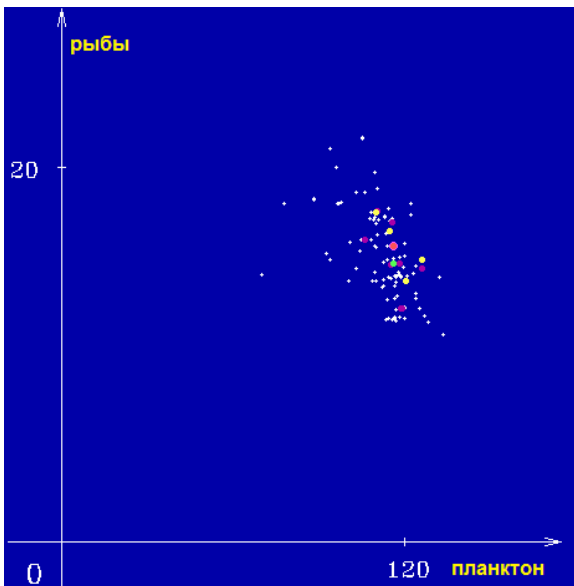
Рисунки 15.1–15.4 отображают динамику биомассы активно перемещающихся рыб и пассивно перемещающихся организмов. Проекция эллипсоида начальных состояний (рисунок 15.1) изображена в отдельные моменты времени – через 1, 2 и 3 года соответственно (рисунки 15.2, 15.3 и 15.4). В отличие от модели (3) «облако» более компактно и «расползание» более очевидно через 3 года.



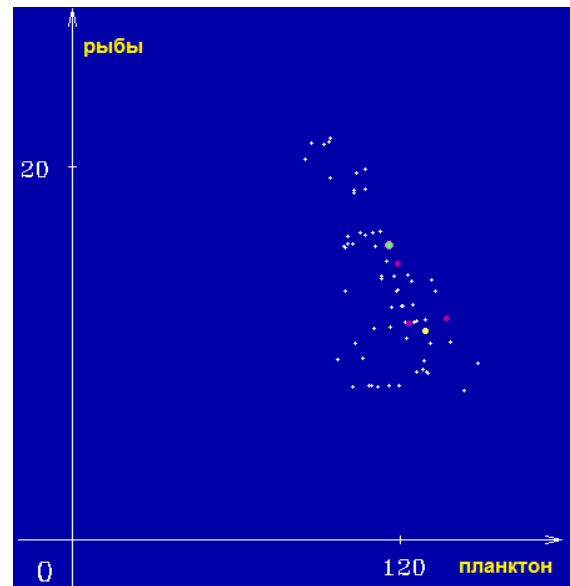
**Рис. 16.1.** Проекция начального эллипсоида положительных значений функции принадлежности  $\varphi(t, x)$  для модели (4).



**Рис. 16.2.** Смещение образа начального эллипсоида положительных значений функции принадлежности за один год.



**Рис. 16.3.** Образ начального эллипсоида положительных значений функции принадлежности через два года.



**Рис. 16.4.** Образ начального эллипсоида положительных значений функции принадлежности через три года.

Обе модели дают похожие, различающиеся в деталях, результаты. По ним можно определить множество возможных состояний экосистемы в будущем со значениями принадлежности истинного состояния этому множеству.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате качественного анализа поведения моделей и проведенных численных экспериментов с ними было показано следующее.

Обе модели частично согласованы между собой в динамике – существует положительное равновесное решение, общее для агрегированной и расширенной моделей и принадлежащее множеству равновесных решений агрегированной модели. Это равновесие устойчиво в обеих моделях. Характер устойчивости таков, что

поведение решений вблизи этого равновесия является похожим в обеих моделях. Учет неопределенности состояния системы делает это сходство более очевидным. Общие свойства решений состоят в том, что решение в зависимости от начального значения функции принадлежности либо колеблется в окрестности указанного положительного равновесия либо медленно «расползается» от устойчивого состояния.

Слабая устойчивость равновесного состояния в обеих моделях показывает, что опытные данные среднесезонных значений биомасс компонентов экосистемы, рассмотренные в качестве равновесных значений, не могут достоверно характеризовать состояние изменяющейся экосистемы в фиксированный момент времени. В таком случае специальный выбор функции принадлежности может указать на степень близости определенного состояния сообщества к действительному в заданный момент времени.

Исследование решений в агрегированной модели показало значительное влияние детритно-бактериального пути переноса энергии для экосистемы озера Большой Окуенок, обусловленное тем, что разнокачественный детрит занимает важное место в рационе большей части обитателей озера, в том числе рыб.

Расширенная модель дает дополнительную информацию о циклических изменениях биомассы вторичных звеньев, охватываемых моделью – зоопланктона и рыб, – в зависимости от первичного звена – фитопланктона, бактерий. Циклическое развитие последних порождает подобные колебательные изменения масс детрита и РОВ.

Функция принадлежности помогает выбирать режимы, соотношения между биомассами отдельных компонентов экосистемы и для трофических групп, при которых система может в течение длительного времени, в рассмотренном примере 4 года, относительно стабильно функционировать, находиться в жизнеспособном состоянии. В других режимах значения функции принадлежности показывают возможное патологическое изменение в соотношениях компонентов биосообщества (значительный рост одних и вымирание других организмов), приводящее к переходу экосистемы в качественно новое состояние, например эвтрофикация водоема, заболачивание. В таких случаях варьирование внутренних параметров модели или параметров внешней среды, если имело место антропогенное воздействие, с количественной оценкой последующих изменений в динамике с помощью функции принадлежности, позволяет наблюдать возможности восстановления системы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Majer V., Cosby B.J., Kopáček J., Veselý J. Modelling reversibility of Central European mountain lakes from acidification: Part I – the Bohemian forest. *Hydrology and Earth Sciences*. 2003. V 7. N 4. P. 494–209.
2. Silow E.A., Baturin V.I., Stom D.J. Prediction of Lake Baikal ecosystem behaviour using an ecosystem disturbance model. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*. 2001. V. 6. N 1. P. 33–36.
3. Syarki M.T., Chistiakov S.P. On application of the orthogonal distance method to Onego Lake plankton seasonal cycling modelling. *Russian Journal of Ecology*. 2013. V. 33. N 3. P. 234–236.
4. Pavlov V.E., Kirillova T.V., Kovanova O.V., Kirillov V.V. The simplified model of spatial distribution of Chlorophylls and Carotenoids in lake Teletskoye. *Atmospheric and Oceanic Optics*. 2012. V. 25. N 4. P. 245–250.
5. Евстафьев В.К., Бондаренко Н.А. Модель «стоячих волн» многолетней динамики байкальского фитопланктона. *Биофизика*. 2000. Т. 45. Вып. 6. С. 1089–1095.
6. Rukhovets L.A., Astrakhantsev G.P., Mal'gin A.N., Poloskov V.N., Terzhevik A.Yu., Filatov N.N. Modeling climatic circulation of Onega lake. *Water Resources*. 2006. V. 33. N 5. P. 511–522.

7. Arhonditsis G.B., Brett M.T. Eutrophication model for lake Washington (USA). Part I. Model description and sensitivity analysis. *Ecological Modelling*. 2005. V. 187. P. 140–178.
8. Квон Д.В. Численное моделирование сезонных изменений температуры воды в Телецком озере. *Вычислительные технологии*. 1996. Т. 1. N 1. С. 48–56.
9. Руховец Л.А., Астраханцев Г.П., Меншуткин В.В., Петрова В.А. Комплекс моделей экосистемы Ладожского озера. *Обзорение прикладной и промышленной математики*. 2003. Т. 10. Вып. 1. С. 39–62.
10. Omlin M., Brun P., Reichert P. Biogeochemical model of Lake Zürich: sensitivity, identifiability and uncertainty analysis. *Ecological Modelling*. 2001. V. 141. P. 105–123.
11. Zadeh L.A. Biological applications of the theory of fuzzy sets and systems. In: *Biocybernetics of the Central Nervous System*. Eds. Proctor L.C., Littre L.C. Boston: Brown & Co, 1969. P. 199–206.
12. Абакумов А.И. Неопределенность данных в математической экологии. *Дальневосточный математический журнал*. 2000. Т. 1. № 1. С. 38–42.
13. Абакумов А.И., Пахт Е.В. Моделирование при неопределенности данных (на примере водной экосистемы). *Информатика и системы управления*. 2009. № 2(20). С. 3–10.
14. Казанцева Т.И. Балансовая модель экосистемы мелкого высокоэвтрофного озера. *Журнал общей биологии*. 2003. Т. 64. № 2. С. 128–145.
15. Казанцева Т.И. Сравнительный анализ потоков энергии в экосистеме малого эвтрофного озера за три вегетационных сезона (балансовая модель). *Журнал общей биологии*. 2006. Т. 67. № 6. С. 423–441.
16. Абакумов А.И., Гиричева Е.Е. Многомодельный подход к исследованию водных экосистем. *Известия Самарского научного центра РАН*. 2009. Т. 11. № 1(7). С. 1399–1402.
17. Абакумов А.И. Математическое моделирование популяций и сообществ в проблеме рационального природопользования. *Вестник ДВО РАН*. 1992. № 5–6. С. 82–91.
18. Кучер А.И., Абакумов А.И. Рыбопродуктивность и динамика биомассы ихтиоценоза оз. Ханка. *Вопросы ихтиологии*. 1997. Т. 37. № 5. С. 619–624.
19. Chorin A.J., Marsden J.E. *A Mathematical Introduction to Fluid Mechanics*. 3rd Edition. N.Y.: Springer-Verlag New York. Inc, 1992. 182 p.
20. Сиренко Л.А. Запасы биогенных и органических веществ в донных отложениях, как резервуар устранения их дефицита для водорослей. *Взаимодействие между водой и седиментами в озерах и водохранилищах*. Л.: Наука, 1984.
21. Monod J. The growth of bacterial cultures. *Ann. Rev. Microbiol.* 1949. V. 111. N 2. P. 371–394.
22. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. *Устойчивость биологических сообществ*. М.: Наука, 1978. 352 с.

Материал поступил в редакцию 21.03.2014, опубликован 25.07.2014.