

## Моделирование пелагического сообщества экосистемы озера Байкал

В. И. ЗОРКАЛЬЦЕВ<sup>1</sup>, И. В. МОКРЫЙ<sup>1</sup>, А. В. КАЗАЗАЕВА<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт систем энергетики СО РАН, Иркутск, Россия

e-mail: zork@isem.sei.irk.ru, ygr@isem.sei.irk.ru, kuz-ann@yandex.ru

<sup>2</sup>Иркутский государственный университет

Представлена математическая модель динамики численности популяций трех видов организмов пелагиали оз. Байкал. Исследована взаимосвязь основных параметров моделируемых популяций — коэффициентов рождаемости и смертности особей популяции. Предложен метод оценки коэффициентов смертности для популяций макрогектопуса, большой и малой голомянок. Получены количественные оценки параметров моделируемых популяций. Дан анализ поведения модели.

*Ключевые слова:* модель, численность, популяция, рождаемость, смертность, малая голомянка, большая голомянка, макрогектопус, оз. Байкал.

### Введение

В 1980-х гг. были предприняты первые попытки моделирования экосистемы оз. Байкал. Вначале предлагались точечные аналитические модели [1, 2], дающие качественные результаты. Затем были созданы более сложные имитационные модели [3–5], на основе которых осуществлялась численная оценка динамики экосистемы. Далее в течение 20 лет построением моделей естественной динамики озера не занимались [6]. В настоящее время ведется работа по созданию самоорганизующихся моделей, основанных на данных натуральных наблюдений за состоянием байкальского планктона с 1945 г. НИИ биологии при Иркутском государственном университете [7], а также моделей антропогенной динамики, основой которых является оценка структурной эксэргии [8, 9].

Несмотря на довольно широкий спектр имеющихся моделей и различные методики их параметризации, актуальной остается проблема организации накопленных знаний и верификации данных натуральных наблюдений об отдельных аспектах жизнедеятельности и взаимодействия организмов пелагиали оз. Байкал в рамках единой системы.

Основное значение в биоэнергетической трансформации органического вещества в пелагиали озера имеет немногочисленная по числу видов группа организмов [10]. В трофическую цепь этой группы входят следующие звенья: фитопланктон — фитофаг эпишура (*Epischura baicalensis*) — хищный макрозоопланктон пелагическая амфипода макрогектопус (*Macrohectopus branickii*) — большая и малая голомянки (*Comephorus baicalensis* и *Comephorus dybowski*) — нерпа (*Phoca sibirica*). Значительную роль в этой цепи играют популяции макрогектопуса, большой и малой голомянок, так как именно на них приходится около 65 % продукции пелагиали озера [11].

Цель данной работы — систематизация накопленных знаний и верификация имеющихся экспериментальных данных о механизмах взаимодействия между популяциями

макрогектопуса, большой и малой голомянок при помощи математических моделей. Условно работу можно разбить на три части:

- 1) оценка параметров моделируемых популяций в стационарных условиях, т. е. без учета колебаний численности во времени;
- 2) построение автономных моделей численности популяций, расчет точек равновесия популяций;
- 3) оценка параметров моделируемых популяций с учетом колебаний численности, построение модели взаимодействия популяций.

Представленные в статье результаты построения и исследования модели взаимодействия и поведения указанных трех видов организмов оз. Байкал являются развитием и уточнением данных, полученных ранее [12–17]. При этом учитывались замечания и предложения, высказанные на семинарах при обсуждении настоящей работы в Лимнологическом институте СО РАН и в Научно-образовательном центре “Байкал” ИГУ. Особую благодарность авторы выражают сотруднице Лимнологического института СО РАН, канд. биол. наук Е.В. Дзюба, внесшей ряд ценных замечаний по существу работы и улучшению текстового материала статьи. Все вычислительные эксперименты на модели проведены в инструментальной системе моделирования *Dynamo*, разработанной в СЭИ СО РАН [18].

## 1. Уравнения динамики численности популяции

Рассмотрим биологическую популяцию, развивающуюся в стационарных условиях. Это означает, что основные характеристики рождаемости и смертности (коэффициенты рождаемости и смертности) не зависят от времени. Будем считать также, что все особи характеризуются только возрастом и усреднены по всем остальным параметрам.

Исследуемый объект представляют популяции трех видов организмов: большая голомянка, малая голомянка и макрогектопус (рис. 1).

Структура популяций большой и малой голомянок представлена тремя возрастными группами: годовики (особи в возрасте до одного года), неполовозрелые и половозрелые особи. Структура популяции макрогектопуса представлена двумя возрастными группами: неполовозрелые и половозрелые особи. Взрослые особи голомянок являются хищниками по отношению к собственной молодежи и макрогектопусу. Примем следующие обозначения: нижний индекс у символов параметров означает номер возрастной группы, верхний — популяцию:  $d$  — малая голомянка,  $b$  — большая голомянка,  $m$  — макрогектопус.

Разобьем популяцию на возрастные группы  $i = 1, \dots, k$  и обозначим через  $N_1(t), \dots, N_k(t)$  численности популяции в разных возрастных группах в момент времени  $t$ . Будем считать, что особи популяции участвуют в процессе размножения, находясь только в последней возрастной группе. Время принимаем непрерывной переменной. Рассмотрим приращение численностей возрастных групп популяции  $\Delta N_1(t), \dots, \Delta N_k(t)$  за некоторый малый промежуток  $\Delta t$ . Приращение первой возрастной группы  $\Delta N_1(t)$  складывается из притока численности за счет рождаемости и оттока численности в связи с гибелью особей или переходом их во вторую возрастную группу. Считая, что все эти процессы обладают интенсивностью, пропорциональной численности, имеем

$$\Delta N_1(t) = (\rho N_k(t) - \lambda_1 N_1(t) - \theta_1 N_1(t)) \Delta t, \quad (1)$$

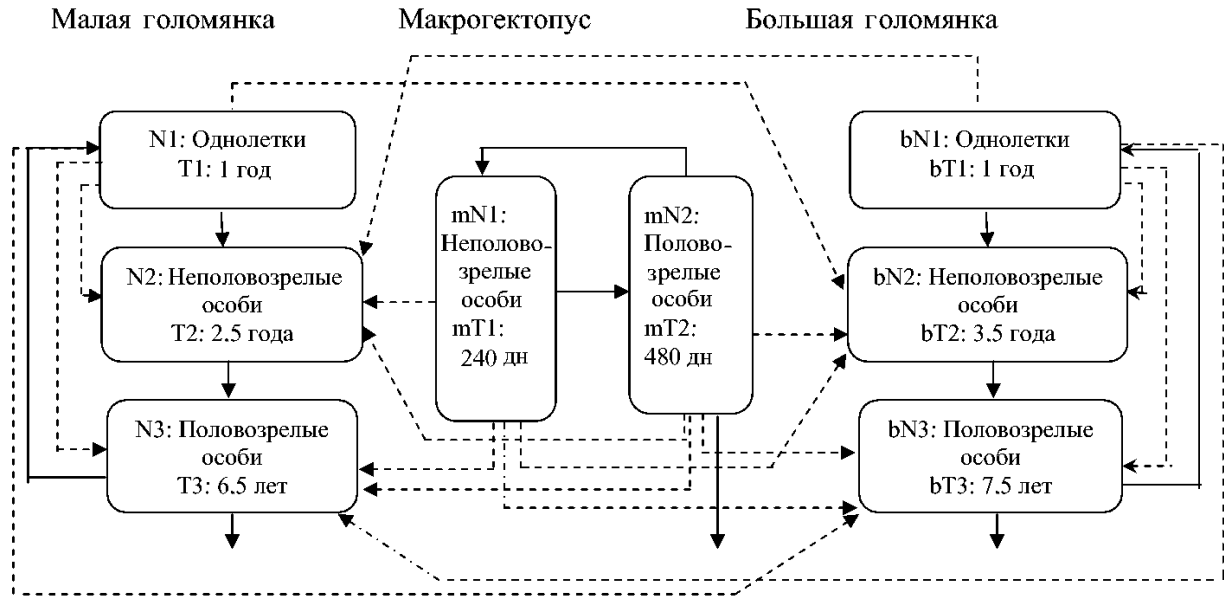


Рис. 1. Схема трофических взаимоотношений между возрастными группами макрогектопуса, малой и большой голомянок; ——— потоки численности в связи с переходом в другую возрастную группу, рождаемостью и гибелью по старости; - - - - потоки численности в связи с гибелью за счет выедания

где  $\rho$  — коэффициент рождаемости последней (половозрелой) группы,  $\lambda_1$  — коэффициент смертности первой возрастной группы,  $\theta_1$  — коэффициент оттока из первой возрастной группы во вторую.

Приращение численностей всех остальных групп складывается из притока численности из предыдущих возрастных групп и оттока численности, связанного с гибелью особей и их переходом в последующие возрастные группы:

$$\Delta N_i(t) = (\theta_{i-1}N_{i-1}(t) - \lambda_i N_i(t) - \theta_i N_i(t)) \Delta t, \quad i = 2, \dots, k, \quad (2)$$

где  $\theta_{i-1}$  — коэффициент оттока из возрастной группы  $i - 1$  в возрастную группу  $i$ ,  $\theta_i$  — коэффициент оттока из возрастной группы  $i$  в возрастную группу  $i + 1$ ,  $\lambda_i$  — коэффициент смертности в возрастной группе  $i$ .

Разделив обе части равенств (1) и (2) на  $\Delta t$  и перейдя к пределу  $\Delta t \rightarrow 0$ , получим систему обыкновенных дифференциальных уравнений

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= \rho N_k - \lambda_1 N_1 - \theta_1 N_1, \\ \frac{dN_i}{dt} &= \theta_{i-1} N_{i-1} - \lambda_i N_i - \theta_i N_i, \quad i = 2, \dots, k, \end{aligned} \quad (3)$$

которая описывает динамику численности популяции по всем выделенным возрастным группам.

## 2. Параметризация модели

Составлению модели предшествует этап оценки и верификации параметров отдельно каждой моделируемой популяции. Основными количественными характеристиками

процессов воспроизводства и гибели особей популяции являются коэффициенты рождаемости и смертности. Под коэффициентом рождаемости будем понимать среднее число потомков от одной половозрелой особи в единицу времени, под коэффициентом смертности — отношение числа особей, выбывших из возрастной группы в связи с гибелью, к общему числу особей данной возрастной группы в единицу времени. Для оценки параметров примем следующие допущения: 1) популяция находится в условиях стационарной среды, т. е. коэффициенты рождаемости  $\rho$  и смертности  $\lambda_i$ ,  $i = 1, \dots, k$ , не зависят от времени; 2) популяция находится в состоянии равновесия, т. е. численность каждой возрастной группы не меняется во времени; 3) численность особей популяции изменяется по возрасту в рамках одной возрастной группы по экспоненциальному закону.

### 2.1. Коэффициенты оттока численности

Согласно допущениям 1 и 2 система (3) примет вид

$$\begin{aligned} \rho N_k - \lambda_1 N_1 - \theta_1 N_1 &= 0, \\ \theta_{i-1} N_{i-1} - \lambda_i N_i - \theta_i N_i &= 0, \quad i = 2, \dots, k. \end{aligned} \quad (4)$$

Из допущения 3 следует, что численность каждой возрастной группы может быть представлена в виде

$$N_i = \int_0^{T_i - T_{i-1}} n(T_{i-1}) e^{-\lambda_i \tau} d\tau = n(T_{i-1}) \frac{1 - e^{-\lambda_i(T_i - T_{i-1})}}{\lambda_i}, \quad i = 1, \dots, k, \quad (5)$$

где  $T_i$ ,  $T_{i-1}$  — верхняя и нижняя границы возраста особи в  $i$ -й возрастной группе,  $n(T_{i-1})$  — приток численности из возрастной группы  $i - 1$  в возрастную группу  $i$ ,  $\lambda_i$  — коэффициент смертности  $i$ -й возрастной группы.

Отметим, что  $n(T_0) = \rho N_k$ . Поэтому из первого уравнения системы (4) и уравнения (5) для  $i = 1$  получим

$$n(T_0) - \lambda_1 n(T_0) \frac{1 - e^{-\lambda_1 T_1}}{\lambda_1} - \theta_1 n(T_0) \frac{1 - e^{-\lambda_1 T_1}}{\lambda_1} = 0, \quad (6)$$

следовательно,

$$\theta_1 = \frac{\lambda_1}{e^{\lambda_1 T_1} - 1}. \quad (7)$$

Аналогично для остальных возрастных групп можно вывести общую формулу коэффициента оттока численности из одной возрастной группы в другую:

$$\theta_i = \frac{\lambda_i}{e^{\lambda_i(T_i - T_{i-1})} - 1}, \quad i = 2, \dots, k. \quad (8)$$

### 2.2. Коэффициенты рождаемости

Коэффициенты рождаемости были получены на основе данных [11, 19–22].

Оценки коэффициентов рождаемости для большой и малой голомянок. В работе [20] на с. 113 представлены данные о средней плодовитости голомянок: малой — 1660 личинок/год, большой — 2000 личинок/год. Там же указано, что число участвующих в

Т а б л и ц а 1. Зависимость между длиной тела самок макрогектопуса и количеством вынашиваемых ею яиц

Размерная группа самок, мм	16–21	21–26	26–29	29–33	Среднее взвешенное
Среднее количество яиц, вынашиваемое самкой, шт.	88	147	168	362	114.125
Относительная численность	1.0	0.3333	0.1111	0.037	—

размножении самок от общего числа самок составляет у малой голомянки 72 %, у большой — 50 %.

В работе [22] показано, что самки составляют 50 % популяции. Отсюда получим число участвующих в размножении особей от общего числа особей популяции: для малой голомянки — 36 %, для большой — 25 %.

Таким образом, коэффициент рождаемости одной особи может быть оценен для малой голомянки как  $\rho^d = 597.6$  личинок/год на одну особь, для большой — как  $\rho^b = 500$  личинок/год на одну особь.

*Оценка коэффициента рождаемости для популяции макрогектопуса.* Самки макрогектопуса имеют эмбриональный период 30–45 сут [21]. Можно предположить, что полный период, включающий вынашивание яиц, плодоношение и восстановление, составляет 60–90 сут. Следовательно, в течение одного года половозрелая самка плодоносит от 4 до 6 раз. В [21] представлены данные о динамике роста и плодовитости макрогектопуса (табл. 1), по которым можно сделать предположение, что самка макрогектопуса живет около 480 сут. В возрасте 180–240 сут самка достигает длины 14–16 мм и становится половозрелой. Количество яиц, вынашиваемое самкой, зависит от ее длины.

При подсчете среднего количества яиц, приходящихся на одну половозрелую самку, необходимо учитывать, что размерные группы, представленные в табл. 1, имеют различное количество входящих в них особей. Причиной этого является высокий коэффициент смертности макрогектопуса, который по предварительным оценкам примем здесь равным  $\lambda = 6$  (особь/год). Близкие оценки коэффициента смертности получены авторами в разделе 3.3.

Предполагая линейную зависимость размера от возраста, получим, что численность следующей размерной группы в три раза меньше численности предыдущей. В пересчете на возраст это соответствует введенному выше коэффициенту смертности  $\lambda = 6$  (особь/год). Отсюда среднее количество яиц в год, приходящееся на одну усредненную половозрелую особь, находится в интервале от  $114.125 \times 4 \times 0.5 = 228.25$  до  $114.125 \times 6 \times 0.5 = 342.375$  шт./год.

### 2.3. Коэффициенты смертности

*Методика оценки коэффициентов смертности.* Рассмотрим динамику возрастного состава популяции. Следуя [23, § 8.1], в качестве основной характеристики возрастного состава популяции рассмотрим возрастную плотность численности — функцию двух аргументов  $n(\tau, t)$ , где  $\tau$  — возраст,  $\tau \in [0, T]$ ,  $T$  — максимальный возраст особи,  $t$  — время,  $t \in [0, \infty)$ . Численность особей с возрастом от  $\tau_1$  до  $\tau_2$  в момент времени  $t$  определяется по формуле

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} n(\tau, t) d\tau. \quad (9)$$

Плотностью рождаемости  $P(\tau, t)$  называется такая функция возраста и времени, что для любых двух возрастов  $\tau_1, \tau_2$  и моментов времени  $t_1, t_2$  число новорожденных особей, порожденных родителями с возрастом  $\tau \in [\tau_1, \tau_2]$  за время  $t \in [t_1, t_2]$ , равно

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} \int_{t_1}^{t_2} P(\tau, t) d\tau dt. \quad (10)$$

Аналогично плотностью смертности  $\Lambda(\tau, t)$  называется такая функция возраста и времени, что число особей, погибших за время  $t \in [t_1, t_2]$  с возрастом  $\tau \in [\tau_1, \tau_2]$ , есть

$$\int_{\tau_1}^{\tau_2} \int_{t_1}^{t_2} \Lambda(\tau, t) d\tau dt. \quad (11)$$

Согласно допущению 1 (см. с. 51) величины плотности рождаемости и плотности смертности могут быть представлены в следующем виде:

$$P(\tau, t) = \rho(\tau) n(\tau, t),$$

$$\Lambda(\tau, t) = \lambda(\tau) n(\tau, t),$$

где  $\rho(\tau)$  и  $\lambda(\tau)$  — соответственно коэффициенты рождаемости и смертности в популяции.

Динамику численности популяции описывает система уравнений

$$\begin{aligned} \frac{\partial n}{\partial t} + \frac{\partial n}{\partial \tau} &= -\lambda(\tau) n(\tau, t), \\ n(0, t) &= \int_0^T \rho(\tau) n(\tau, t) d\tau \end{aligned} \quad (12)$$

при заданных начальных условиях  $n(\tau, 0)$ . Подробный вывод системы (12) представлен в [23, § 8.2]. Поясним физический смысл уравнений данной системы. Первое уравнение называется уравнением выживаемости (гибели). Его можно трактовать как уравнение “неразрывности”, т.е. за некоторый временной интервал все особи, вошедшие в некоторый возрастной интервал, должны его покинуть. Второе уравнение называется уравнением рождаемости.

Плотность численности особей с нулевым возрастом образуется как сумма рождающихся в момент времени  $t$  от родителей всех возрастов.

Согласно допущению 2 функция двух аргументов  $n(\tau, t)$  не зависит от времени и может рассматриваться как функция одного аргумента  $n(\tau)$ . Тогда система уравнений (12) примет вид

$$\frac{\partial n}{\partial \tau} = -\lambda(\tau) n(\tau),$$

$$n(0) = \int_0^T \rho(\tau) n(\tau) d\tau. \quad (13)$$

Рассмотрим, как связаны между собой коэффициенты рождаемости и смертности. Примем следующую гипотезу — пусть функция рождаемости определяется тремя параметрами: временем полового созревания, репродуктивным периодом и постоянным коэффициентом рождаемости. На основании этого функция рождаемости выразится как

$$\rho(\tau) = \begin{cases} 0, & \tau \in [0, T_{k-1}), \\ \rho, & \tau \in [T_{k-1}, T_k], \end{cases} \quad (14)$$

где  $\rho$  — коэффициент рождаемости,  $T_{k-1}$  — время роста особи до половозрелого состояния,  $T_k$  — время жизни особи.

Рассмотрим случай, когда коэффициент смертности  $\lambda(\tau)$  — кусочно-постоянная функция

$$\lambda(\tau) = \begin{cases} \lambda_1, & \tau \in [0, T_1), \\ \lambda_2, & \tau \in [T_1, T_k]. \end{cases}$$

Тогда

$$n(\tau) = \begin{cases} n(0) e^{-\lambda_1 \tau}, & \tau \in [0, T_1), \\ n(0) e^{-\lambda_1 T_1 - \lambda_2 (\tau - T_1)}, & \tau \in [T_1, T_k]. \end{cases} \quad (15)$$

С учетом этого уравнение рождаемости системы (13) примет вид

$$\begin{aligned} n(0) &= \int_0^{T_k} n(\tau) \rho(\tau) d\tau = \rho \int_{T_{k-1}}^{T_k} n(\tau) d\tau = \rho \int_{T_{k-1}}^{T_k} n(0) e^{-\lambda_1 T_1} e^{-\lambda_2 (T_{k-1} - T_1)} e^{-\lambda_2 (\tau - T_{k-1})} d\tau = \\ &= \frac{n(0) e^{-\lambda_1 T_1} e^{\lambda_2 T_1} \rho}{\lambda_2} (e^{-\lambda_2 T_{k-1}} - e^{-\lambda_2 T_k}), \end{aligned}$$

откуда

$$e^{\lambda_1 T_1} = e^{\lambda_2 T_1} \rho \frac{e^{-\lambda_2 T_{k-1}} - e^{-\lambda_2 T_k}}{\lambda_2}. \quad (16)$$

Логарифмируя обе части (16) получаем соотношение

$$\lambda_1 = \lambda_2 + \frac{1}{T_1} \ln \left( \rho \frac{e^{-\lambda_2 T_{k-1}} - e^{-\lambda_2 T_k}}{\lambda_2} \right). \quad (17)$$

В случае постоянного коэффициента смертности на всем промежутке жизни особи  $\lambda(\tau)$  — постоянная величина

$$\lambda(\tau) = \lambda, \quad \tau \in [0, T_k].$$

Функция плотности численности  $n(\tau)$  выражается следующим образом:

$$n(\tau) = n(0) e^{-\lambda \tau}, \quad \tau \in [0, T_k]. \quad (18)$$

В этом случае формула (16) примет вид

$$\rho = \frac{\lambda}{e^{-\lambda_2 T_{k-1}} - e^{-\lambda_2 T_k}}. \quad (19)$$

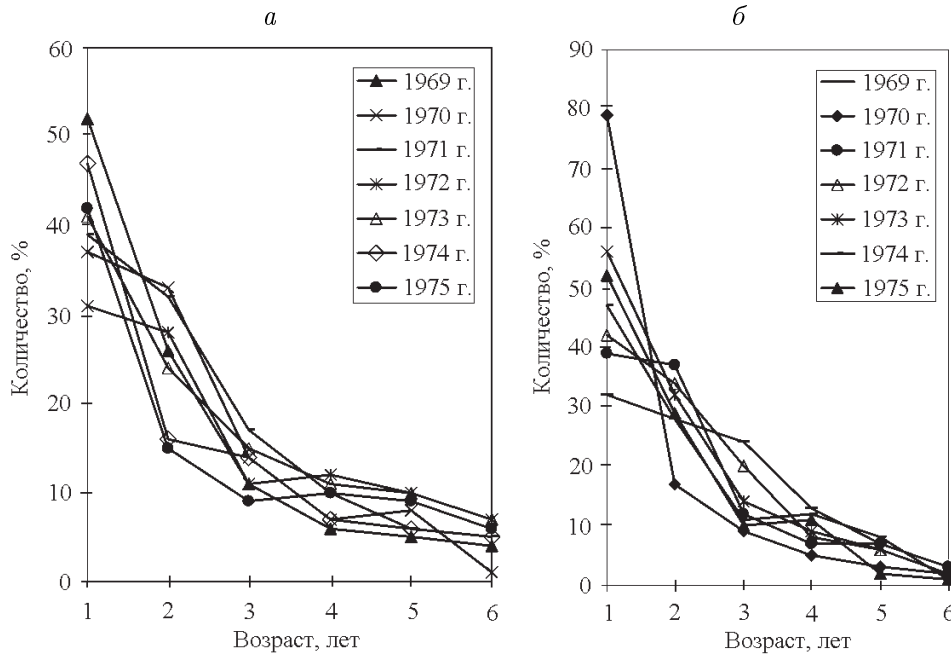


Рис. 2. Соотношение численностей особей разных возрастов для популяций большой (а) и малой (б) голомянок, % [19]

Таким образом, получены соотношения (16), (19), связывающие четыре параметра: коэффициент рождаемости  $\rho$ , коэффициент смертности  $\lambda_i, i = 1, \dots, k$ , время роста особи до половозрелого состояния  $T_{k-1}$  и время жизни особи  $T_k$ .

Оценка коэффициентов смертности для групп неполовозрелых и половозрелых особей большой и малой голомянок. На рис. 2 и в табл. 2 представлены данные о процентном соотношении численности особей в определенной возрастной группе для каждой из популяций голомянок, взятые из работы [19]. Согласно разработанной в [19] методи-

Т а б л и ц а 2. Возрастной состав большой и малой голомянок (доля от общего числа особей, %) по Старикову (1977 г.)

Возраст, лет	1969 г.	1970 г.	1971 г.	1972 г.	1973 г.	1974 г.	1975 г.
<i>Большая голомянка</i>							
1	52	37	39	31	41	47	42
2	26	33	32	28	24	16	15
3	11	14	17	11	15	14	9
4	6	7	10	12	11	7	10
5	5	8	6	10	10	6	9
6	4	1	5	7	7	5	6
<i>Малая голомянка</i>							
1	32	79	39	42	56	47	52
2	28	17	37	34	32	28	29
3	24	9	12	20	14	11	10
4	13	5	7	8	9	12	11
5	7	3	7	6	6	8	2
6	3	2	3	2	2	1	1



ке в течение 7 лет с 1969 по 1975 г. производился лов. В каждом улове в процентном отношении к общему количеству особей в улове подсчитывалась численность особей, достигших определенного возраста. Автором были выделены шесть основных возрастов. На основании данных табл. 2 получены усредненные значения для возрастного состава в процентах.

Из рис. 2 и табл. 2, 3 видно, что кривые возрастного состава для обоих видов голомянок близки к экспонентам. Согласно принятым предположениям о том, что кривая возрастного состава описывается функцией  $e^{-\lambda\tau}$ , где  $\lambda$  — коэффициент смертности, а  $\tau$  — возраст, усредненные кривые возрастного состава прологарифмированы и методом наименьших квадратов получены следующие оценки коэффициентов смертности: для малой голомянки  $\lambda_2^d = \lambda_3^d = 0.68$ , для большой  $\lambda_2^b = \lambda_3^b = 0.48$ .

*Оценки коэффициентов смертности для годовиков голомянок.* Предположим, что коэффициент смертности годовиков отличен от коэффициента смертности взрослых особей. Ранее были получены оценки коэффициентов рождаемости: для малой голомянки  $\rho^d = 597.6$  личинок/год, для большой  $\rho^b = 500$  личинок/год, и коэффициентов смертности для взрослых особей: для малой голомянки  $\lambda_2^d = \lambda_3^d = 0.68$ , для большой  $\lambda_2^b = \lambda_3^b = 0.48$ . Время начала репродуктивного периода и время жизни особи оценивается в работе [10]: для малой голомянки  $T_2^d = 2.5$  года,  $T_3^d = 6.5$  лет, для большой —  $T_2^b = 3.5$  года,  $T_3^b = 7.5$  лет. Время жизни годовиков можно оценивать по-разному — 10, 11 или 12 мес.

Для оценки коэффициентов смертности годовиков в популяциях большой и малой голомянок воспользуемся формулой (16). Как видно из табл. 4, значения коэффициентов смертности для годовиков большой и малой голомянок оказались практически равными.

Поскольку годовики обоих видов голомянок относятся к одной размерной группе, то логично предположить, что они испытывают одинаковое давление со стороны хищничающих взрослых рыб и, следовательно, будут иметь одинаковые коэффициенты смертности. Далее значение коэффициента смертности годовиков голомянок будем считать равным  $\lambda_1^b = \lambda_1^d = 5.69$ .

Т а б л и ц а 3. Усредненный за период 1969–1975 гг. возрастной состав большой и малой голомянок (доля от общего числа особей в популяции, %)

Возраст, лет	Большая голомянка	Малая голомянка
1	41.3	49.6
2	24.9	29.3
3	13	14.3
4	9	9.3
5	7.7	5.6
6	5	2

Т а б л и ц а 4. Результаты расчета коэффициента смертности годовиков большой ( $\lambda_1^b$ ) и малой ( $\lambda_1^d$ ) голомянок (особь/год)

Коэффициент смертности	Вариация возраста годовиков $T_1$ (год)		
	0.833	0.926	1
$\lambda_1^b$	6.269	5.688	5.302
$\lambda_1^d$	6.252	5.692	5.321

Оценка коэффициента смертности для популяции макрогектопуса. Примем гипотезу о едином коэффициенте смертности  $\lambda$  для всей популяции макрогектопуса. В этом случае значение  $\lambda$  практически будет совпадать с отношением продукции популяции к ее биомассе ( $P/B$ -коэффициент). Отметим, что в [11] фактически приведены противоречивые данные относительно продукции макрогектопуса (см. с. 511, 512). Здесь потребление макрогектопуса рыбами (673 тыс. т) в два раза превышает значение его продукции (330 тыс. т). В этом же источнике (см. с. 519) приведен общий запас биомассы данной популяции в озере, равный 110 тыс. т, т.е.  $P/B$ -коэффициент по одной версии имеет значение 6, а по другой 3.

Для оценки коэффициента смертности макрогектопуса применялись два независимых метода расчета: первый — на основе балансовых соотношений по формуле (19), второй — на основе анализа данных о размерном составе популяции [20, 21].

Метод 1. Воспользуемся данными, приведенными в работе [21]: время жизни особи  $T_2 = 1.315$  года, время роста особи до половозрелого состояния 240 сут ( $T_1 = 0.657$ ). Применим соотношение (19) для расчета коэффициента смертности популяции макрогектопуса на основе найденных выше оценок коэффициента рождаемости. Полученные данные приведены в табл. 5.

Метод 2. В работе [20] (см. с. 95) сообщается, что во всех уловах за период июнь—ноябрь 1973 г. преобладали мелкие особи. Размерная группа рачков длиной до 5 мм составляла 85–95% общей численности.

Поскольку известно, что размер самцов макрогектопуса никогда не превышает 5.5 мм, то следовательно, оставшиеся 5–15% приходится исключительно на самок, а их количество составляет не менее 50% популяции (эта оценка несколько занижена, по данным [21] доля самцов колеблется на уровне 9–16%, а максимальное значение равно 39%). Таким образом, из 50% самок только 5–15% имеет размер более 5 мм, а 35–45% — менее 5 мм.

Первоначальный размер самки составляет 1 мм и в течение 180–240 сут он увеличивается до 14–16 мм, при этом самка совершает 10–13 линек [21]. Первые линьки проходят через 5–6, последующие — через 10–13 сут (в среднем на одну линьку приходится восемь сут). Предполагая линейную зависимость длины от возраста, получим, что самка макрогектопуса достигает длины 5 мм примерно за 51–68 сут. Таким образом, от 35 до 45% численности самок приходится на первые 60 сут жизни (длина до 5 мм).

Примем гипотезу о едином коэффициенте смертности для всей популяции макрогектопуса. Тогда численности размерных групп самок до 5 мм и более определяются выражениями

$$N_1^m = \int_0^{T_1} N_0 e^{-\lambda\tau} d\tau = N_0 \frac{e^{-\lambda\tau}}{-\lambda} \Big|_0^{T_1} = N_0 \frac{e^{-\lambda T_1} - 1}{-\lambda},$$

$$N_2^m = \int_{T_1}^{T_2} N_0 e^{-\lambda\tau} d\tau = N_0 \frac{e^{-\lambda\tau}}{-\lambda} \Big|_{T_1}^{T_2} = N_0 \frac{e^{-\lambda T_2} - e^{-\lambda T_1}}{-\lambda},$$

Т а б л и ц а 5. Результаты расчета коэффициента смертности для макрогектопуса  $\lambda^m$  (особь/год)

Коэффициент рождаемости	228.25 (яиц/год)	342.375 (яиц/год)
Коэффициент смертности	5.6	6.102

Т а б л и ц а 6. Результаты расчета коэффициента смертности для популяции макрогектопуса

Время достижения самкой размера 5 мм ( $T_1$ ), сут	Доля самок длиной до 5 мм, %	Доля самок длиной больше 5 мм, %	Коэффициент смертности $\lambda$
0.1397 (51 сут)	45	5	15.728
0.186 (68 сут)	45	5	11.813
0.1397 (51 сут)	35	15	8.618
0.186 (68 сут)	35	15	6.4729

где  $T_1$  — время роста самки макрогектопуса до 5 мм,  $T_2$  — время ее жизни,  $\lambda$  — коэффициент смертности.

Рассмотрим отношение численностей обеих групп самок

$$\frac{N_1^m}{N_2^m} = \frac{e^{-\lambda T_1} - 1}{e^{-\lambda T_2} - e^{-\lambda T_1}} = \frac{e^{\lambda T_1} - 1}{1 - e^{-\lambda(T_2 - T_1)}}.$$

При  $T_2 - T_1 > 1$  и  $\lambda > 5$  знаменатель этого выражения можем принять равным единице, так как при таких значениях

$$e^{-\lambda(T_2 - T_1)} < e^{-5} = 0.00673794.$$

Следовательно,

$$\frac{e^{\lambda T_1} - 1}{1 - e^{-\lambda(T_2 - T_1)}} \approx e^{\lambda T_1} - 1.$$

Отсюда величина коэффициента смертности  $\lambda$  может быть рассчитана следующим образом. Рассмотрим случай, когда самка достигает длины 5 мм за 51 сут. Тогда  $T_1 = 51/365 = 0.1397$ . Пусть также самки длиной менее 5 мм составляют 35%, а более 5 мм — 15% всех особей. Тогда их отношение равно  $e^{\lambda T_1} - 1 = 35/15 = 2.333$ , следовательно,  $\lambda = \frac{\ln(2.333)}{0.1397} = 8.618$ .

В табл. 6 приведены результаты расчета коэффициента смертности макрогектопуса, из которых видно, что минимальное значение коэффициента смертности для самок макрогектопуса, оцененное по данным [20, 21],  $\lambda = 6.4729$ . Эта оценка достаточно близка к результатам предыдущего расчета (см. табл. 5).

Исходя из принадлежности рачков макрогектопуса и годовиков голомянок к одной размерной группе мы принимаем гипотезу об одном значении коэффициента смертности для этих организмов —  $\lambda_1 = 5.69$ .

### 3. Автономные модели

Модель взаимодействующих популяций макрогектопуса, большой и малой голомянок основана на трех вспомогательных автономных моделях. Автономные модели строятся в виде системы дифференциальных уравнений (3). Для каждой из этих моделей на основе исходных данных (полученных ранее оценок) проводится подбор таких параметров, которые обеспечивают равновесное состояние популяции. К параметрам модели относятся коэффициент рождаемости, коэффициент смертности и коэффициенты оттока

численностей из одной возрастной группы в другую. Равновесное состояние достигается за счет изменения коэффициента рождаемости (который считаем оцененным менее достоверно, чем коэффициент смертности).

Исходные значения численностей популяций (шт./м<sup>2</sup>) макрогектопуса, большой и малой голомянок оценивались по имеющимся экспериментальным данным. Так, [11] численность малой голомянки в разные годы составляла от 22 до 41 млрд экз. (от 0.847 до 1.57 взрослых особей/м<sup>2</sup>), в то время как численность большой голомянки изменялась от 7 до 10 млрд экз. (от 0.26 до 0.385 взрослых особей/м<sup>2</sup>). Численность годовиков голомянок находится по формуле, полученной из (15):

$$N_1 = (N_2 + N_3) \frac{1 - e^{-\lambda_1 T_1}}{\lambda_1 e^{-\lambda_1 T_1}} \cdot \frac{\lambda_2}{1 - e^{-\lambda_2(T_3 - T_2)}}.$$

Численность макрогектопуса оценивалась исходя из отношения его продукции к продукции годовиков голомянок.

*Модель популяции большой голомянки.* Согласно (3) динамика численности популяции описывается системой

$$\begin{aligned} \frac{dN_1^b}{dt} &= \rho^b N_3^b - \lambda_1 N_1^b - \theta_1^b N_1^b, \\ \frac{dN_2^b}{dt} &= \theta_1^b N_1^b - \lambda_2^b N_2^b - \theta_2^b N_2^b, \\ \frac{dN_3^b}{dt} &= \theta_2^b N_2^b - \lambda_3^b N_3^b - \theta_3^b N_3^b. \end{aligned} \quad (20)$$

Исходные данные для построения модели следующие: коэффициент смертности одноплодков  $\lambda_1 = 5.69$ ; предельный возраст одноплодков  $T_1^b = 1$ ; коэффициент смертности второй возрастной группы  $\lambda_2^b = 0.48$ ; возраст начала половой зрелости  $T_2^b = 3.5$ ; коэффициент смертности третьей возрастной группы  $\lambda_3^b = 0.48$ ; время жизни особи  $T_3^b = 7.5$ ; коэффициент рождаемости  $\rho^b = 500$ ; число особей на 1 м<sup>2</sup>, родившихся за один год (оценено на основе данных [11])  $N_0^b = 59$ .

Параметры модели: коэффициенты смертности  $\lambda_1 = 5.69$ ,  $\lambda_2^b = 0.48$ ,  $\lambda_3^b = 0.48$ ; коэффициенты оттока численности, рассчитанные по формулам (7), (8),  $\theta_1^b = 0.0216$ ,  $\theta_2^b = 0.204$ ,  $\theta_3^b = 0.082$ ; коэффициент рождаемости, обеспечивающий равновесное состояние модели,  $\rho^b = 497.88$ ; начальные значения численностей в точке равновесия  $N_1^{b*} = 10.3298$ ,  $N_2^{b*} = 0.3266$ ,  $N_3^{b*} = 0.1185$ , рассчитанные по формулам

$$\begin{aligned} N_1^{b*} &= N_0^b \frac{1 - e^{-\lambda_1 T_1^b}}{\lambda_1}, \quad N_2^{b*} = N_0^b e^{-\lambda_1 T_1^b} \frac{1 - e^{-\lambda_2^b (T_2^b - T_1^b)}}{\lambda_2^b}, \\ N_3^{b*} &= N_0^b e^{-\lambda_1 T_1^b - \lambda_2^b (T_2^b - T_1^b)} \frac{1 - e^{-\lambda_3^b (T_3^b - T_2^b)}}{\lambda_3^b}. \end{aligned}$$

*Модель популяции малой голомянки.* Динамика численности популяции малой голомянки описывается системой

$$\frac{dN_1^d}{dt} = \rho^d N_3^d - \lambda_1 N_1^d - \theta_1^d N_1^d,$$

$$\begin{aligned}\frac{dN_2^d}{dt} &= \theta_1^d N_1^d - \lambda_2^d N_2^d - \theta_2^d N_2^d, \\ \frac{dN_3^d}{dt} &= \theta_2^d N_2^d - \lambda_3^d N_3^d - \theta_3^d N_3^d.\end{aligned}\quad (21)$$

Исходные данные для построения модели следующие: коэффициент смертности годовиков  $\lambda_1 = 5.69$ ; предельный возраст годовиков  $T_1^d = 1$ ; коэффициент смертности второй возрастной группы  $\lambda_2^d = 0.68$ ; возраст начала половой зрелости  $T_2^d = 2.5$ ; коэффициент смертности третьей возрастной группы  $\lambda_3^d = 0.68$ ; время жизни особи  $T_3^d = 6.5$ ; коэффициент рождаемости  $\rho^d = 597.6$ ; число особей на  $1 \text{ м}^2$ , родившихся за один год (оценено на основе данных [11])  $N_0^d = 213$ .

Параметры модели: коэффициенты смертности  $\lambda_1 = 5.69$ ,  $\lambda_2^d = 0.68$ ,  $\lambda_3^d = 0.68$ ; коэффициенты оттока численности, рассчитанные по формулам (7), (8),  $\theta_1^d = 0.0192$ ,  $\theta_2^d = 0.3834$ ,  $\theta_3^d = 0.0479$ ; коэффициент рождаемости, обеспечивающий равновесное состояние модели,  $\rho^d = 597.33$ ; начальные значения численностей в точке равновесия  $N_1^{d*} = 37.3075$ ,  $N_2^{d*} = 0.6768$ ,  $N_3^{d*} = 0.3565$ , рассчитанные по формулам

$$\begin{aligned}N_1^{d*} &= N_0^d \frac{1 - e^{-\lambda_1 T_1^d}}{\lambda_1}, \quad N_2^{d*} = N_0^d e^{-\lambda_1 T_1^d} \frac{1 - e^{-\lambda_2^d (T_2^d - T_1^d)}}{\lambda_2^d}, \\ N_3^{d*} &= N_0^d e^{-\lambda_1 T_1^d - \lambda_2^d (T_2^d - T_1^d)} \frac{1 - e^{-\lambda_3^d (T_3^d - T_2^d)}}{\lambda_3^d}.\end{aligned}$$

*Модель популяции макрогектопуса.* Динамику численности популяции макрогектопуса описывает система

$$\begin{aligned}\frac{dN_1^m}{dt} &= \rho^m N_2^m - \lambda_1 N_1^m - \theta_1^m N_1^m, \\ \frac{dN_2^m}{dt} &= \theta_1^m N_1^m - \lambda_1 N_2^m - \theta_2^m N_2^m.\end{aligned}\quad (22)$$

Исходные данные для построения модели: коэффициент смертности  $\lambda_1 = 5.69$ ; возраст начала половой зрелости  $T_1^m = 0.657$ ; время жизни особи  $T_2^m = 1.315$ ; коэффициент рождаемости  $\rho^m = 211.9216$ ; число особей на  $1 \text{ м}^2$ , родившихся за один год (оценено на основе данных [11])  $N_0^m = 2340$ .

Параметры модели: коэффициент смертности  $\lambda_1 = 5.69$ ; коэффициенты оттока численности, рассчитанные по формулам (7), (8),  $\theta_1^m = 0.2463$ ,  $\theta_2^m = 0.0782$ ; коэффициент рождаемости, обеспечивающий равновесное состояние модели,  $\rho^m = 244.9327$ ; начальные значения численностей в точке равновесия  $N_1^{m*} = 401.4626$ ,  $N_2^{m*} = 9.5536$ , рассчитанные по формулам

$$N_1^{m*} = N_0^m \frac{1 - e^{-\lambda_1 T_1^m}}{\lambda_1}, \quad N_2^{m*} = N_0^m e^{-\lambda_1 T_1^m} \frac{1 - e^{-\lambda_1 (T_2^m - T_1^m)}}{\lambda_1}.$$

#### 4. Модель динамики численности взаимодействующих популяций макрогектопуса, большой и малой голомянок

Взаимодействие между популяциями реализовано в модели через изменение коэффициентов смертности жертв (годовики голомянок и макрогектопус) и коэффициентов

рождаемости большой и малой голомянок. Для равновесного состояния модели обозначим фиксированные значения этих коэффициентов: коэффициент смертности годовиков голомянок и макрогектопуса  $\lambda_1^* = 5.69$ ; коэффициент репродуктивности большой голомянки  $\rho^{b*} = 497.88$ ; коэффициент репродуктивности малой голомянки  $\rho^{d*} = 597.33$ . Будем считать, что названные коэффициенты являются линейными функциями численностей возрастных групп популяций.

*Коэффициент смертности жертв.* Известно, что на долю малой голомянки приходится 69.8 % продукции макрогектопуса, на долю большой — 22.3 %, а на долю других рыб 7.8 % [11]. Так как ранее мы приняли гипотезу о едином коэффициенте смертности для годовиков голомянок и макрогектопуса, то можем распространить эти данные и на годовиков голомянок. Для модели это означает, что коэффициент смертности  $\lambda_1$  уже не является константой, а находится в линейной зависимости от численности второй и третьей возрастных групп голомянок:

$$\lambda_1 = \lambda_1^* \left( 0.223 \frac{N_2^b + N_3^b}{N_2^{b*} + N_3^{b*}} + 0.078 + 0.698 \frac{N_2^d + N_3^d}{N_2^{d*} + N_3^{d*}} \right),$$

где  $N_2^{b*}$ ,  $N_3^{b*}$ ,  $N_2^{d*}$ ,  $N_3^{d*}$  — численности старших возрастных групп в равновесном состоянии для большой и малой голомянок соответственно.

*Коэффициент рождаемости хищников.* Будем считать, что репродуктивность особи пропорциональна ее рациону, т. е. количеству употребленной пищи. Тогда коэффициенты рождаемости для большой и малой голомянок рассчитываются по следующим формулам:

$$\rho^b = \rho^{b*} \left( 0.37 \frac{N_1^d + N_1^b}{N_1^{d*} + N_1^{b*}} + 0.63 \left( \frac{N_1^m + N_2^m}{N_1^{m*} + N_2^{m*}} \right) \right),$$

$$\rho^d = \rho^{d*} \left( 0.07 \frac{N_1^d + N_1^b}{N_1^{d*} + N_1^{b*}} + 0.93 \left( \frac{N_1^m + N_2^m}{N_1^{m*} + N_2^{m*}} \right) \right).$$

Здесь 0.07 — доля рыбной пищи — годовиков большой и малой голомянок в рационе малой голомянки, 0.93 — доля макрогектопуса в рационе малой голомянки, 0.37 — доля рыбной пищи — годовиков большой и малой голомянок в рационе большой голомянки, 0.63 — доля макрогектопуса в рационе большой голомянки.

Известно, что рацион голомянок составляют макрогектопус и годовики голомянок. В литературе имеются данные о питании голомянок на втором году жизни [19]. В рационе малой голомянки годовики составляют 25 % (по массе), макрогектопус 68 %, в рационе большой голомянки — соответственно 60 % годовиков голомянок и 33.5 % макрогектопуса. Кроме того, известно, что оба вида голомянок вместе потребляют 608 тыс. т макрогектопуса (461 тыс. т потребляется малой голомянкой и 147 тыс. т — большой) и 78 тыс. т рыбной пищи (годовиков) [11]. Очевидно, что использовать приведенные пропорции в данном виде невозможно, поэтому будем рассматривать их отношения. В этом случае доля годовиков, которых потребляет малая голомянка, составит 29 % от общего количества рыбной пищи, доля большой голомянки — 71 %.

Поскольку рачки макрогектопуса и годовики голомянок обладают разной энергетической ценностью, для правильной оценки соотношений этих популяций в рационе голомянок необходимо преобразовать их сырую массу в С-органическую. Для коэффициентов преобразования сырой массы в массу С-органическую приняты следующие значения: 0.05 — для макрогектопуса, 0.08 — для годовиков малой голомянки, 0.08 —

для годовиков большой голомянки. В результате можно получить долю годовиков обоих видов голомянок в рационе малой голомянки:

$$\frac{78 \cdot 0.29 \cdot 0.08}{461 \cdot 0.05 + 78 \cdot 0.08 \cdot 0.29} = 0.07,$$

доля макрогектопуса соответственно составит 0.93.

Аналогичным образом получим пропорции рациона для большой голомянки: доля годовиков обоих видов голомянок составит

$$\frac{78 \cdot 0.71 \cdot 0.08}{147 \cdot 0.05 + 78 \cdot 0.08 \cdot 0.71} = 0.37,$$

доля макрогектопуса — 0.63.

## 5. Поведение модели

Рассмотрим некоторые результаты вычислительных экспериментов на модели, выполненных в том числе в целях ее верификации. Экспериментальные расчеты проводились с целью определения устойчивых состояний системы (I) и изучения поведения системы при ее отклонениях от равновесного состояния (II).

### 1. Точки устойчивого равновесия.

При проведении вычислительных экспериментов на модели были обнаружены три точки устойчивого равновесия, принадлежащие области физически интерпретируемых состояний экосистемы:

1) численности всех трех популяций ненулевые (табл. 7). В это состояние (далее его будем называть основным) модель переходит из любой стартовой точки с положительной численностью всех популяций;

2) численность популяции большой голомянки нулевая (табл. 8). В такое равновесное состояние рассматриваемая экосистема переходит из стартовых точек с нулевой численностью популяции большой голомянки и с положительной численностью малой голомянки и макрогектопуса. В этом состоянии изменение численности макрогектопуса

Т а б л и ц а 7. Численность возрастных групп равновесного состояния трех популяций (кол-во особей/м<sup>2</sup>) при их ненулевой численности

Малая голомянка			Большая голомянка			Макрогектопус	
Годовики	Неполовозрелые	Половозрелые	Годовики	Неполовозрелые	Половозрелые	Неполовозрелые	Половозрелые
37.3075	0.6768	0.3565	10.3298	0.3266	0.1185	401.463	9.5536

Т а б л и ц а 8. Численность возрастных групп малой голомянки и макрогектопуса (кол-во особей/м<sup>2</sup>) при нулевой численности большой голомянки

Состояние экосистемы	Малая голомянка			Макрогектопус	
	Годовики	Неполовозрелые	Половозрелые	Неполовозрелые	Половозрелые
Начальное	37.3076	0.6768	0.3565	401.463	9.5536
Равновесное	49.2268	0.8931	0.4705	400.454	9.52965

относительно основного состояния равно 0.997, численность малой голомянки возрастает в 1.32 раза, что замещает исчезновение из данной экосистемы большой голомянки;

3) численность популяции малой голомянки нулевая (табл. 9). В этом случае изменение численности макрогектопуса относительно основного состояния равно 1.061, численность большой голомянки возрастает в 4.13 раза, что означает заполнение ею ниши, занимаемой ранее малой голомянкой.

В случае, когда стартовая точка содержит нулевые численности популяций малой и большой голомянок, наблюдается экспоненциальный рост численности популяции макрогектопуса. Если же в стартовой точке численность макрогектопуса нулевая при положительной численности большой и малой голомянок, то модель переходит в состояние с нулевой численностью всех популяций.

Представленные результаты исследования поведения модели экосистемы, состоящей из трех видов организмов, при экстремальных возмущениях (поведение системы при полном исчезновении по каким-либо причинам одного из видов) отражают следующие особенности модели.

1. Модельные характеристики динамики жизнедеятельности взрослых особей большой и малой голомянок имеют схожий характер. В данной модели эти две популяции из-за присутствия макрогектопуса являются конкурентами, поэтому исчезновение одного из видов ведет к заполнению освободившейся ниши практически в таком же объеме другим видом, причем в итоге такое заполнение мало влияет на численность макрогектопуса.

Реально голомянки расходятся по пищевым спектрам и по времени появления личинок. Некоторая конкуренция возможна только у взрослых особей из-за макрогектопуса, но и она условна, так как оба вида голомянок потребляют разные его размерные группы: у малой голомянки размерный спектр потребляемых жертв макрогектопуса значительно шире, чем у большой [25, 26].

2. Первичным поставщиком биомассы в данной модели экосистемы выступает только макрогектопус. Его исчезновение означает, что питанием обоих видов голомянок будет только их молодь. Это естественно ведет к исчезновению голомянок.

В экосистеме оз. Байкал имеются и другие виды организмов (донные амфиподы, личинки хирономид, молодь других пелагических видов рыб), составляющие питание голомянок [25, 26]. Малая голомянка даже во взрослом состоянии сохраняет способность питаться эпишурой, причем в отсутствие макрогектопуса она может увеличиваться в численности. Поэтому возможно, что за счет других видов рыб голомянки сохранятся на некотором уровне при отсутствии макрогектопуса.

3. Ограничением роста численности макрогектопуса в модели является только выедание его большой и малой голомянкой. Ограниченность пищевой базы макрогектопуса не учитывается, однако при дальнейшем развитии модели этот показатель пла-

Т а б л и ц а 9. Численность возрастных групп большой голомянки и макрогектопуса (кол-во особей/м<sup>2</sup>) при нулевой численности малой голомянки

Состояние экосистемы	Большая голомянки			Макрогектопус	
	Годовики	Неполовозрелые	Половозрелые	Неполовозрелые	Половозрелые
Начальное	10.3298	0.3266	0.1185	401.463	9.55365
Равновесное	42.6625	1.3489	0.4894	426.085	10.1396



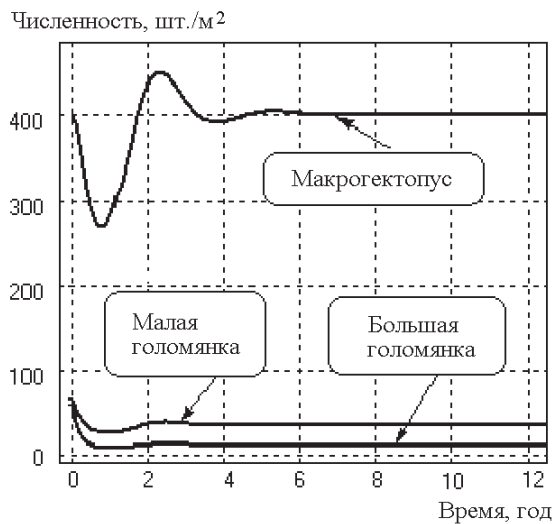


Рис. 3. Динамика численностей популяций

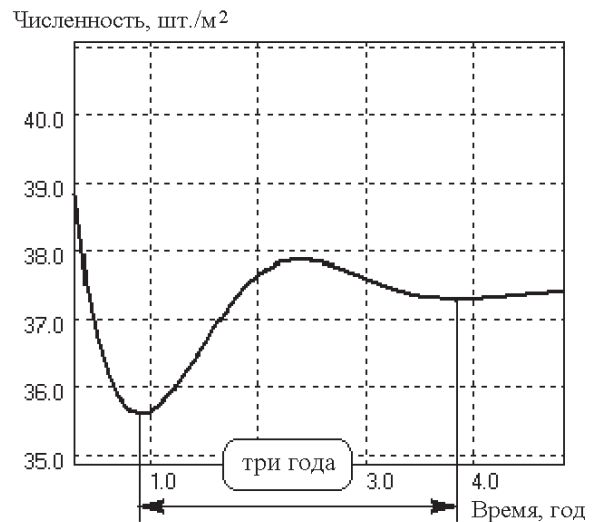


Рис. 4. Колебания численности на примере годовиков малой голомянки

нируется ввести (в том числе через описание динамики численности эпишуры и фитопланктона).

Вблизи основного равновесного состояния экосистемы, как уже было отмечено, поведение модели устойчиво. После возмущений (исключая случаи с нулевой численностью отдельных видов) модель переходит в основное равновесное состояние (рис. 3). Точка устойчивого равновесия соответствует численностям популяций, выбранным в автономных моделях популяций, т. е. вытеснение одного вида другим не отмечено.

#### II. Поведение системы после отклонения от равновесного состояния.

Соотношения численностей популяций макрогектопуса, большой и малой голомянок близки к имеющимся экспериментальным данным. Это есть следствие того, что численности возрастных групп точки устойчивого равновесия основного равновесного состояния экосистемы совпадают с начальными значениями численностей автономных моделей. Расчеты на модели, представленные на рис. 4, позволяют установить, что переход в равновесное состояние осуществляется через несколько колебательных стадий. Период колебаний составляет около трех лет. Известно, что экосистема всей пелагиали колеблется с периодом около трех-четырёх лет [10, 27, 28].

Таким образом, по имеющимся экспериментальным данным и оценкам результаты, полученные по предложенной модели, не находятся в противоречии с современными представлениями о поведении реальной экосистемы.

## Список литературы

- [1] Ащепкова Л.Я., Гурман В.И., Кожова О.М. Энергетическая модель пелагического сообщества оз. Байкал // Модели природных систем. Новосибирск: Наука, 1978. С. 51–56.
- [2] Ащепкова Л.Я., Кожова О.М., Меншуткин В.В. Модель сезонной динамики пелагического сообщества // Там же. С. 57–64.

- [3] МЕНШУТКИН В.В., КОЖОВА О.М., АЩЕПКОВА Л.Я., КРОТОВА В.А. Камерная модель динамики экосистемы оз. Байкал с учетом трехмерной циркуляции вод // Математическое моделирование водных систем. Л. 1981.
- [4] БАТУРИН В.А., ГУРМАН В.И., ДРОЗДОВСКИЙ Э.Е. и др. Модели управления природными ресурсами. М.: Наука, 1981. 264 с.
- [5] SILOV E.A., GURMAN V.J., STOM D.J. ET AL. Mathematical model of lake Baikal ecosystem // Ecological Modeling. 1995. Vol. 82. P. 27–39.
- [6] ЗИЛОВ Е.А. Математическое моделирование экосистемы озера Байкал: Вчера, сегодня, завтра // Изв. Самарского НЦ РАН. 2006. Т. 8, № 3. С. 58–69.
- [7] ИЗМЕСТЬЕВА Л.Р., КОЖОВА О.М. Опыт организации гидробиологического мониторинга и создания ГИС // Методология оценки состояния экосистем. Ростов-на-Дону: ЦВВР, 2000. С. 96–105.
- [8] SILOV E.A. The use of two lumped models for analysis of consequences of external influences on the lake Baikal ecosystem // Ecolog. Model. 1999. Vol. 121. P. 103–113.
- [9] ЗИЛОВ Е.А. Использование эксэргии для оценки здоровья водных экологических систем // Экосистемы и природные ресурсы горных стран. Новосибирск: Наука, 2004. С. 22–40.
- [10] КРУГОВОРОТ органического вещества в озере Байкал / Под ред. К.К. Вотинцева, А.И. Мещеряковой, Г.И. Поповской. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. 189 с.
- [11] АТЛАС и определитель пелагиобиев Байкала (с краткими очерками по их экологии) / О.А. Тимошкин, Г.Ф. Мазепова, Н.Г. Мельник и др. Новосибирск: Наука, 1995. 695 с.
- [12] МОКРЫЙ И.В., ЗОРКАЛЬЦЕВ В.И., КОНЕВА О.В. Исследование связей элиминации и продукции некоторых видов пелагиали оз. Байкал и методы оценки этих характеристик. Иркутск, 1999. 22 с. (Препр. ИСЭМ (СЭИ) СО РАН).
- [13] МОКРЫЙ И.В. Модель трех возрастных групп малой голомянки // Тр. 12-й Байкальской междунар. конф. “Методы оптимизации и их приложения”. Секция 3. Математическая экономика. Иркутск: ИСЭМ СО РАН, 2001. С. 244–250.
- [14] КУЗНЕЦОВА А.В., МОКРЫЙ И.В., ТЕРЕЗА Е.П. Имитационная модель динамики численности популяций макрофитоценоза, большой и малой голомянок // Тр. Всероссийской конф. “Математические и информационные технологии в энергетике, экономике, экологии”. Иркутск: ИСЭМ СО РАН, 2003. Ч. 1. С. 77–87.
- [15] КАЗАЗАЕВА А.В., МОКРЫЙ И.В. Оценка энергетических потоков в трофическом звене “макрофитоценоз, большая и малая голомянки” экосистемы пелагиали озера Байкал // Тр. Всероссийской конф. и секции Математической экономики XIII Байкальской междунар. школы-семинара “Методы оптимизации и их приложения”. Иркутск: ИСЭМ СО РАН, 2005. С. 402–408.
- [16] КАЗАЗАЕВА А.В., МОКРЫЙ И.В. Оценка коэффициентов рождаемости и смертности некоторых видов организмов пелагиали оз. Байкал // Оптимизация, управление, интеллект. 2006. № 12. С. 127–137.
- [17] ЗОРКАЛЬЦЕВ В.И., КАЗАЗАЕВА А.В., МОКРЫЙ И.В. Модель взаимодействия трех пелагических видов организмов озера Байкал // Современные технологии. Системный анализ. Моделирование. 2008. № 1(17). С. 182–193.
- [18] КОНЕВА О.В., МОКРЫЙ И.В. Моделирование экономических процессов дифференциальными уравнениями (проблемы, методология, инструментарий). Иркутск: СЭИ СО РАН, 1997. 120 с.

- [19] СТАРИКОВ Г.В. Голомянки Байкала. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 93 с.
- [20] БИОЛОГИЧЕСКАЯ продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость / Э.Л. Афанасьева, И.В. Бекман, И.В. Волерман и др. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 256 с.
- [21] НИКОЛАЕВА Е.П. Некоторые данные к биологии размножения пелагического байкальского бокоплава *Macrohectopus branickiy* // Изв. Биолого-географ. ин-та при ИГУ. 1967. Т. 20. С. 28–33.
- [22] КОРЯКОВ Е.А. О плодовитости и типе нерестовой популяции у голомянок (Pisces, Comenphoridae) // Докл. АН СССР. 1955. Т. 101, № 5. С. 965–967.
- [23] ДИНАМИЧЕСКАЯ теория биологических популяций / Под ред. Р.А. Полуэктова. М.: Наука, 1974. 456 с.
- [24] АФАНАСЬЕВА Э.Л. Биология байкальской эпишуры. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 143 с.
- [25] ДЗЮБА Е.В., НАУМОВА Е.Ю., МЕЛЬНИК Н.Г. и др. Межгодовая и сезонная динамика спектров питания молоди голомянок озера Байкал // Сб. тр. ИГУ. Иркутск, 2004. С. 65–70.
- [26] ДЗЮБА Е.В. Исследование пищевых стратегий пелагических рыб Байкала. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Борок, Ярослав. обл.: Ин-т биологии внутренних вод, 2004. 24 с.
- [27] ЕВСТАФЬЕВ В.К., БОНДАРЕНКО Н.А. Модель “стоячих волн” многолетней динамики байкальского фитопланктона // Биофизика. 2000. Т. 45, вып. 6. С. 1089–1095.
- [28] ЕВСТАФЬЕВ В.К., БОНДАРЕНКО Н.А. Природа явления “мелозирных лет” в оз. Байкал // Гидробиол. журн. 2002. Т. 38, № 1. С. 3–11.

*Поступила в редакцию 4 апреля 2009 г.,  
с доработки — 12 мая 2010 г.*