

## МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОСИСТЕМ ПРЕСНОВОДНЫХ ОЗЕР (ОБЗОР) 2. МОДЕЛИ ЭКОСИСТЕМ ПРЕСНОВОДНЫХ ОЗЕР

© 2014 г. В. В. Меншуткин\*, Л. А. Руховец\*, Н. Н. Филатов\*\*

*Санкт-Петербургский экономико-математический институт РАН  
191187 Санкт-Петербург, ул. Чайковского, 1  
E-mail: leor@emi.nw.ru*

*\*\*Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН  
185030 Петрозаводск, просп. Александра Невского, 50  
E-mail: nfilatov@nwpi.krc.karelia.ru  
Поступила в редакцию 13.07.2012 г.*

Рассмотрены математические модели экосистем, сформулированные в виде систем дифференциальных уравнений и использующие для реализации современные численные методы, а также модели, для формулировки и реализации которых используются методы нечетких множеств и методы искусственного интеллекта. Кроме того, в обзоре представлены логико-лингвистические и когнитивные модели, дающие в большей степени качественное описание экологических систем.

*Ключевые слова:* экосистемы, озера, модели.

DOI: 10.7868/S0321059614010088

### “ТРАДИЦИОННЫЕ” МОДЕЛИ ОЗЕРНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

#### *Пространственная структура моделей*

Традиционные модели ведут свое начало от модели Волленвейдера [104], в их основе – баланс общего фосфора в озерном водоеме. Усложнение этих моделей пошло по пути увеличения числа биогенных элементов, которые включаются в состав модели. Это, наряду с фосфором, – азот и кремний [14]. Как правило, азот – лимитирующий биоген в морских экологических системах, а фосфор – в пресноводных. Рассмотрение кремния в качестве лимитирующего фактора имеет смысл только тогда, когда диатомовые являются доминантами фитопланктонного сообщества [22, 97].

Другой путь развития моделей озерных экологических систем заключается в учете пространственного фактора. Напомним, что размерность модели Волленвейдера [104] была нулевой, т.е. пространственный фактор никак не учитывался. Развитие моделей озерных экосистем началось с учета вертикальной стратификации водной массы [19, 52, 67, 71]. Один из ключевых моментов создания таких моделей – определение положения слоя температурного скачка и оценка вертикального коэффициента турбулентной диффузии. Последнее необходимо для определения вер-

тикальных потоков биогенов и растворенного в воде кислорода. Кроме того, учет вертикальной структуры озерной экологической системы существенен для описания в модели процесса седиментации и осаждения детрита.

Дальнейшее развитие пространственной структуры моделей водных экосистем заключается в создании двухмерных моделей для мелких, при этом не обязательно небольших, водоемов, в которых вертикальная стратификация практически всегда отсутствует, поэтому ее можно не учитывать [73]. В этом случае обычно используется гидродинамическая модель “мелкой воды”, в рамках которой схема течений и перенос живых и неживых элементов экологической системы определяются ветровыми условиями над поверхностью водоема и условиями трения воды о дно. Наряду с двухмерными моделями для мелководных водоемов получили распространение двухмерные  $(x,z)$ -модели [54, 55], основу которых составляет модель SE-QUAL-W2, использованная в [109] для исследования американского оз. Эри.

Завершение пути развития пространственных моделей водных экологических систем – создание трехмерных моделей. В этих моделях для воспроизведения функционирования водной экосистемы используется наиболее адекватная реаль-

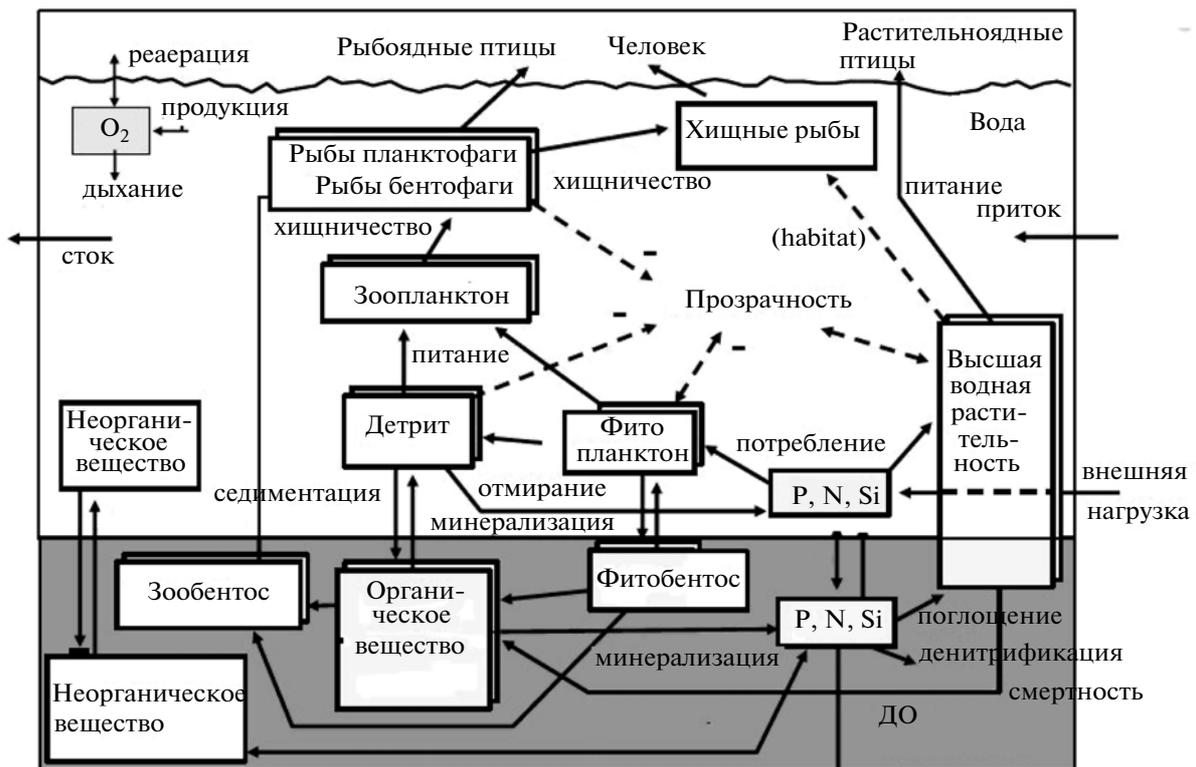


Рис. 1. Гидробиологическая структура традиционной модели озерной экологической системы (по обзору [84] с изменениями).

ности информация об абиотических факторах водной среды (скорости течений, температура, условия перемешивания, прозрачность и т.д.). Большинство современных моделей имеют именно такую структуру [3, 26, 33, 53, 57, 79, 82, 88, 95, 96, 97, 102]. Для всех этих моделей фактически обязательный атрибут – трехмерные модели термогидродинамики озер или, по крайней мере, базы данных результатов моделирования термогидродинамики озер.

В таблице, составленной по материалам обзора [84] авторами данного обзора с изменениями и добавлениями, приведены данные о некоторых типичных моделях экосистем озер.

*Структура гидробиологических моделей*

На рис. 1 представлена структура традиционной модели экосистемы озера, которая заимствована из обзора [84] и дополнена авторами. Здесь уместно отметить, что если и существуют модели со столь полным учетом элементов водной экосистемы, внешних взаимодействий и воздействий на границах водного тела озера, то, как правило, только в одномерной реализации [62, 48]. При этом на рис. 1 не представлены, например, кисло-

родный обмен на границе вода – донные отложения (ДО), поступление биогенов с осадками и водным притоком и т.д.

Обязательный элемент гидробиологической структуры модели озерной экосистемы – блок продуцентов, представленный обычно фитопланктоном. Однако разработаны модели [23, 27], в которых продуцентами являются макрофиты и/или перифитон.

Только в ранних моделях озерных экосистем [26, 104] сообщество фитопланктона описывается одной переменной – суммарной биомассой. В более поздних моделях начинают выделять синезеленые водоросли в виде отдельного блока. Выделение отдельных групп фитопланктона связано с тем, что его флористический состав влияет на качество воды в водоеме.

В дальнейшем число групп фитопланктона в модели увеличивается и доходит в модели SALMO [90] до десяти. Подробно взаимоотношения между группами фитопланктона и влияние на них окружающей среды представлены в модели К.С. Рейнольдса [93, 94]. Смысл выделения различных групп фитопланктона заключается в том, что каждая из этих групп обладает специфи-

Свойства моделей озерных экологических систем. Типы модели: STA – статическая, CDN – сложная динамическая, MDN – динамическая, минимальной сложности, IBM – объектно-ориентированная, S/PM – с учетом возрастной или размерной структуры, TMB – адаптивная. Математический аппарат: RGR – регрессионные уравнения, PDE – системы дифференциальных уравнений в частных производных, OD – системы обыкновенных дифференциальных уравнений, DIF – системы конечноразностных уравнений (знак + означает наличие, прочерк – отсутствие данных)

Характеристики модели	Vollenweider	CE-QUAL-W2	DELFT3D-ECO	DYRESM-MY12	CAEDYM-ELCOM	PCLake	Озеро Шира	Ладожское озеро	PHN-TRIM3D-PCLAKE	PROTECH	SALMO	CHARISMA	PISCATOR	Адаптация-ОННАЯ МОДЕЛЬ
Литературный источник	104	54	79	64	67	71	30	97	58	93	90	102	101	57
Тип модели	STA	CDN	CDN	CDN	CDN	CDN	CDN	CDN	CDN	MDN	IBM	S/PM	TBM	TBM
Размерность	0-D	2-DV	3-D	1-DV	3-D	1-DV 1-DH	1-DV	3-D	3-D	1-DV	0-D	0-D	0-D	0-D
Наличие вертикальной стратификации	-	+	+	+	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-
Учет процесса седиментации	-	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-	-	+	-
Выделение литоральной зоны	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Число групп фитопланктона	0	3	3-6	7	7	3	3	9	3	10	2-10	0	0	1
Число групп зоопланктона	0	3	1-3	5	5	1	1	2	1	1	1	0	0	1
Число групп бентоса	0	0	1	6	6	3	1	1	1	0	0	0	1	0
Число групп макрофитов	0	0	3	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0
Число групп рыб	0	0	0	0	3	1	0	7	3	0	0	0	3	0
Течения и турбулентная диффузия	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-
Тепловой баланс и теплопередача	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-	-	+	+
Баланс кислорода	-	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Баланс углекислого газа	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Баланс органического вещества	-	+	+	+	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-
Учет деятельности микроорганизмов	-	+	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-
Внешняя фосфорная нагрузка	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Внешняя азотная нагрузка	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Баланс общего фосфора	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Баланс всех форм азота	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Баланс кремния	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Рыболовство	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-
Математический аппарат	RGR	PDE	PDE	PDE	PDE	PDE	PDE	PDE	PDE	O/OD	PDE	DIF	DIF	O/OD
Учет и проверка выполнения законов сохранения	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
Применения критерия оптимальности	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Анализ чувствительности	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Калибрация по натурным данным	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Имитация процесса эвтрофикации	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Исследование влияния изменения климата	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Имитация различных режимов рыболовства	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

ческими размерными и эколого-физиологическими характеристиками, например чувствительностью к световым и температурным условиям, концентрациям растворенных и взвешенных в воде веществ и т.п. Заметим, что формы функциональной зависимости между продукцией группы фитопланктона, интенсивностью светового потока, температурой и концентрацией биогенов весьма разнообразны и число этих зависимостей достигает 30 [74]. Наиболее распространенная форма зависимости выражается формулой Михаэлиса–Ментен [45, 105]. Для макрофитов подобные зависимости сходны с формулами, применяемыми при расчете продукции наземных фитоценозов и отдельных растений. Заметим, что по структуре формула для расчета продукции макрофитов аналогична формуле Кобба–Дугласа [12], которая применяется в экономике при определении промышленной продукции в зависимости от производственных фондов (аналог биомассы) и рабочей силы (аналог световой энергии).

Блок консументов в моделях озерных экологических систем обычно представлен зоопланктоном, бентосом и рыбами. Часто рыбы в качестве отдельного элемента не учитываются ввиду сравнительной малости отношения потоков энергии через сообщество рыб к первичной продукции озера [18, 74]. Обычно это отношение составляет десятые или сотые доли процента [74], т.е. величины продукции рыб находятся в пределах ошибки определения первичной продукции. Поскольку модели экосистем строятся, в основном, по балансовому принципу, то неопределенность (погрешность) в описании последнего трофического звена может стать недопустимо большой.

Зоопланктон в моделях озерных экологических систем или представляется в виде целостного элемента (суммарной биомассы), или делится на хищный и нехищный (фильтрующий) зоопланктон. Выделение отдельных популяций, да еще с разделением на размерные или возрастные группы, применяется в моделях озерных экосистем крайне редко [11]. Это относится и к учету в модели вертикальных миграций зоопланктона.

В составе бентоса часто выделяются не только трофические группы (хищный и нехищный бентос), но и размерные группы (макро-, мейо- и микробентос) [15]. В особую группу иногда выделяются крупные моллюски, поскольку по своим эколого-физиологическим характеристикам они существенно отличаются от других бентосных организмов. Естественно также выделять в бентосе группы — фитобентос и погруженную в воду высшую водную растительность (например, хары).

Бентос представлен в модели [95] шестью группами, в модели [71] — тремя. В работе [4] исследуется роль бентоса Ладожского оз., представленного общей биомассой, в обмене фосфором на границе вода—дно.

Как уже было отмечено выше, рыбы далеко не всегда включаются в состав модели водной экологической системы в качестве отдельного элемента. Однако в случаях, когда цели построения модели включают в себя решение задач, связанных с оптимизацией промысла или с сохранением ихтиофауны водоема, такое включение представляется вполне оправданным. Наиболее распространенный прием в этом случае заключается в выделении групп рыб по трофическому признаку: рыбы бентофаги, рыбы планктофаги и хищные рыбы. Типичный пример такой модели описан в монографии Л. Хакансона и В. Бульона [62]. Такой прием очень хорош с точки зрения продукционной гидробиологии, но он малопригоден для решения конкретных вопросов организации рыбного хозяйства на данном водоеме. Дело в том, что промысловая статистика и управление рыбным хозяйством основаны на видовых характеристиках и размерах рыб, а не на способе их питания. Выход может быть найден в создании отдельной модели сообщества рыб, как это сделано для Ладожского и Онежского озер [96], или в переходе к моделям специального типа, о чем будет сказано ниже.

Включение в модель экосистемы озера водных млекопитающих (нерпа) или земноводных (саламандра) может быть оправдано только в единичных специфических случаях (например, для озер Байкал [7] и Марион [107]).

Бактериопланктон и бактериобентос — обязательные элементы любой озерной экологической системы, поскольку они выполняют роль редуцентов (организмов-деструкторов). Однако в виде отдельного элемента модели озерной экосистемы бактериопланктон и бактериобентос фигурируют далеко не всегда, их роль имитируется в моделях уравнениями типа уравнений химических реакций, соответствующих процессам дыхания и минерализации [3, 20, 26]. Так поступают потому, что определение (измерение) биомассы и, особенно, видового состава бактерий в естественных условиях водоема — трудная методическая задача и это связано с большой неопределенностью. Интегральные же характеристики (дыхание, продукция) определяются радиоизотопными методами достаточно надежно [6].

Необходимо упомянуть еще о таких элементах озерной экологической системы, как простейшие

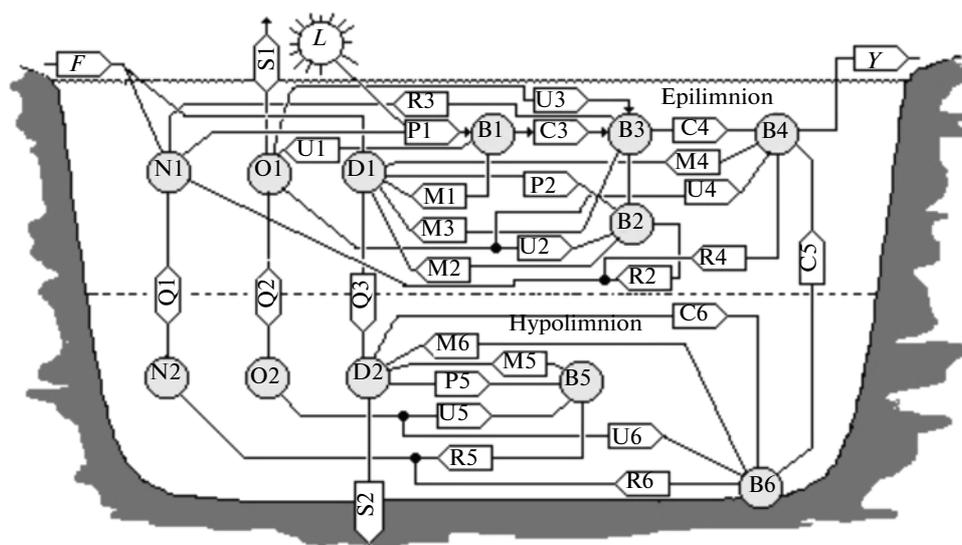


Рис. 2. Блок-схема двухслойной модели озерной экосистемы [19, 21].

L – солнечная радиация, F – поступление фосфора, B1 – биомасса фитопланктона, B2 – биомасса бактериопланктона в эпилимнионе, B3 – биомасса зоопланктона, B4 – биомасса рыб, B5 – биомасса бактериопланктона в гиполимнионе, B6 – биомасса бентоса, N1 – концентрация неорганического фосфора в эпилимнионе, N2 – концентрация неорганического фосфора в гиполимнионе, D1 – концентрация детрита в эпилимнионе, D2 – концентрация детрита в гиполимнионе, O1 – концентрация кислорода в эпилимнионе, O2 – концентрация кислорода в гиполимнионе, Q1 – перенос неорганического фосфора между эпилимнионом и гиполимнионом, Q2 – перенос растворенного в воде кислорода между эпилимнионом и гиполимнионом, Q3 – опускание детрита, S1 – обмен кислородом на границе вода–атмосфера, S2 – седиментация, M1, M2, M3, M4, M5 и M6 – отмирание, U1 – выделение кислорода в процессе фотосинтеза, U2 и U5 – потребление кислорода бактериопланктоном, U3 – потребление кислорода зоопланктоном, U6 – потребление кислорода бентосом, P1 – первичная продукция, P2 – продукция бактериопланктона в эпилимнионе, P5 – продукция бактериопланктона в гиполимнионе, R2 и R5 – регенерация фосфора бактериопланктоном, R3 – регенерация фосфора зоопланктоном, R4 – регенерация фосфора рыбами, R6 – регенерация фосфора бентосом, C3 – питание зоопланктона, C4, C5 – питание рыб зоопланктоном и бентосом, C6 – питание бентоса, Y – вылов рыбы.

и грибы. Их наличие и значимость учета их биомассы в озерных экосистемах никем не оспаривается [29], однако методика определения эколого-физиологических характеристик, необходимых для включения их в модель экологической системы, еще слабо разработана.

В качестве примера на рис. 2 приведена блок-схема двухслойной модели озерной экосистемы без учета распределения элементов в горизонтальной плоскости [20]. В модели учитывается баланс фосфора и кислорода.

Здесь уместно сделать замечание о балансе биогенов. Это еще одно напоминание о необходимости выполнения в рамках моделей экосистем законов сохранения вещества (если нет в модели источников и стоков) или изменения вещества (если источники и стоки есть), так как это наиболее достоверная основа для описания экосистем. К сожалению, нередко встречаются публикации, в которых это не учитывается, что ставит под сомнение результаты таких исследований.

*Описание, исследование и практическое применение моделей: точечных, одномерных и двухмерных*

Приведем далее кратко информацию о некоторых типичных моделях экосистем озер.

Модель Р.А. Волленвейдера [104] представляет собой точечную модель круговорота фосфора в озерном водоеме, предназначенную для выяснения связи фосфорной нагрузки с концентрацией общего фосфора в воде озера в зависимости от коэффициента условного водообмена этого водоема. Модель была существенно усовершенствована А.А. Умновым [37].

Модель SALMO [90] – точечная специализированная модель озерной экосистемы с десятью группами фитопланктона, предназначенная для имитации различных типов азотного баланса в пресноводной экосистеме. Версия этой модели SALMO-HR представляет собой 1-D экологическую модель, соединенную с моделью из [44], воспроизводящую сезонный ход температуры, стратификацию и турбулентность.

DYRESM-MYL2 [95] — одномерная модель озерной экосистемы с учетом градиентов характеристик водного тела озера по глубине. В рамках этой модели гидротермодинамическая информация получается с помощью уже упоминавшейся модели DYRESM. В модели, функционирующей с временным шагом 1 сут, учитывается радиационный баланс на поверхности водоема, вертикальный профиль освещенности, температуры и концентрации кислорода. DYRESM-MYL2 ориентирована на описание процессов, происходящих в небольших озерах Норвегии и Финляндии.

Одномерная модель PCLake [71] предназначена для описания процессов эвтрофикации в нестратифицированных мелких озерах с присутствием макрофитов. В модели учитывается динамика биомасс диатомовых, зеленых и синезеленых водорослей, а также зоопланктона и зообентоса. PCLake использовалась для определения критических фосфорных нагрузок. В модифицированном виде PCLake применялась Институтом биофизики СО РАН для описания процессов в соленом курортном оз. Шира (Хакасия) [30].

Изучению динамики макрофитов в небольшом озере посвящена модель CHARISMA [103], в которой может фигурировать до пяти видов высшей водной растительности.

Модель PROTECH [93, 94], тоже одномерная, предназначена специально для изучения динамики фитопланктонного сообщества. PROTECH рассчитана на одновременное существование десяти различных групп фитопланктона. Всего в базе знаний модели имеются данные по 100 группам фитопланктона.

Модель CE-QUAL-W2 [55] представляет собой двухмерную ( $x, z$ ) модель озера. В биотической части модели фигурирует фитопланктон, перифитон, макрофиты, зоопланктон и бентос. В этой модели учитывается баланс фосфора и азота, изменение концентраций взвешенных органических и неорганических веществ. CE-QUAL-W2 использовалась для оценки кормовой базы рыб в озерах и водохранилищах.

Роль сообществ рыб в озерной экологической системе изучалась при помощи модели PISCATOR [101], в которой может учитываться до восьми видовых популяций рыб. Сообщество рыб включено в состав многих моделей водных экосистем разной размерности [13, 19, 20, 38, 67, 78, 106, 108].

#### *Описание, исследование и применение трехмерных моделей*

Для больших стратифицированных озер, тем более для великих (оз. Байкал; американские Великие озера — Верхнее, Гурон, Мичиган, Эри и Онтарио; Великие озера Европы — Ладога и Онего и др.), как правило, создаются и используются трехмерные модели экосистем [3, 10, 23, 26, 68, 74, 79, 82, 95, 96, 97, 100].

Для одного из самых изученных озер мира — Ладожского создан целый комплекс моделей его экосистемы (DEMLL — Dynamic ecosystem models of Lake Ladoga), первой из которых была модель, описанная в [23]. Биотическая часть этой первой модели стала основой для всех последующих [3, 82, 96, 97]. В этих моделях использовалась трехмерная гидродинамическая модель Ладожского оз. CHDM. Описание экосистемы озера в этих моделях включало в себя описание фитопланктона, представленного девятью комплексами; зоопланктона, разделенного на хищный и мирный (фильтрующий); детрита; растворенного в воде органического вещества; растворенных в воде кислорода и минерального фосфора (единственный биоген, используемый в этих моделях). Кроме того, в одну из моделей включена подмодель зообентоса [4]. При помощи этих моделей воспроизведен процесс антропогенного эвтрофирования Ладожского оз. [3] в период 1962–2000 гг. и получено подробное количественное описание этого процесса. В ходе вычислительных экспериментов оценена роль внутренней фосфорной нагрузки — потока фосфора из ДО [4] и возможных изменений в экосистеме озера под влиянием глобального потепления [32, 96]. Для Ладожского и Онежского озер в вычислительных экспериментах были определены допустимые пределы нагрузок по сбросу в эти водоемы фосфора и азота. В работах [33, 34] дано объяснение парадоксального, на первый взгляд, явления в Ладожском оз.: сохранение в 1996–2005 гг. высоких значений первичной продукции при существенном снижении фосфорной нагрузки.

Для Онежского оз., второго по величине в Европе, на базе моделей [23, 41] создана трехмерная модель динамики экосистемы (МДЭОО), или DEMLO (Dynamic Ecosystem Model of Lake Onego). В этой модели используются два биогена — азот и фосфор; представлены фито- и зоопланктон, а также детрит и растворенный в воде кислород. С помощью трехмерной модели СНТДМ для Онежского оз. была получена гидродинамическая информация, проведены также расчеты распространения загрязняющих веществ [35]. Заме-

тим, что для Ладожского и Онежского озер, как и для Великих американских озер [60], при создании моделей большую роль играли длинные ряды непрерывных наблюдений за состоянием экосистем озер.

В работах [32, 97] получены оценки изменений в экосистемах Ладожского и Онежского озер под влиянием возможных изменений климата на их водосборе вследствие глобального потепления. Результаты вычислительных экспериментов показали, что, по крайней мере, до середины XX в. изменения будут незначительными и по-прежнему основным фактором, определяющим изменения в экосистемах, будет антропогенная нагрузка. Следует также отметить, что влияние возможных изменений климата будет несколько более заметным для Онежского оз.

Модель DELFT 3D-ECO [79], разработанная в Дельфтской лаборатории (Нидерланды), имеет трехмерную пространственную структуру и развитую гидродинамическую часть. С помощью этой модели можно имитировать нестационарные потоки, вызванные приливно-отливными явлениями при соединении моделируемого водоема с морем. Модель имеет разнообразную систему имитации процессов, происходящих на границе между водой и ДО. Гидрохимическая и гидробиологическая части модели основаны на обобщенных уравнениях химических и биологических процессов. Особое внимание уделено моделированию кислородного режима водоемов. В состав модели входит отдельный блок BLOOM, предназначенный для воспроизведения динамики фитопланктонного сообщества, насчитывающего в разных реализациях от трех до шести групп. При воспроизведении динамики фитопланктонного сообщества в этой модели, как и в некоторых других [36, 63], используется принцип оптимальности. При этом в модели присутствуют три биогена: фосфор, азот и кремний [79].

Модельный комплекс эвтрофного субтропического водоема IPH-PCLake [58] имеет трехмерную пространственную структуру и включает в себя гидротермодинамический блок, позволяющий учитывать стратификацию и концентрацию растворенного в воде кислорода. Биотическая часть включает в себя три группы фитопланктона и три трофические группы рыб. Зоопланктон и бентос в этой модели не имеют разделения на размерные и трофические группы. Предусмотрено включение в модель водоплавающих птиц как хищников. Одновременно учитываются балансовые соотношения для фосфора, азота и кремния.

Значительное распространение получила трехмерная версия комплекса CAEDYM – ELKOM [67], который включает в себя модели качества воды, модели биологических и геохимических трансформаций в экосистеме. В состав комплекса включена 3D-модель гидротермодинамики ELCOM. В этой версии комплекса [67] в биотической части используются углерод, азот, фосфор и кремний; фитопланктон, зоопланктон, бентос, рыбы и макрофиты представлены различным числом групп. Кроме того, в модели воспроизводятся восстановительно-окислительные процессы, кислородный режим, процессы седиментации и распространения металлов. Вероятно, это наиболее полное воспроизведение функционирования водной экосистемы.

Модель PROTECH (Phytoplankton RespOnces To Environment Changes) создана для воспроизведения динамики групп фитопланктонного сообщества под влиянием меняющихся условий в озерах: изменениях освещенности, концентрации биогенов и температуры [94]. В модели рассматривается до десяти групп фитопланктона (из 100 имеющихся в библиотеке).

Оригинальной и перспективной представляется адаптационная модель [57], разработанная в Университете Амстердама (Голландия), в которой, в отличие от других моделей, параметры популяций могут изменяться при изменении внешних условий. Аналогичный подход применен в моделях популяционной динамики (имеющих, однако, более абстрактный характер), но также с учетом адаптивного поведения особей [1, 2].

Модель GLOBIO3 разработана для оценки изменений в области биоразнообразия, обусловленных деятельностью человека в прошлом, настоящем и будущем на региональном и глобальном уровнях [40]. Модель построена на простой причинно-следственной связи между изменениями природной среды и воздействием этих изменений на биоразнообразие. В принципе этот подход не имеет прямого отношения к водным экосистемам, однако динамика изменений рассматривается на примере озер, и в качестве фактора, определяющего динамику изменений биоразнообразия, выбрана обеспеченность биогенами. Динамика биологического разнообразия была одной из целей построения модели экосистемы оз. Кратерного (США) [56]. Проблемам биоразнообразия посвящены также работы [5, 72].

В настоящем обзоре не рассматриваются модели экосистем, в которых для крупных, глубоких стратифицированных озер не использовались не-

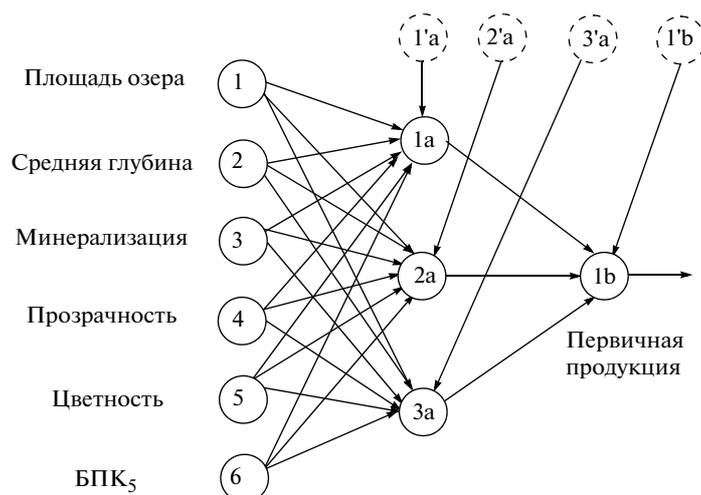


Рис. 3. Схема искусственной нейронной сети для определения первичной продукции озер Карелии по шести исходным характеристикам. Штриховыми линиями отмечены “фиктивные нейроны”, предназначенные для подбора пороговых характеристик нейронов второго и третьего слоя.

посредственно соответствующие модели термодинамики [16].

До сих пор в обзоре рассматривались только так называемые детерминистские модели. Стохастическое моделирование [56] чаще применяется при создании моделей популяций и сообществ, чем для моделей экосистем.

### “НЕТРАДИЦИОННЫЕ” МОДЕЛИ ЭКОСИСТЕМ И НОВАТОРСКИЕ ПОДХОДЫ К МОДЕЛИРОВАНИЮ

#### *Экспертные системы и искусственные нейронные сети*

Использование экспертных систем (ЭС) и метода искусственных нейронных сетей для определения характеристик озерных экологических систем связано с принятием предположения о недоступности внутренней структуры этих систем. Подобный подход носит название метода “черного ящика” [31] и находит широкое применение при решении практических задач.

Применение ЭС оказалось эффективным не для изучения уникальных озерных экосистем (например, озер Байкал, Ладога или Великих Американских), а для исследований экосистем многочисленных озер (например, озер Карелии [24, 25]) с целью оценки состояния неизученных или малоизученных озер по имеющемуся ансамблю достаточно хорошо исследованных водных объектов. При всем многообразии конструкций ЭС их функционирование обычно сводится к многократному применению байесовской процедуры оценки апостериорной функции распределения

по априорной функции распределения с учетом конкретных свойств исследуемого озера. Так, на первом этапе применения ЭС из 100 исследованных озер Карелии трофический статус экосистем по измеренным величинам первичной продукции был установлен только для 20 озер [24]. Для остальных озер эта характеристика была получена при помощи ЭС, построенной на основе базы данных по более чем 200 озерам [25, 26]. Похожий подход применялся в работах [49, 98].

Применение метода искусственных нейронных сетей для озер также основывается на представлении исследуемой системы в виде “черного ящика”. Такая процедура применялась для определения характеристик оз. Ширы (Хакасия) [17].

Еще один пример применения нейронных сетей — построение краткосрочных прогнозов развития некоторых групп фитопланктона в различных озерах [92]. Исследованию возможностей решения задач прогнозирования экологических явлений с помощью нейронных сетей посвящена работа [85].

На рис. 3 приведена схема искусственной нейронной сети для определения первичной продукции озер Карелии всего лишь по нескольким информативным параметрам: площади озера, средней глубине, минерализации, прозрачности по диску Секки, цветности воды по шкале Фореля–Уле и биологическому потреблению кислорода (БПК). Результаты работы этой сети представлены на рис. 4.

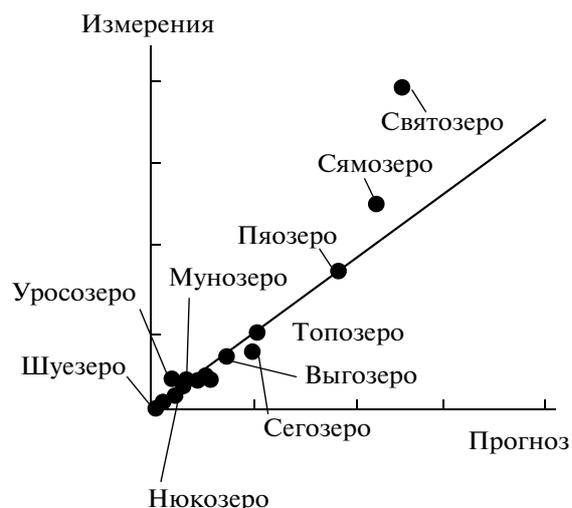


Рис. 4. Сравнение результатов прогноза величины первичной продукции, полученных с применением искусственной нейронной сети, с натурными измерениями. Величины первичной продукции нормированы в интервал от 0 до 1.

#### Объектно-ориентированные модели

Идея объектно-ориентированного подхода к построению моделей озерных экологических систем заключается в том, что система предполагается состоящей из некоторого множества объектов, которые наделены определенными свойствами и могут взаимодействовать друг с другом. Такими объектами могут быть объемы воды с характерным химическим составом и “населением” (так называемые “водные массы” или энвироны Паттена), но более распространено выделение в качестве объектов отдельных особей или популяций гидробионтов. Примеры моделей водных экосистем, использующих объектно-ориентированный подход, приведены в работах [50, 86]. Достоинство рассматриваемого подхода заключается в возможности применения современных языков программирования (например, языка C++) и в естественности их применения при моделировании миграций и инвазий животных и растений, а также процессов адаптации и микроэволюции.

Объектно-ориентированный подход перспективен и при моделировании пространственной структуры озерных экологических систем [59]. В этом случае целесообразно применение математического аппарата клеточных автоматов [69].

#### Логико-лингвистические модели

Логико-лингвистические модели и рассматриваемые ниже когнитивные модели создаются и используются, прежде всего, в тех случаях, когда

уровень знаний о моделируемых процессах или явлениях не позволяет применять формальный аппарат или когда отношения между объектами в модели не имеют количественной оценки и регулируются только причинно-следственными связями.

Принцип построения логико-лингвистических моделей заключается в том, что численные переменные интерпретируются в виде слов (так называемые “лингвистические переменные”), а арифметические операции заменяются операциями логического вывода.

Основная причина использования логико-лингвистических моделей при построении моделей экологических систем озер заключается в том, что очень многие связи в исследуемой системе описываются на качественном уровне, особенно в рамках тех научных дисциплин, которые представляют собой синтез многих наук. Именно такая дисциплина, в определенной степени, — лимнология. Так, например, прямая связь между воздействием ветра на поверхность озера или потока тепла через поверхность озера и элементами экосистемы может быть охарактеризована только на качественном уровне [42]. Сходная картина отмечается и при попытках ввести в модель такие информационные величины, как коэффициент биотического разнообразия Шеннона [39].

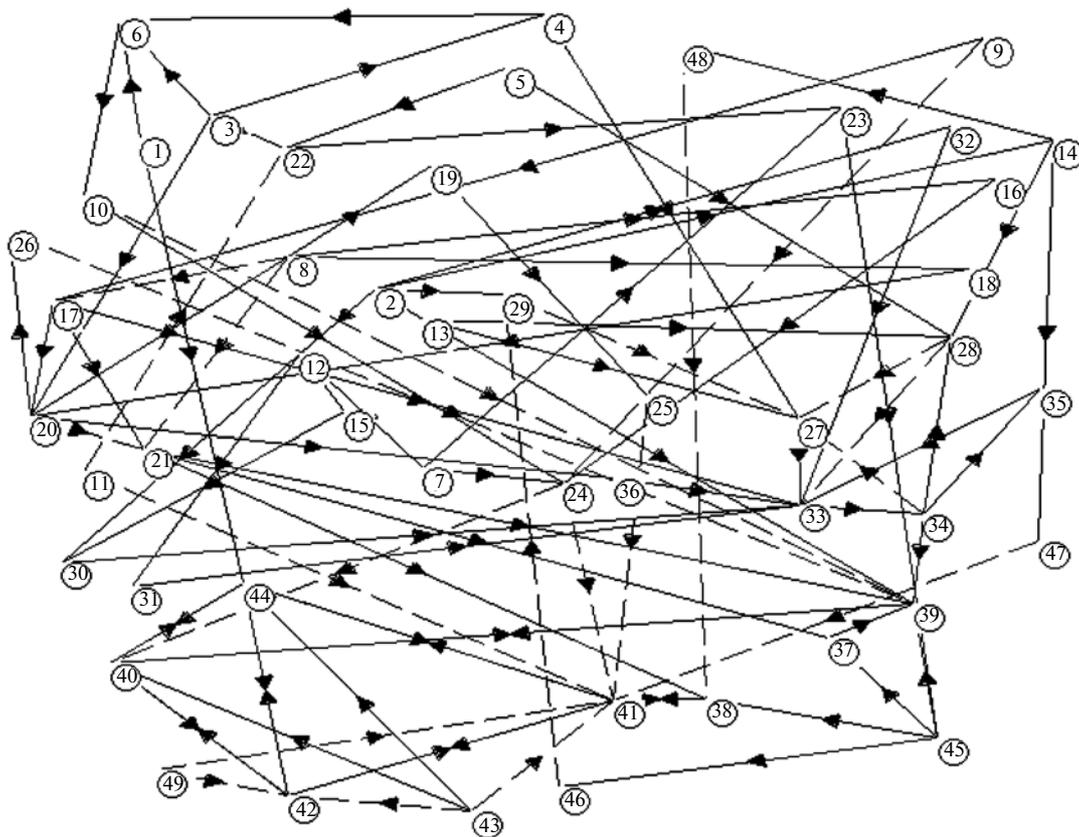
В [21] представлена логико-лингвистическая модель озерного ихтиоценоза.

#### Когнитивные модели

Цель создания когнитивных моделей озерных экологических систем заключается в попытке использования свойств человеческого мышления в моделях в конкретной предметной области. Иными словами, речь идет о применении методов искусственного интеллекта при построении моделей озерных экологических систем [81]. Здесь можно выделить, по меньшей мере, два подхода. Первый связан с применением так называемых “когнитивных карт” [28, 49]. Такой подход берет свое начало в психологических исследованиях, в настоящее время он широко применяется в различных областях знания, например в экономике. Второй подход связан с теорией нечетких множеств Л. Заде [8] и отражает размытость человеческих представлений о некоторых явлениях реальности.

Пример когнитивной карты озерной экологической системы приведен на рис. 5.

Принципиальное отличие ориентированного графа, изображенного на рис. 1, от графа на рис. 5 состоит в том, что в первом случае дугам соответ-



**Рис. 5.** Когнитивная карта озер Карелии. Сплошные линии – положительные связи, штриховые – отрицательные связи. Наименование концептов: 1 – площадь поверхности озера, 2 – площадь водосбора озера, 3 – средняя глубина озера, 4 – максимальная глубина озера, 5 – степень изрезанности береговой линии, 6 – объем водной массы озера, 7 – природная зона расположения озера, 8 – географическая широта расположения озера, 9 – высота среднего уровня озера над уровнем моря, 10 – коэффициент условного водообмена, 11 – годовые колебания уровня озера, 12 – вынос общего фосфора с водосбора в озеро, 13 – вынос органического углерода с водосбора в озеро, 14 – вынос загрязняющих веществ с водосбора в озеро, 15 – степень урбанизированности водосбора, 16 – интенсивность испарения с поверхности озера, 17 – радиационный баланс на поверхности озера, 18 – турбулентный поток тепла между поверхностью озера и атмосферой, 19 – продолжительность ледостава, 20 – термическая стратификация озера, 21 – количество градусодней в эпилимнионе озера, 22 – степень развития литорали, 23 – степень развития высшей водной растительности, 24 – общая минерализация воды озера, 25 – наличие зимнего дефицита растворенного в воде кислорода, 26 – наличие гипolimниального дефицита кислорода, 27 – прозрачность воды по диску Секки, 28 – цветность воды озера, концентрации в воде озера: 29 – неорганических взвешенных, 30 – общего фосфора, 31 – общего азота, 32 – кремния, 33 – первичная продукция фитопланктона, 34 – биомасса фитопланктона, 35 – глубина фотического слоя, 36 – интенсивность вертикального турбулентного перемешивания, биомасса: 37 – бактериопланктона, 38 – бентоса, 39 – зоопланктона, 40 – рыб-планктофагов, 41 – рыб-бентофагов, 42 – хищных рыб, 43 – интенсивность промысла рыб, 44 – вылов рыб, 45 – концентрация детрита в воде озера, 46 – интенсивность осадконакопления, 47 – концентрация загрязняющих веществ в воде озера, 48 – концентрация загрязняющих веществ в ДО, 49 – загрязнение воды токсическими веществами, действующими на рыб.

ствуют потоки вещества (например, потребление или отмирание биомассы гидробионтов, потребление кислорода, осаждение детрита и т.п.), а во втором – отображено только влияние одной переменной (концепта – в терминологии когнитивных карт) на другую. Примером такой связи может служить повышение смертности рыб при наличии в воде озера токсичных загрязняющих веществ.

На основе когнитивной карты экосистемы озера можно установить знак и степень влияния одной переменной модели на любую другую или на всю систему в целом. При наличии в системе большого числа циклов обратной связи и при существенном числе переменных эта задача перестает быть тривиальной. Одним из методов исследования когнитивных карт может служить алгоритм транзитивного замыкания графа.

Подход к построению моделей озерных экологических систем, связанный с применением теории размытых множеств [9, 46, 70], основан на представлении о том, что каждая переменная, характеризующая состояние системы, представляется не в виде числа, как в “традиционном” подходе, а в виде функции принадлежности (membership function). Гидрологи и гидробиологи, имеющие дело с непосредственными измерениями и взятием проб в водоемах, отлично знают о большом разбросе и неопределенности исходных данных. При “традиционном” подходе обычно используют операцию осреднения, а дисперсия интерпретируется как неизбежная ошибка измерений. При использовании аппарата нечетких вычислений и выводов информация о степени размытости каждой переменной сохраняется и преобразуется в процессе всего функционирования модели. В некотором смысле рассматриваемый подход сходен с логико-лингвистическим моделированием, в котором неопределенность описывается качественными характеристиками типа “очень много”, “средне”, “незначительно ниже среднего” и т.п.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ представленного в обзоре материала показывает, что модели экосистем “традиционного” типа служат, и еще долгое время будут служить, основным инструментом в деле обобщения, прогнозирования и управления озерными экосистемами. Эти модели непрерывно совершенствуются как в направлении повышения точности и эффективности методов численного решения систем дифференциальных уравнений, представляющих саму модель, так и в направлении содержательного приближения модели к оригиналу, особенно в гидробиологической части модели. Этот процесс совершенствования неразрывно связан с ростом уровня знаний о функционировании водных экосистем и составляющих их популяций и сообществ.

Очевидно, что “новаторские” подходы могут успешно применяться для заполнения “дыр” (по образному выражению С.Е. Йоргенсена [74]) в знаниях о структуре и функционировании озерных экосистем. Следует обратить внимание и на некоторые специальные случаи применения моделей, например для прогнозирования распространения в озерной экосистеме загрязняющих веществ [35], в том числе и радиоактивных нуклидов [61].

Показано, что решение актуальной проблемы воздействия глобальных изменений климата на озерные экосистемы также невозможно без ис-

пользования моделирования [83]. Так, в работах [32, 97] получены оценки возможных изменений в экосистемах Ладожского и Онежского озер под воздействием климатических изменений.

Исключительное значение имеет применение моделей озерных экологических систем при разработке стратегии управления экосистемами с целью сохранения качества воды и получения максимальной экономической выгоды от использования природных ресурсов водоема [64, 65, 77, 89, 91]. Представляется перспективной попытка объединения экономического, экологического и гидрологического подходов к изучению и управлению озерными экосистемами [51, 66, 80, 97].

В обзоре лишь кратко упомянуты проблемы восстановления экосистем озер, подвергшихся изменениям. В частности, в работе [87], в которой анализируется процесс трансформации состава фитопланктонного сообщества оз. Мичиган при снижении фосфорной нагрузки в 1976–1995 гг., показано, что при снижении антропогенной нагрузки водоем возвращается в исходное естественное состояние. Однако это справедливо лишь отчасти. Снижение нагрузки действительно сопровождается улучшением состояния водоема, но только до некоторой степени. Как показано в [33] на примере Ладожского оз., при снижении фосфорной нагрузки до уровня, имевшего место при олиготрофном состоянии озера, озеро не возвращается в исходное олиготрофное состояние. Этот результат можно рассматривать как предупреждение об опасности превышения допустимых пределов биогенной нагрузки и, разумеется, антропогенной нагрузки в целом. Эта проблема особенно значима для больших стратифицированных озер.

В обзоре не рассмотрены поднятые в работе [43] вопросы автоматизации построения моделей водных экосистем на основе объединения двух подходов к моделированию: использования баз знаний о хорошо известных моделях и использования данных измерений изменчивости характеристик наблюдаемого водного объекта. В [43] фактически решается задача построения библиотеки знаний для моделирования экосистем озер.

Упомянем не представленное в обзоре важное направление моделирования, связанное с инвазиями. В [47] для воспроизведения процесса “миграции” некоторых видов моллюсков в озерах используются модели, называемые гравитационными по аналогии с моделями миграции населения.

Проблема развития общей теории построения математических моделей водных экосистем здесь подробно не рассматривается, так как она изло-

жена в многочисленных публикациях С.Е. Йоргенсена и его последователей (например, [76, 99]).

Характеристики наиболее типичных моделей экосистем озер, рассмотренных в настоящем обзоре, представлены в таблице.

Авторы считают своим долгом выразить глубокую благодарность Г. Н. Панину (ИВП РАН), по инициативе которого была начата эта работа. Авторы выражают также глубокую благодарность своим коллегам Т.Р. Мининой, М.С. Богдановой и М.С. Потахину за помощь в подготовке статьи.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абакумов А.И.* Математическое моделирование популяционной динамики с учетом адаптивного поведения особей // Журн. общей биологии. 2000. Т. 61. № 2. С. 145–156.
2. *Абакумов А.И., Пахт Е.В.* Моделирование экологических систем в условиях неопределенности данных // Моделирование систем. 2009. Т. 2. № 20. С. 3–10.
3. *Астраханцев, Г.П., Минина Т.Р., Петрова Н.А. и др.* Моделирование зообентоса Ладожского озера и исследование его роли в обмене фосфором на границе вода-дно // Вод. ресурсы. 2003. Т. 30. № 2. С. 232–244.
4. *Астраханцев Г.П., Менишуткин В.В., Петрова Н.А., Руховец Л.А.* Моделирование экосистем больших стратифицированных озер. СПб.: Наука, 2003. 363 с.
5. *Букварева Е.Н., Алещенко Г.М.* Принцип оптимального разнообразия биосистем // Успехи современной биологии. 2005. Т. 125. № 4. С. 337–348.
6. *Бульон В.В.* Радиоуглеродный метод определения первичной продукции фитопланктона, его возможности и ограничения в сравнении с кислородным методом // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. С. 14–20.
7. *Волерман И.Б., Конторин В.В.* Биологические сообщества рыб и нерпы в Байкале // Новосибирск: Наука, 1983. 248 с.
8. *Заде Л.* Понятие лингвистической переменной и ее применение в принятии приближенных решений // М.: Мир, 1976. 165 с.
9. *Звенигородский Э.Л.* Использование методов теории нечетких множеств для оценки экологического статуса водохранилищ // Гидробиол. журн. 1999. Т. 35. № 3. С. 90–98.
10. *Зилов Е.А.* Математическое моделирование экосистемы озера Байкал: вчера, сегодня, завтра // Изв. Самарского НЦ РАН. 2006. Т. 8. С. 58–64.
11. *Казанцева Т.И., Смирнова Т.С.* Зоопланктон центральной части Ладожского озера (имитационная модель). СПб.: Ин-т эволюционной физиологии и биохимии РАН, 1996. 58 с.
12. *Клейнер Г.Б.* Производственные функции. М., 1986. 239 с.
13. *Криксунов Е.А., Бобырев А.Е.* Эффекты регуляции во временной и пространственной динамике популяций рыб // Проблемы регуляции в живых и предбиологических системах. М.; Ижевск: Регулярная и хаотическая динамика, 2006. С. 454–471.
14. *Крогиус Ф.В., Крохин Е. М., Менишуткин В.В.* Сообщество пелагических рыб озера Дальнего (опыт кибернетического моделирования). Л.: Наука, 1969. 86 с.
15. *Курашов Е.А.* Мейобентос как компонент озерной экосистемы. СПб., 1994. 223 с.
16. *Леонов А.В., Осташенко М.М., Лантева Е.Н.* Математическое моделирование процессов трансформации органического вещества и соединений биогенных элементов в водной среде: предварительный анализ условий функционирования экосистемы Ладожского озера // Вод. ресурсы. 1991. № 1. С. 51–72.
17. *Лобова Т.И., Ланкин Ю.П., Попова Л.Ю.* Оценка степени антропогенного воздействия на озеро Шира с использованием нейронных сетей на основе устойчивости гетеротрофных бактерий к антибиотикам // Сибирский экол. журн. 2005. Т. 76. № 2. С. 263–279.
18. *Менишуткин В.В.* Имитационное моделирование водных экологических систем. СПб.: Наука, 1993. 160 с.
19. *Менишуткин В.В.* Искусство моделирования (экология, физиология, эволюция). Петрозаводск; СПб., 2010. 419 с.
20. *Менишуткин В.В.* Логико-лингвистические модели популяций рыб и озерных экологических систем // Тр. Кар. НЦ РАН. 2011. № 3. С. 88–97.
21. *Менишуткин В.В.* Моделирование популяции нерки (*Oncorhynchus nerka*) озера Дальнего с применением индивидуально-ориентированного метода // Биология моря. 2003. Т. 29. № 3. С. 211–221.
22. *Менишуткин В.В.* Модель облавливаемого стада рыбы с учетом изменения генетической структуры популяции // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41. № 5. С. 665–669.
23. *Менишуткин В.В., Воробьева О.Н.* Модель экосистемы Ладожского озера // Современное состояние экосистемы Ладожского озера. Л.: Наука, 1987. С. 187–200.
24. *Менишуткин В.В., Филатов Н.Н.* Некоторые итоги и перспективы исследования озер // Тр. Кар. НЦ РАН. 2006. Т. 3. С. 154–161.
25. *Менишуткин В.В., Филатов Н.Н., Потахин М.С.* Экспертная система “Озера Карелии” 1. Ординарные и номинальные признаки озер // Вод. ресурсы. Т. 36. № 2. 2009. С. 160–171.
26. *Менишуткин В.В., Филатов Н.Н., Потахин М.С.* Экспертная система “Озера Карелии” 2. Классификация озер // Вод. ресурсы. Т. 36. № 3. 2009. С. 300–311.

27. Онежское озеро. Экологические проблемы / Под ред. Филатова Н.Н. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1999. 293 с.
28. Паклин Н.Б. Нечетко-когнитивный подход к управлению динамическими системами // Искусственный интеллект. 2003. № 4. С. 341–348.
29. Петрова Н.А., Иофина И.В., Капустина Л.Л. и др. Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера (этапы трансформации экосистемы, 1975–2004 гг.) // Экологическая химия. 2005. Т. 14. Вып. 4. С. 209–234.
30. Прокопкин И.Г., Дегерменджи А.Г. Одномерная модель озера Шира (Хакасия, Россия). Описание параметризации и анализ // Матер. конф. “Математическое моделирование в экологии”. Пушкино: ЭкоМатМод-2009, 2009. С. 216–217.
31. Рутковский Л. Методы и технологии искусственного интеллекта. М.: Телеком, 2010. 520 с.
32. Руховец Л.А., Астраханцев Г.П., Минина Т.Р. и др. Оценка возможных изменений в экосистеме Ладожского озера в 21 веке под влиянием антропогенных и климатических факторов // Вод. ресурсы. 2006. Т. 33. № 3. С. 367–382.
33. Руховец Л.А., Петрова Н.А., Менишуткин В.В. и др. Исследование реакции экосистемы Ладожского озера на снижение фосфорной нагрузки // Вод. ресурсы. 2011. Т. 38. № 6. С. 740–752.
34. Руховец Л.А., Петрова Н.А., Менишуткин В.В. и др. Моделирование трансформации экосистемы Ладожского озера при снижении фосфорной нагрузки // ДАН. 2010. Т. 434. № 5. С. 684–687.
35. Руховец Л.А., Филатов Н.Н. Использование математических моделей для решения задач сохранения водных ресурсов Онежского озера // Тр. КарНЦ РАН. 2011. № 4. С. 77–87.
36. Терехин А.Т., Будилова Е.В. Эволюция жизненного цикла: модели, основанные на оптимизации распределения энергии // Журн. общей биологии. 2001. Т. 62. № 4. С. 286–295.
37. Умнов А.А. Модификация модели Фоллендвейдера для изучения реакции водных масс на фосфорную нагрузку // Тр. ЗИН. 1997. С. 229–303.
38. Ширкова Е.Э., Ширков Э.И. Имитационная модель динамики численности и биологического разнообразия тихоокеанских лососей // “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Матер. науч. конф. Петропавловск-Камчатский, 2000. С. 98–104.
39. Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения // Количественные методы экологии и гидробиологии. Сб. науч. тр., посв. памяти А.И. Баканова. Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. С. 91–129.
40. Alkemade R., Van Oorschot M., Miles L. et al. GLOBIO3: a framework to investigate options for reducing global terrestrial biodiversity loss // Ecosystems. 2000. V. 12. P. 374–390.
41. Astrakhantsev G.P., Egorova N.B., Menshutkin V.V. et al. Mathematical model for the ecosystem response of Lake Ladoga to phosphorus loading // Hydrobiologia. 1996. V. 322. P. 153–157.
42. Astrakhantsev G.P., Rukhovets L.A. A three-dimensional model of transformation of biogenes and organic matter in lakes // Russian J. Numerical Analysis and Mathem. Modelling. 1994. V. 9. № 1. P. 11–12.
43. Atanasova N., Todorovski L., Džeroski S., Kompare B. Building a domain library for knowledge based approach to automated modeling of lakes // Proc. European Con. Ecol. Modelling. Bled, 2004. P. 17–18.
44. Baumert H.Z., Benndorf J., Bigalke K. et al. S. Das hydrophysikalisch ökologische Talsperren- und Seemodell SALMO-HR—Modelldokumentation und Leitfaden für den Anwender. Dresden, 2005. www.bau-fachinformation.de/literatur.jsp?bu=2007029013557
45. Bierman V.J., Dolan D.M. Modelling of phytoplankton-nutrient dynamics in Saginaw Bay, Lake Huron // J. Great Lakes Res. V. 7 (4). 1981. P. 409–439.
46. Blauw A.N., Los F.J., Huisman J., Peperzak L. Nuisance foam events and Phaeocystis globosa blooms in Dutch coastal waters analyzed with fuzzy logic // J. Marine Systems:doi:10.1016/j.jmarsys. 05. 003. 2010
47. Bossenbroek J., Kraft C., Nekola J. Prediction of long-distance dispersal using gravity models: zebra mussel invasion of inland lakes // Ecol. Applications. 2001. V. 11 (6). P. 1778–1788.
48. Boulion V.V., Hakanson L. A new general dynamics model to predict biomass and production of bacterioplankton in lakes // Ecol. Modelling. 2003. V. 160 (1–2). P. 91–114.
49. Can Ozan Tan, Uygur Ozesmi. A generic shallow lake ecosystem based on collective expert knowledge // Hydrobiologia. 2006. V. 563 (1). P. 125–142.
50. Cao H.Q., Recknagel F., Cetin L., Zhang B.R. Process-based simulation library SALMO-1474 OO for lake ecosystems. Pt 2. Multi-objective parameter optimization by evolutionary algorithms // Ecol. Informatics. 2008. V. 3. P. 181–190.
51. Carpenter C., Brock W., Hansen P. Ecological and Social Dynamics in Simple Model of Ecosystem Management // Conservation Ecology. 1999. V. 3 (2). P. 1–32.
52. Chapra S.C., Reckhow K.H. Engineering approaches for lake management // Mechanistic modelling. Boston, 1983. V. 2. 492 p.
53. Chen C., Ju R., Schwab D. et al. A model study of coupled biological and physical dynamics in Lake Michigan // Ecol. Modelling. 2002. V. 152 (3). P. 145–168.
54. Cole T.M., Wells S.A. CE-QUAL2. A two-dimensional laterally averaged, hydrodynamic and water quality model. Version 3.6. Technical report US Army Engineering and Research Development Center. Visbergh, MS. USA, 2000. 81 p.
55. Cole T.M., Wells S.A. CE-QUAL-W2: A two-dimensional, laterally averaged, Hydrodynamic and Water Quality Model. Version 3.6. Portland: Department of

- Civil and Environ. Engineering, Portland State Univ. 2008. 79 p.
56. *D'Ambrosio B., Altendorf E., Jorgensen J.* Ecosystem Analysis using probabilistic relational modeling // Workshop on Learning Statistical Relational Models, IJCAI 03. Acapulco, 2003. <http://www.cleverset.com/technology/docs/CleverSetSRL03.pdf>. 2003
  57. *De Roos A.M., Schellekens T., Van Kooten T. et al.* Simplifying a physiologically structured population model to a stage-structured biomass model // Theoretical Population Biology. 2008. V. 73. P. 47–62.
  58. *Fragoso Jr.C.R., Van Nes E.H., Janse J.H., Da Motta Marques D.* IPH-TRIM3D-PCLake: 1569 A three-dimensional complex dynamic model for subtropical aquatic ecosystems // Environ. Modelling and Software. 2009. V. 24. P. 1347–1348.
  59. *Grunwald S., Redd K., Prengo J., Fisher M.* Modeling of the spatial variability of biogeochemical soil properties in freshwater ecosystem // Ecol. Modelling. 2006. V. 201 (2–4). P. 521–535.
  60. *Gucciardo S., Route B., Elas J.* Conceptual Ecosystem Models for long-term ecological monitoring in the Great Lakes Network // National Park Service Report GLEN. 2004. P. 99.
  61. *Håkanson L.* Modelling radiocesium in lakes and coastal areas – new approaches for ecosystem modellers. A textbook with Internet support. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1999. 215 p.
  62. *Håkanson L., Boulion V.* The Lake Foodweb – modeling predation and abiotic/biotic interactions. Leiden: Backhuys Publishers, 2002. 344 p.
  63. *Håkanson L., Peters R.H.* Predictive limnology – methods for predictive modelling. SPB Amsterdam: Academic Publishers, 1995. 464 p.
  64. *Hamilton D.P.* Numerical modelling and lake management: Applications of the DYRESM model // Theoretical Reservoir Ecology and its Applications, J.G. / Eds. Tundisi J., Straskraba M. Amsterdam: Backhuys Publ., 1999. P. 153–174.
  65. *Hamilton D.P., Schladow S.G.* Production of water quality in lakes and reservoirs. Pt 1. Model description // Ecol. Modelling. 1997. V. 96 (1). P. 91–110.
  66. *Hessenflow M.I., Halsing D.L.* A simulation model of land-use change in the Lake Tahoe Basin of California and Nevada as used in decision-support system. 2007. <http://www.stanford.edu/journal.pdf>
  67. *Hipsey M.R., Hamilton D.P.* Computational Aquatic Ecosystem Dynamic Model: CAEDYM Version 3 // Science Manual. Centre for Water Research Report. Univ. of Western Australia. 2008. 83 p.
  68. *Hipsey M.R., Romero J.R., Antenucci J.P., Imberger J.* The Computational Aquatic Ecosystem Dynamics Model (CAEDYM): a versatile water quality model for coupling with hydrodynamic drivers // Proc. 7th Intern. Conf. Hydroinformatics. Nice, 2007. V. 1. P. 526–533.
  69. *Hogeweg P.* Cellular automata as a paradigm for ecological modelling // Applied Mathematics and Computation. 1988. V. 27. № 2. P. 1–100.
  70. *Ibelings B.W., Vonk M., Los F.J. et al.* Fuzzy modeling of cyanobacterial surface waterblooms, validation with 12 years of NOAA-AVHRR satellite images // Ecol. Applications. 2003. V. 13. P. 1456–1472.
  71. *Janse J.H., Scheffer M., Lijklema L. et al.* Estimating the critical phosphorus loading of shallow lakes with the ecosystem model PCLake: Sensitivity, calibration and uncertainty // Ecol. Modelling. 2010. V. 221. P. 654–665.
  72. *Jeppesen E., Jensen J.P., Sondergaard M. et al.* Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: Changes along a phosphorus gradient // Freshwater Biology. 2000. V. 45. P. 201–218.
  73. *Jorgensen S.E.* A eutrophication model for lake // Ecol. Modelling. 1976. V. 2. (1). P. 147–165.
  74. *Jørgensen S.E.* A review of recent developments in lake modeling // Ecol. Modelling. 1994. V. 221. P. 689–692.
  75. *Jorgensen S.E.* Fundamentals of Ecological Modelling. Amsterdam: Elsevier, 1994. P. 450.
  76. *Jorgensen S.E., Svirezhev Y.M.* Toward a Thermodynamic Theory for Ecological Systems. Copenhagen-Potsdam: Pergamon Press, 2004. 361 p.
  77. *Karypis D., Matthew O., Olson B., Schlichting C.* Sustainable Lake Planning Workbook: a lake management model // Minnesota Lake Association. <http://www.d.umn.edu/sustainable.pdf>
  78. *Li Y.K., Song B., Chen Y. et al.* Changes in the trophic interactions and the community structure of Lake Taihu (China) ecosystem from the 1960s to 1990s // Aquatic Ecology. 2010. V. 44. P. 337–348.
  79. *Los Hans.* Eco-hydrodynamic modelling of primary production in coastal waters and lakes using BLOOM. Thesis. Wageningen: Wageningen Univ. 2009. <http://edepot.wur.nl/1249>
  80. *Loucks D.P.* Modeling and managing the interaction between hydrology, ecology and economy // J. Hydrology. 2006. V. 328 (3–4). P. 408–416.
  81. *Mead R.* A Review of Artificial Intellect Techniques for Ecological Modelling // Ecol. Modelling. 2006. V. 217. P. 222–210.
  82. *Menshutkin V.V., Astrakhantsev G.P., Yegorova N.B. et al.* Mathematical modelling the evolution and current conditions of Ladoga Lake ecosystem // Ecol. Modelling. 1998. V.107. (1). P. 1–24.
  83. *Mooij W.M., De Senerpont D.L.N., Janse J.H.* Linking species- and ecosystem-level impacts of climate change in lakes with a complex and a minimal model // Ecol. Modelling. 2009. V. 220. P. 3011–3020.
  84. *Mooij W.M., Trolle D., Jeppesen E. et al.* Challenges and opportunities for integrating lake ecosystem modeling approach // Aquatic Ecology. 2010. V. 44 (3). P. 633–667.
  85. *Olden J.D., Jackson D.A.* Illuminating the “black box”: a randomization approach for understanding variable contribution in artificial neural network // Ecol. Modelling. 2002. V.154. (1). P. 135–150.

86. *Omstedt A.* Process oriented numerical modeling in lakes, coastal seas and oceans. Univ. Gotheborg. [http://www.oceanclimate/PROBE\\_0\\_Part1.pdf](http://www.oceanclimate/PROBE_0_Part1.pdf). 2008
87. *Pauer J.J., Taunt K.W., Melender W. et al.* Resurrection of the Lake Michigan Eutrophication Model, MICH1 // *J. Great lakes Research*. 2007. V. 33 (3). P. 554–563.
88. *Pei Hongping, Ma Jiahyi.* Study of the algal model of West Lake, Hangzhou // *Ecol. Modelling*. 2002. V. 148 (1). P. 67–77.
89. *Peterson G., Carpenter S., Brock W.* Uncertainty and the management of multistate ecosystems an apparently rational route to collapse // *Ecology*. 2003. V. 84 (6). P. 1403–1411.
90. *Petzoldt T., Uhlmann D.* Nitrogen emissions into freshwater ecosystems: is there a need for nitrate elimination in all wastewater treatment plants? // *Hydrobiologica*. 2006. V. 34. P. 305–324.
91. *Prato T.* Bayesian adaptive management of ecosystems // *Ecol. Modelling*. 2005. V. 183. (2–3). P. 147–156.
92. *Recknagel F., Cao H., Kim B. et al.* Unravelling and forecasting algal population dynamics in two lakes different in morphometry and eutrophication by neural and evolutionary computation // *Ecol. Informatics*. 2006. P. 133–151.
93. *Reynolds C.S., Irish A.E.* Modeling phytoplankton dynamics in lakes and reservoirs // *Hydrobiologia*. 1997. V. 349. P. 5–17.
94. *Reynolds C.S., Irish A.E., Elliott J.A.* The ecological basis for simulating phytoplankton responses to environmental change (PROTECH) // *Ecol. Modelling*. 2001. V. 140. P. 271–291.
95. *Riley H.J., Stefan H.C.* MINLAKE: A dynamics lake water quality simulation model // *Ecol. Modelling*. 1988. V. 43 (2). P. 155–182.
96. *Rukhovets L.A., Astrakhantsev G.P., Menshutkin V.V. et al.* Development of Lake Ladoga Ecosystem Models: Modelling of the Phytoplankton Succession in the Eutrophication Process // *J. Ecol. Modelling*. 2003. V. 165. № 1. P. 49–77.
97. *Rukhovets L., Filatov N.* Ladoga and Onego – Great European Lakes: Observation and Modelling. Chichester: Springer-Praxis, 2010. 302 p.
98. *Saloranta T.M., Forsius M., Järvinen M., Arvola L.* Impacts of projected climate change on the thermodynamics of a shallow and deep lake in Finland: model simulations and Bayesian uncertainty analysis // *Hydrology Research*. 2009. V. 40. P. 234–248.
99. *Silow E.A.* Aquatic ecosystem assessment using exergy // *Ecol. Indication*. 2004. V. 4. P. 189–198.
100. *Silow E.F., Gurman V.J., Stom D.J. et al.* Mathematical models of Lake Baikal ecosystem // *Ecol. Modelling*. 1995. V. 85 (1). P. 27–39.
101. *Van Nes E.H., Lammens E., Scheffer M.* PISCATOR, an individual-based model to analyze the dynamics of lake fish communities // *Ecol. Modelling*. 2002. V. 152. P. 261–278.
102. *Van Nes E.H., Scheffer M.* A strategy to improve the contribution of complex simulation models to ecological theory // *Ecol. Modelling*. 2004. V. 185. P. 153–164.
103. *Van Nes E.H., Scheffer M., Van den Berg M.S., Coops H.* Charisma: a spatial explicit simulation model of submerged macrophytes // *Ecol. Modelling*. 2009. V. 159. P. 103–116.
104. *Vollenweider R.A.* Input-output models with special reference to the phosphorus loading concept // *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*. 1975. V. 37. P. 53–84.
105. *Vollenweider R.A.* Water management research // Mimeographed. Paris, 1968. 15 p.
106. *Wang D.L., Barry W., Cerr E., Gross L.J.* A parallel fish landscape model of ecosystem modeling // *Society of Modelling and Simulation Investigations*. 2006. V. 82 (7). P. 451–465.
107. *Walters C.* Mathematical models of Marion Lake // Project IBP ‘Marion Lake’ / Ed. Effort J. Seattle, US, 1970. P. 68–74.
108. *Xiang Fang, Stefan H.Z., Eaton J.* Simulation of thermal/dissolved oxygen habitat for fishes in lakes under different climate scenarios // *Ecol. Modelling*. 2004. V. 172 (1). P. 13–37.
109. *Zhang H., Culver D., Boegman L.* A two-dimensional ecological model of Lake Erie: Application to estimate dreissnind impacts on large lake plankton population // *Ecol. Modelling*. 2008. V. 214 (4). P. 219–241.